МОРФОЛОГИЯ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ

Г.А. Хонин, Г.Г.Левкин, В.В.Семченко

Омск
2010

ИНСТИТУТ ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ ОМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО АГРАРНОГО УНИВЕРСИТЕТА
ОМСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР СО РАМН
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ БРУЦЕЛЛЕЗА И ТУБЕРКУЛЕЗА ЖИВОТНЫХ СО РАСХН

Г.А. Хонин, Г.Г.Левкин, В.В.Семченко

МОРФОЛОГИЯ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ

Омск
2010

УДК 619:611.831.3:591.484:636.93
ББК 45.26+47.17
Х 77
Хонин Г.А., Г.Г.Левкин, Семченко В.В.. Морфология глазодвигательного аппарата у пушных зверей. – Омск, 2005. - 125 с.

Монография посвящена вопросам морфологии глазодвигательного аппарата пушных зверей клеточного содержания. В работе впервые комплексно, с помощью современных морфологических методов изучены мышцы и нервы глазодвигательного аппарата, глазница, а также особенности строения некоторых костей скелета головы.

Книга рассчитана на студентов, ветеринарных врачей, а также научных работников в области сравнительной и экспериментальной морфологии.

Таблиц - 6, рисунков - 24, библиография – 356 названий.

Г.А. Хонин – доктор ветеринарных наук, профессор, зав. кафедрой ветеринарно-санитарной экспертизы, стандартизации и сертификации продуктов животноводства, почетный работник высшего профессионального образования РФ, действительный член академии аграрного образования и международной академии информатизации, директор института ветеринарной медицины Омского государственного аграрного университета.

Г.Г. Левкин – кандидат ветеринарных наук, доцент кафедры менеджмента и маркетинга Омского государственного университета путей сообщения.

В.В. Семченко – доктор медицинских наук, профессор, член-корреспондент СО АН ВШ, научный руководитель гистологической лаборатории с электронной микроскопией ВНИИБТЖ СО РАСХН, профессор кафедры анатомии, гистологии и патологической анатомии Института ветеринарной медицины ОмГАУ, руководитель научно-иследовательской лаборатории гипоксических повреждений мозга и нейрореабилитации Омского научно-исследовательского центра СО РАМН, научный руководитель центра экстренной неврологии Омской ГКБСМП №1, консультант отделения неврологии и нейрореабилитации ФГУ Западно-Сибирский медицинский центр Федерального медико-биологического агентства.

Ответственный редактор: доктор медицинских наук С.С. Степанов.

Рецензенты: доктор ветеринарных наук, профессор Л.И. Дроздова,
доктор биологических наук, профессор О.З. Мкртчан.

ISBN 978-5-87367-156-4

© Хонин Г.А., Левкин Г.Г. Семченко В.В. 2010

Посвящается памяти профессора
Юдичева Юрия Федоровича

Предисловие

Современное состояние науки и общества в целом требует интеграции отдельных фрагментов научных знаний, что позволит решить многие спорные и актуальные вопросы биологии и медицины. Большое значение имеет разработка теоретических вопросов, связанных с адаптацией организма к неблагоприятным условиям жизни и влиянием антропогенных факторов на представителей животного мира. Доступным объектом для изучения морфогенетических преобразований в процессе доместикации являются пушные звери клеточного содержания, которые используются в промышленном производстве сравнительно недавно и испытывают воздействия разнообразных стрессовых факторов.

В институте ветеринарной медицины Омского государственного университета под руководством профессора Ю.Ф.Юдичева сотрудники кафедры анатомии домашних животных проводили комплексные сравнительноанатомические исследования пушных зверей клеточного содержания. За период 1971-2000 гг. накоплен обширный фактический материал по локомоторному аппарату, спланхнологии, ангиологии и неврологии.

Вместе с тем вопросы морфологии глазодвигательного аппарата у пушных зверей оставались слабо изученными. Анализ доступной научной литературы показывает, что морфология глазодвигательного аппарата изучена у лабораторных и некоторых видов домашних животных, видовая же морфология мышц глазного яблока и их иннервация у пушных зверей изучена недостаточно.

В монографии представлены актуальные сведения о морфологии глазодвигательного аппарата у четырех видов пушных зверей. При этом авторами отмечены особенности строения на разных уровнях организации: популяционном, видовом, макро- и микроанатомическом, особенности индивидуального строения. Полученные результаты исследования проанализированы и обобщены, пристальное внимание уделяется анализу билатеральной асимметрии наружных мышц глазного яблока и нервов.

ВВЕДЕНИЕ

Глазодвигательный аппарат относится к вспомогательным органам глазного яблока и является сложноустроенным высокоспециализированным образованием. Глаз приводят в движение семь поперечно-полосатых мышц, точная и тонко дифференцированная работа которых обеспечивает животному возможность ориентировки во внешней среде.

Общепризнанно, что зрительное восприятие представляет собой активный процесс, в осуществлении которого важная роль принадлежит моторике глазных мышц. Исследованиями, выполненными с позиций биофизики и кибернетики, доказано, что зрение вообще не было бы возможно, если бы не постоянный тремор глаза, незаметный при обычном наблюдении. При строгой неподвижности и неизменности сетчаточного изображения, создаваемого искусственным путем, уже через 1-3 секунды глаз перестает видеть (Корнянский Г.П., Шахнович А.Г., 1962; Подвигин Н.Ф., Макаров Ф.Н., Шелепин Ю.Е., 1965; Ярбус А.Л., 1965; Грегори Р.Л., 1970; Матюшкин Д.П., 1972; Хьюбел Д., 1990).

Филогенетически глазодвигательный аппарат относят к числу наиболее древних образований позвоночных (Шмальгаузен И.И., 1935; Сепп Е.К., 1959). Изучение специальной литературы по морфологии органа зрения приводит нас к убеждению в том, что глазодвигательный аппарат в ряду позвоночных сохраняет принципиальное сходство. М.С.Абдуллаев (1973) отмечает, что, начиная с миног, нервы мышц глаза в своем назначении подчиняются определенным закономерностям.

У большинства наземных позвоночных, за исключением птиц и приматов, имеется оттягиватель глазного яблока (Wiedersheim R., 1886; Брант А.Э., 1913; Шмальгаузен И.И., 1947; Жеденов В.Н., 1962). E.Schwarze (1966) отмечает, что эта мышца берет свое начало вместе с прямыми мышцами глаза в каудальной трети глазницы и оканчивается на склере четырьмя зубцами. У рептилий, птиц и млекопитающих развивается подниматель верхнего века, который берет начало вместе с прямыми мышцами глаза и иннервируется дорсальной ветвью глазодвигательного нерва (Тонков В.Н., 1940).

Дорсальная косая мышца у млекопитающих претерпела существенные изменения в своей топографии и стала длинной мышцей. Проксимальным концом она сместилась от основания глазницы к

зрительному отверстию. При этом ее дистальное сухожилие заняло то же самое положение (Plate L., 1924; Шмальгаузен И.И., 1947; Giersberg H., Rietschel D., 1967). Перемещение дорсальной косой мышцы до сих пор не получило удовлетворительного объяснения.

Мышцы глаза млекопитающих располагаются в непосредственной топографической близости друг к другу вокруг зрительного нерва. По расположению и способу воздействия H.Braus (1966) делит мышцы глазодвигательного аппарата на две группы. Первая группа - прямые мышцы - влияет на угловые движения глазного яблока (отведение - приведение, поднимание - опускание). Вторая группа - косые мышцы - осуществляет преимущественно вращательные движения. Прямые мышцы глаза представлены дорсальной, вентральной, латеральной и медиальной мышцами. Косые - дорсальной и вентральной мышцами.

Глазодвигательный аппарат представляет собой исключительно ценный объект для решения ряда вопросов теоретической морфологии. С возникновением в XIX веке теории метамерного строения головы возрос интерес к мышцам и нервам глазодвигательного аппарата, изучение которых позволяет ответить на вопросы филогенетических преобразований в области головы у позвоночных (Кольцов Н.К., 1901; Третьяков Д.К., 1929; Северцов А.Н., 1900, 1967; Бляхер Л.Я., 1976; Голуб Д.М., 1977 и др.).

Анализ отечественной и зарубежной литературы, посвященной изучению глазодвигательного аппарата, приводит нас к выводу, что в специальной литературе вопросам анатомии и топографии этой области не было уделено должного внимания. Нет работ, где бы глазодвигательный аппарат рассматривался в комплексе – костная основа и соединительнотканные структуры глазницы, мышцы, нервы. Весьма скудное освещение нашли вопросы сравнительной анатомии глазодвигательного аппарата и его составляющих у млекопитающих. До настоящего времени остаются неразрешенными вопросы афферентной иннервации мышц глазного яблока, взаимоотношений черепных нервов между собой и с вегетативной нервной системой, внутриствольной структуры нервов в сравнительном аспекте.

Кроме того, в настоящее время нет единого мнения по ряду принципиальных вопросов морфологии глазодвигательного аппарата. Особенно спорны вопросы об афферентных источниках глазодвигательного, блокового и отводящего нервов, о взаимосвязи их

между собой и с вегетативной нервной системой, а также о филогенетических преобразованиях мышц и нервов глазодвигательного аппарата в процессе эволюции. Одна из причин, породивших разноречивые и нередко противоречивые мнения по перечисленным вопросам, заключается, на наш взгляд, в том, что исследователи часто приходили к выводам по этим вопросам на основании изучения только мышц или только нервов, не касаясь при этом компонентов близ лежащих областей (кости, мышцы, соединительнотканные оболочки).

Применение современных морфологических методов в комплексе, а также исследование всех компонентов глазодвигательного аппарата (мышцы, нервы, связочный аппарат) дали возможность рассмотреть макро- и микроморфологию глазодвигательного аппарата у представителей отряда хищных, относящихся к семействам псовых и куньих.

В процессе исследования обнаружены анатомические образования, ранее не описанные в специальной литературе (межглазничное отверстие, специальная костная пластинка каменистой части височной кости, каменисто-клиновидная связка, общая сухожильная пластинка наружных мышц глазного яблока). Изучены взаимоотношения глазодвигательного, блокового и отводящего нервов между собой, с ветвями тройничного нерва, а также с костями и соединительнотканными образованиями в черепной полости и в области глазницы. Дана подробная характеристика внутриствольного строения нервов глазодвигательного аппарата. Проведен анализ выраженности асимметрии в строении мышц и нервов глазного яблока у изученных видов пушных зверей.

Полученные результаты о морфологических особенностях глазодвигательного аппарата в сравнительном аспекте представляют определенный интерес для теоретических обобщений при разработке концепции эволюционных преобразований в области головы, в частности о причине смещения у млекопитающих дорсальной косой мышцы от основания к вершине глазницы. Установленные на макро- и микроскопическом уровнях дополнительные факты о видовых и индивидуальных особенностях строения мышц и нервов глазодвигательного аппарата, а также некоторых костей черепа изученных видов животных вносят существенные уточнения в эволюционную, сравнительную и видовую анатомию млекопитающих.

Глава 1.
АНАТОМО-ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЛАЗНИЦЫ

1.1. Формирование глазницы у млекопитающих

В связи с тем, что мышцы и нервы глазодвигательного аппарата тесно взаимосвязаны с костями скелета головы, а также с соединительнотканными оболочками глазницы, необходимо при изучении мышц и нервов рассматривать глазницу, кости черепа и систему синусов черепной полости. Комплексный подход при изучении систем и органов, на наш взгляд, позволяет более полно судить о закономерностях построения глазодвигательного аппарата в сравнительноанатомическом, видовом и индивидуальном аспектах.

Наиболее обстоятельные исследования анатомии глазницы были проведены у человека, глазница которого имеет ряд характерных особенностей, связанных со строением скелета головы (преобладанием мозгового отдела над лицевым) и фронтально направленным взглядом. В строении глазницы различают костную часть (орбиту) и перепончатую часть (периорбиту). У человека периорбита выстилает полость глазницы и выполняет роль надкостницы (Воробьев В.П., Синельников Р.Д. 1946; Welt K., Zacharias K., 1970; Kikkawa D.O., Lemke B.N., Dorzbach R.K., 1996).

В отношении анатомии глазницы животных до сих пор остается много неясного и противоречивого. В ряде руководств по видовой анатомии домашних животных (Ellenberger W., Baum H., 1914; Садовский Н.В., 1960; Ноздрачев А.Д., 1973; Freweien J., Vollmerhaus B., 1994) при описании периорбиты отмечается, что она представляет собой плотный фиброзный мешок воронкообразной формы. Вершина периорбиты закреплена вокруг зрительного отверстия, а основание ее срастается с наружным кольцом глазницы. Костная основа глазницы (орбита) рассматривается авторами при описании скелета головы, однако при этом не проводится детализации во взаимоотношениях костей, формирующих глазницу, по отношению к периорбите и другим вспомогательным органам глазного яблока.

1.2. Анатомо-топографические особенности глазницы у пушных зверей

В результате проведенных исследований нами установлено, что у представителей хищных формирование полости глазницы и положение глазного яблока имеет большое сходство. Глазница располагается на границе между лицевым и мозговым отделами скелета головы и поэтому особенного внимания заслуживают видовые различия в соотношении отделов скелета головы, которые особенно резко выражены у представителей семейства куньих. У лисицы лицевой отдел черепа преобладает над мозговым (58,4±0,2 и 41,6±0,2 %). У песца процентное соотношение лицевого и мозгового отделов скелета головы по сравнению с лисицей изменяется и соответственно равно 56,6±0,2 и 43,4±0,2 %. У соболя и норки мозговой отдел скелета головы преобладает над лицевым, при этом процентное соотношение лицевого и мозгового отделов составляет соответственно 41,3±0,2 и 58,7±0,2, 37,7±0,4 и 62,3±0,4 % (рис. 1). Изменение соотношения отделов скелета головы влияет на особенности строения мышц и нервов глазодвигательного аппарата по видам животных, на чем мы остановимся ниже.

В формировании костной основы глазницы (orbita) принимают участие лобная, скуловая, клиновидная, слезная, небная, верхнечелюстная и крыловидная кости.

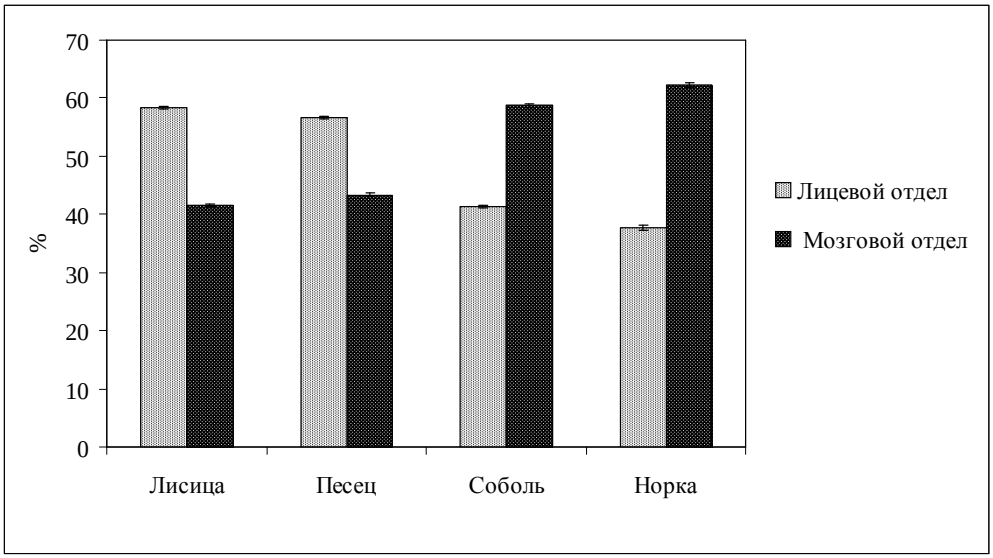

Рис. 1. Соотношение лицевого и мозгового отделов скелета головы у пушных зверей; по оси абсцисс – вид животного, по оси ординат – доля в процентах.

Основание глазницы у изученных животных образовано лобной, скуловой, слезной костями и глазничной связкой, что согласуется с данными J.Frewein, B.Vollmerhaus (1994).

Лобная кость (os frontale) образует медиальную стенку глазницы, а также медиальный край основания глазницы. К скуловому отростку лобной кости прикрепляется глазничная связка (рис. 2А).

Скуловая кость (os zygomaticum). Слезный отросток скуловой кости образует ростральный край основания глазницы. Височный отросток скуловой кости формирует латеральный край входа в глазницу, а также соединяется со скуловым отростком височной кости и образует скуловую дугу, к которой прикрепляется глазничная связка (рис. 2А).

Клиновидная кость (os sphenoidale) представлена предклиновидной и основной клиновидной костями. Предклиновидная кость (praesphenoid) образует вершину и медиальную стенку глазницы. Основная клиновидная кость (basisphaenoid) участвует в формировании вершины глазницы (рис. 2Б).

Слезная кость (os lacrimale) участвует в образовании рострального края основания глазницы и медиальной поверхности глазницы (рис. 2А).

Небная кость (os palatinum). Перпедикулярная пластинка небной кости участвует в образовании медиальной стенки глазницы и отверстия для прикрепления вентральной косой мышцы (рис. 2Б).

Верхнечелюстная кость (os maxillare), наряду с небной костью, формирует отверстие для прикрепления вентральной косой мышцы глаза.

Крыловидная кость (os ptherigoideum) в виде небольшого участка прилегает к зрительному отверстию (рис. 2Б). В доступной литературе ссылок на подобный факт мы не встретили.

Периорбита (periorbita) представляет собой перепончато-мышечное образование конусообразной формы и образует дорсальную, латеральную и вентральную стенки глазницы. Вентрально периорбита прикрепляется к вентральному глазничному гребню, проходящему по предклиновидной и небной костям, дорсально – к предклиновидной и лобной костям. Медиальной поверхностью периорбита срастается с надкостницей медиальной стенки глазницы, с дорсальной, латеральной и вентральной поверхностей к ней прилегают височная и крыловидная мышцы, скуловая железа и внеглазничное жировое тело. Своей вершиной периорбита прикрепля-

ется к надкостнице близ зрительного отверстия и глазничной щели, а основанием – к лобной, слезной и скуловой костям и к глазничной связке. В месте прикрепления вентральной косой мышцы от периорбиты отделяется часть, которая вливается непосредственно в мышцу.

Значительный интерес представляют отверстия, расположенные в области глазницы – зрительное, межглазничное, слезное, решетчатое отверстия, специальное отверстие вентральной косой мышцы, глазничная щель. К краям этих отверстий прикрепляются сухожильные апоневрозы мышц глазодвигательного аппарата.

Зрительное отверстие (foramen opticum) располагается у основания глазничного крыла предклиновидной кости и имеет дорсальный, вентральный медиальный и латеральный края. На латеральном крае зрительного отверстия у лисицы и песца располагается костный выступ, где прикрепляется латеральная прямая мышца.

Межглазничное отверстие располагается у основания глазничных крыльев предклиновидной кости. По отношению к продольной оси головы оно проходит в поперечном направлении и соединяет вершины глазниц между собой (рис. 2Б). У псовых это отверстие от черепной полости отделено костной перемычкой, а у куньих слито со зрительными отверстиями. Межглазничное отверстие в специальной литературе описано только у кролика (Жеденов В.Н. и др., 1957) Что же касается других животных, то сведения об этом анатомическом образовании в доступной литературе обнаружить не удалось. При изучении скелетов в учебном музее кафедры анатомии ИВМ ОмГАУ мы обнаружили межглазничное отверстие на черепах тигра, волка, косули, бобра, кабарги и других животных.

У примитивных позвоночных сразу за гипофизарной ямкой располагался канал для вены, проходившей поперечно с одной стороны головы на другую (Ромер А., 1992).

У позвоночных скелет головы в процессе филогенеза претерпел значительные изменения. И.И.Шмальгаузен (1947) отмечает, что череп млекопитающих является преобразованным черепом тропибазального типа, который вторично приобрел сходство с платибазальным черепом ранних форм. Поэтому межглазничное отверстие млекопитающих, на наш взгляд, может являться гомологом поперечного канала низших позвоночных.

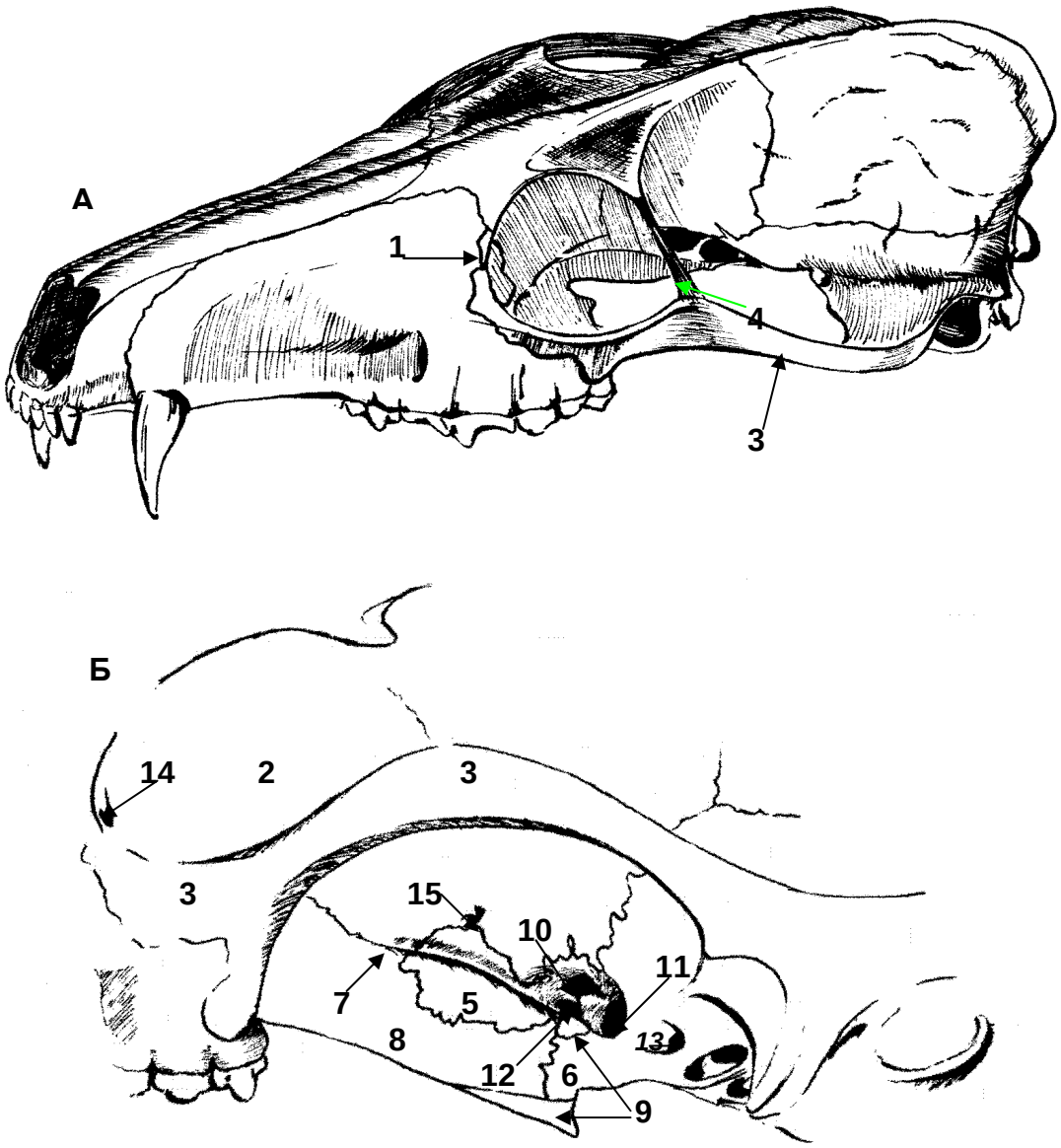

Рис. 2. Строение глазницы у псовых. А - основание глазницы, Б - вершина глазницы. 1 - слезная кость, 2 - лобная кость, 3 - скуловая кость, 4 - глазничная связка, 5 - предклиновидная кость, 6 - основная клиновидная кость, 7 - вентральный глазничный гребень, 8 - перпендикулярная пластинка небной кости, 9 - крыловидная кость, 10 - зрительное отверстие, 11 - глазничная щель, 12 - межглазничное отверстие, 13 - круглое отверстие, 14 – слезное отверстие, 15 – решетчатое отверстие.

Глазничная щель (fissura orbitalis) располагается на месте слияния предклиновидной и основной клиновидной костей. Кроме того, к вентральному краю глазничной щели прилегает крыловидная кость. К дорсальному, латеральному и вентральному краям глазничной щели прикрепляется периорбита. У норки глазничная щель объединяется с круглым отверстием.

Слезное отверстие (foramen lacrimale) располагается в ямке слезного мешка и служит началом носослезного канала, открывающегося в носовую полость (рис. 2Б).

Решетчатое отверстие (foramen ethmoidale) открывается на глазничной поверхности лобной кости и служит для прохождения решетчатой артерии и нервов (рис. 2Б).

Отверстие для прикрепления вентральной косой мышцы располагается у основания глазницы возле верхнечелюстного отверстия. Края этого отверстия образованы перпендикулярной пластинкой небной кости и верхнечелюстной костью. Само отверстие закрыто соединительнотканной перепонкой, к которой и прикрепляется вентральная косая мышца глаза.

Таким образом, наряду со сходством, в формировании глазницы у пушных зверей отмечаются и некоторые видовые различия. Так, у лисицы и песца вершина глазницы образована предклиновидной, основной клиновидной и крыловидной костями. Зрительное отверстие и глазничная щель находятся в непосредственной топографической близости друг к другу. У соболя глазничная щель расположена от зрительного отверстия на значительном расстоянии и сближена с круглым отверстием (рис. 3А). У норки глазничная щель открывается в полость глазницы вместе с круглым отверстием (рис. 3Б). Отмеченные особенности конструкции глазницы связаны, вероятно, с разностью соотношения мозгового и лицевого отделов скелета головы у изученных видов пушных зверей.

Таким образом, у пушных зверей из отряда хищных в строении скелета головы, наряду с общими признаками, отмечаются выраженные видовые особенности. У изученных животных изменяется соотношение лицевого и мозгового отделов скелета головы. При этом изменение конструкции черепа приводит к смещению проксимальных и дистальных точек прикрепления мышц глазодвигательного аппарата, что указывает на пластичность периферической части зрительного анализатора у животных.

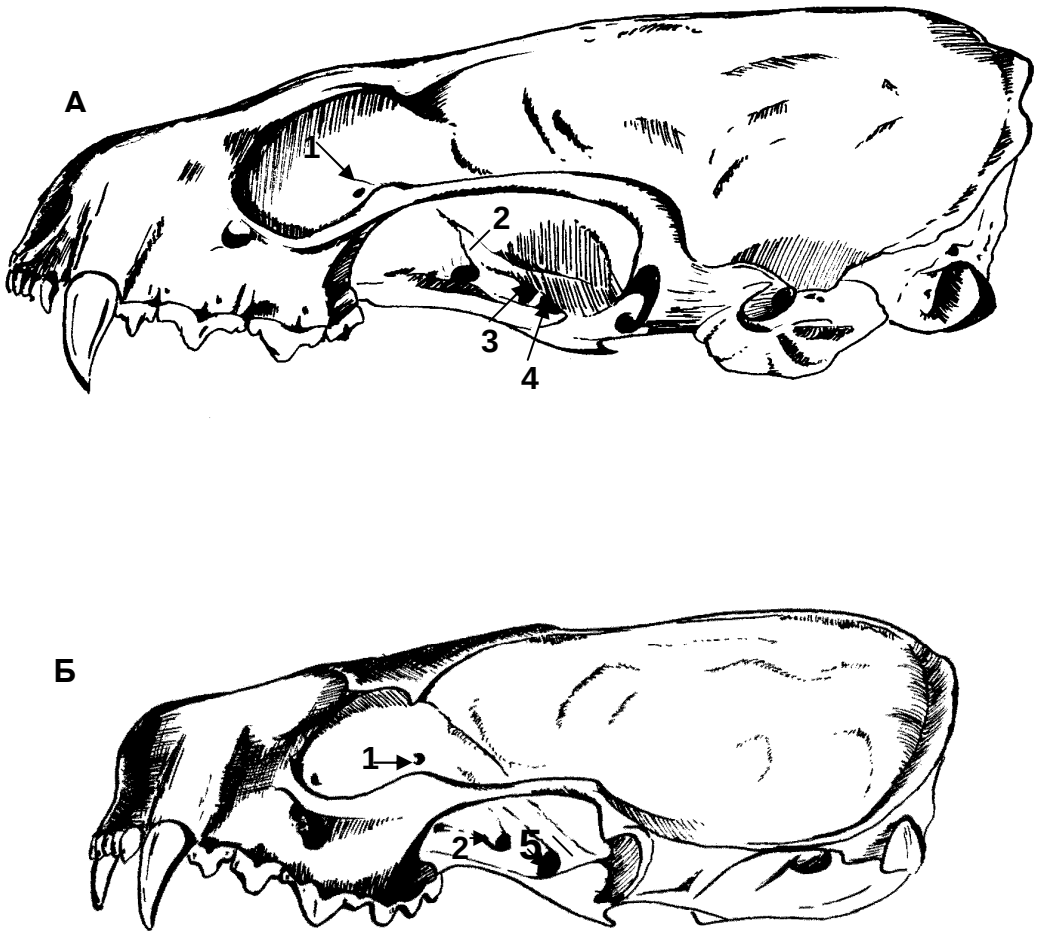

Рис. 3. Скелет головы куньих. А - соболь, Б – норка.

1 - решетчатое отверстие, 2 - зрительное отверстие, 3 - глазничная щель, 4 - круглое отверстие, 5 - глазнично-круглое отверстие.

Глава 2.
СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

2.1. Общая морфологическая характеристика мышц глазодвигательного аппарата млекопитающих

Специфическая функция глазных мышц издавна привлекает к себе внимание исследователей, и особенный интерес отмечается к изучению их морфологических и физиологических свойств. Об этом свидетельствуют работы как отечественных (Глезер В.Д., 1959; Махкамова Х.М., 1970; Шумахер Т.Х. и др., 1971; Гиппенрейтер Ю.Б., 1978; Подвигин Н.Ф., 1986; Смирнова В.В., 1999; Тайгузин Р.Ш., Чемезов С.В., 1999), так и зарубежных авторов (Nussbaum M., 1893; Corning H.K., 1902; Poole F.S., Isomura G., 1981; Martinez A.J. и др., 1977; Kubota M., 1988; Matheus S.M. и др., 1995; Shall M.S. и др., 1995; Land M.F., Furneaux S. 1997; Chan T.K., Demer J.L., 1999).

Несмотря на большое количество работ, посвященных изучению морфологии, физиологии и топографии наружных мышц глаза, мы не нашли исчерпывающих сведений по вопросам видовых особенностей изучаемых мышц у млекопитающих. Характеризуя глазные мышцы, исследователи, как правило, ограничиваются лишь поверхностным описанием их внешнего строения. Во всех руководствах по сравнительной анатомии как отечественных, так и зарубежных авторов приведены весьма краткие сведения, отражающие топографию прикрепления мышц глаза к костной основе глазницы и к глазному яблоку. Указанные авторы описывают глазные мышцы по одной и той же схеме для всех животных, согласно которой прямые мышцы и оттягиватель глазного яблока берут свое начало от краев зрительного отверстия предклиновидной кости, дорсальная косая мышца рядом с решетчатым отверстием, вентральная косая мышца у переднего края глазницы в соответствующей ямке слезной кости.

Наиболее обстоятельно изучены наружные мышцы глаза человека. В.П.Воробьев (1934), Д.Зернов (1938), В.Н.Тонков (1940), Г.Ф.Иванов (1949), H.Braus (1960), М.М.Курепина, Г.Г.Воккен (1963), А.С.Гусев, Ю.П.Сергеев (1966), Х.М.Махкамова (1970), Н.В.Крылова, Л.В.Наумец (1991) при описании мышц глазодвига-

тельного аппарата обращают внимание не только на их морфологические особенности, но также описывают и их влияние на глазное яблоко и взаимодействие мышц между собой. В.П.Воробьев (1934), В.Н.Тонков (1940), Г.Ф.Иванов (1949) сравнивают движения глазного яблока с экскурсиями в шаровидном суставе, где роль суставной впадины выполняет тенонова фасция.

H.Rex (1887), P.Sawaya и др. (1926), G.Isomura (1977), H.S.Amonoo-Kuofi, H.Y.Darwish (1998), T.K.Chan, J.L.Demer (1999) при изучении области глазницы у человека обнаруживают сверхкомплектные глазные мышцы. Так, H.S.Amonoo-Kuofi и H.Y.Darwish (1998) описывают дополнительную мышцу, которая располагается между дорсальной прямой мышцей глаза и внутренним поднимателем верхнего века. Иннервация этой мышцы осуществляется от дорсальной ветви глазодвигательного нерва.

Среди домашних животных наиболее полно изучены мышцы глазодвигательного аппарата травоядных. Так, W.Ellenberger, G.Baum (1914), R.Smaltz (1919) описывают наружные мышцы глаза лошади, начало и окончание каждой мышцы, их форму, толщину и функцию. Г.Г.Люткявичюс (1991) изучил топографические и морфометрические особенности глазодвигательных мышц крупного рогатого скота разных возрастных групп. В своей работе он обращает внимание на особенности взаимоотношений мышц глаза между собой в месте их прикрепления к костной основе орбиты и к склере глазного яблока.

Значительный интерес при изучении адаптации органа зрения к условиям среды обитания представляют сведения о мышцах глазодвигательного аппарата морских млекопитающих (Hosokawa H., 1951; Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И., 1972; Агарков Г.Б., Хоменко Б.Г., Хаджинский В.Г., 1974). А.В.Яблоков, В.М.Белькович, В.И.Борисов (1972) акцентируют внимание на оттягивателе глазного яблока дельфиновых, который приобретает способность выдвигать глазное яблоко из глазницы на 10-15 мм.

Сведения, касающиеся морфологии мышц глазодвигательного аппарата хищных животных, имеются в руководствах по анатомии собаки (Miller E.C., 1964; Хромов Б.Н., 1972; Anderson W.B. and Anderson W.G., 1994; Зеленевский Н.В., 1997), собаки и кошки (Corning H.K., 1902; Frewein J., Vollmerhaus B., 1994), кошки (Ноздрачев А.Д., 1973).

Наиболее детально рассматривает наружные мышцы глаза собаки E.C.Miller (1964). Автор приводит подробное описание взаимоотношений сухожилий мышц как между собой, так и по отношению к отдельным костям скелета головы.

Специальных работ, посвященных изучению видовых особенностей мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей, мы не встретили. Лишь Г.А.Цквитинидзе (1978, 1986) при изучении нервов глазных мышц у лисицы, песца и куницы попутно описывает отдельные мышцы глазного яблока.

2.2. Анатомо-топографические особенности мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей

При изучении наружных мышц глаза у представителей двух семейств (псовые, куньи) из отряда хищных особое внимание мы уделили особенностям их прикрепления к костной основе глазницы и склере глазного яблока, взаимоотношению проксимальных сухожилий с отдельными костями скелета головы и между собой. Комплексный подход позволил дополнить и уточнить имеющиеся сведения о морфологии мышц глазного яблока млекопитающих, а также выявить значительную асимметрию в массе и анатомическом строении мышц правой и левой сторон.

Мышцы глазодвигательного аппарата псовых и куньих имеют небольшую величину (табл. 1) и представлены четырьмя прямыми мышцами, двумя косыми, оттягивателем глазного яблока и внутренним поднимателем верхнего века (рис. 4). Последняя мышца не оказывает влияния на подвижность глазного яблока, но большинством исследователей отнесена к группе глазных мышц, так как иннервируется глазодвигательным нервом.

R.Wiedersheim (1886), Z.Wojtowicz, T.Sadowski, D.Kurek (1969), Ю.А.Пряхин (1972), Б.Н.Хромов (1972), Г.Г.Люткявичюс (1991) отмечают, что у млекопитающих мышцы глазодвигательного аппарата берут свое начало от сухожильного кольца, сросшегося с фиброзной оболочкой зрительного нерва. У изученных нами животных наружные мышцы глаза сухожильного кольца не образуют и берут начало: прямые мышцы глаза, дорсальная косая мышца глаза и оттягиватель глазного яблока в каудальной трети глазницы от предклиновидной и основной клиновидной костей (рис. 5); вентральная косая мышца глаза у основания глазницы.

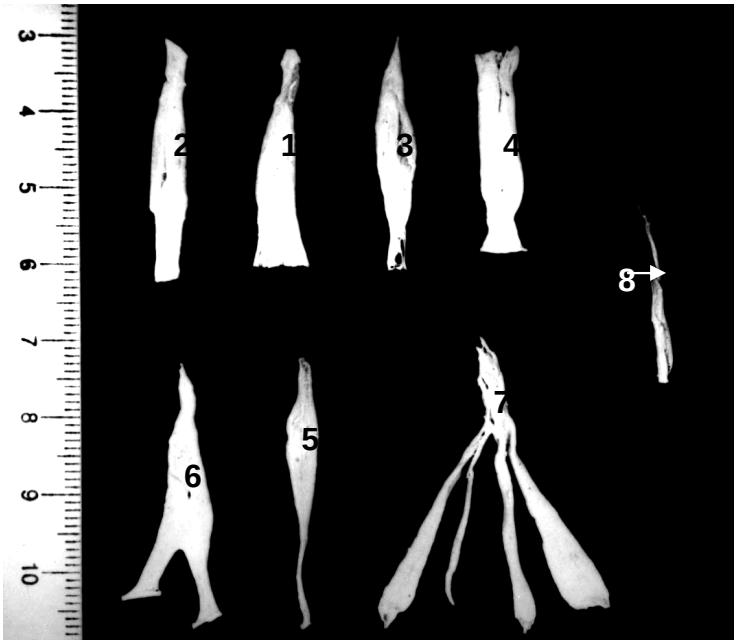

Рис. 4. Мышцы глазодвигательного аппарата у пушных зверей. 1 - дорсальная прямая мышца, 2 - вентральная прямая мышца, 3 - латеральная прямая мышца, 4 - медиальная прямая мышца, 5 - дорсальная косая мышца, 6 – вентральная косая мышца, 7 - оттягиватель глазного яблока, 8 - внутренний поднимать верхнего века.

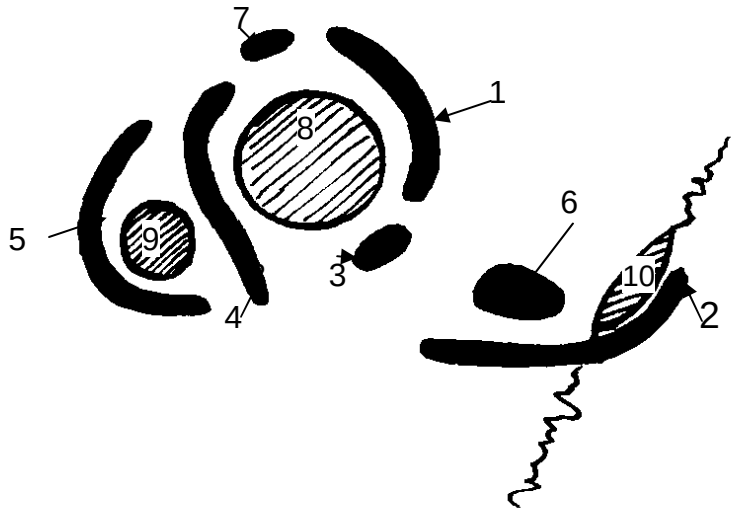

Рис. 5. Топография линий прикрепления проксимальных сухожилий мышц глазодвигательного аппарата у лисицы и песца. 1- дорсальная прямая мышца, 2 - вентральная прямая мышца, 3 - латеральная прямая мышца, 4 - медиальная прямая мышца, 5 - дорсальная косая мышца, 6 - оттягиватель глазного яблока, 7 - внутренний подниматель верхнего века, 8 - зрительное отверстие, 9 - межглазничное отверстие, 10 - глазничная щель.

Таблица 1

Длина[*] мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей ($X \pm s_x$)

Мышцы	Вид животного			
	лисица n=5[**]	песец n=5[**]	соболь N=5[**]	норка n=5[**]
Дорсальная прямая мышца	2,89±0,03	2,75±0,03	1,66±0,02	1,47±0,02
Вентральная прямая мышца	2,66±0,01	2,48±0,03	1,76±0,03	1,60±0,03
Латеральная прямая мышца	2,42±0,01	2,41±0,02	1,39±0,01	1,44±0,01
Медиальная прямая мышца	2,37±0,01	2,38±0,02	1,46±0,02	1,37±0,08
Дорсальная косая мышца	2,48±0,02	2,34±0,01	1,42±0,01	1,35±0,01
Вентральная косая мышца	2,36±0,01	2,11±0,06	1,45±0,02	1,06±0,01
Внутренний поднниматель верхнего века	1,50±0,01	1,23±0,09	1,12±0,04	1,11±0,06

[*] в сантиметрах

[**] количество животных

Согласно данным Г.А.Цквитинидзе (1978) вентральная косая мышца глаза у лисицы, песца и куницы берет начало в специальной ямке слезной кости. С этим утверждением нельзя согласиться, так, у изученных нами представителей отряда хищных (в том числе лисица и песец) вентральная косая мышца берет начало от небной и верхнечелюстной костей, на месте сочленения которых располагается специальное отверстие (рис. 6), где мышца прикрепляется короткими сухожильными пучками к краям отверстия и к соединительнотканной перепонке, которая является производной периорбиты и закрывает отверстие вентральной косой мышцы. Описанная перепонка, на наш взгляд, служит проприорецепции вентральной косой мышцы.

Значительный интерес представляет топография проксимальной точки прикрепления дорсальной косой мышцы. Так, во всех

доступных литературных источниках по анатомии глазодвигательного аппарата млекопитающих отмечается, что эта мышца берет свое начало от сухожильного кольца зрительного отверстия вместе с прямыми мышцами глаза и оттягивателем глазного яблока. У изученных видов животных дорсальная косая мышца берет начало от медиального края зрительного отверстия и от краев межглазничного отверстия, то есть ростральнее других мышц глазного яблока (кроме вентральной косой мышцы). От вентрального края дорсальной косой мышцы к сухожильной пластинке наружных мышц глаза отделяется сухожильная порция (рис. 7).

Причину перемещения дорсальной косой мышцы от основания глазницы, вероятно, следует видеть в изменении конструкции скелета головы. И.И.Шмальгаузен (1947) отмечает, что в черепах тропибазального типа (рептилии и птицы) стенки глазниц сильно сближены и образуют тонкую межглазничную перегородку. У млекопитающих увеличение мозговой полости приводит к сближению передней ее стенки с обонятельными капсулами и редукции межглазничной перегородки. Остатки межглазничной перегородки сохраняются в предклиновидной кости.

При тщательном изучении места прикрепления дорсальной косой мышцы у изученных животных мы обнаружили отверстия очень малого диаметра, в которые из дорсальной косой мышцы вступали сосуды малого калибра. Таким образом, можно сделать предположение, что дорсальная косая мышца у млекопитающих берет начало от сохранившегося участка межглазничной перегородки, и причина перемещения мышцы состоит в редукции этой перегородки. Для того чтобы окончательно решить этот вопрос, нужно провести масштабные сравнительноанатомические исследования с учетом филогенеза скелета головы и взаимосвязи проксимальной части дорсальной косой мышцы с костями глазницы.

В связи с особенностями формирования глазницы (разностью соотношения лицевого и мозгового отдела скелета головы) между псовыми и куньими отмечаются различия в топографии линий прикрепления проксимальных сухожилий мышц глазного яблока. У лисицы и песца вентральная прямая мышца глаза и оттягиватель глазного яблока берут начало в области глазничной щели. У соболя и норки в связи с укорочением лицевого отдела расстояние между зрительным отверстием и глазничной щелью увеличивается, поэтому мышцы глазодвигательного аппарата крепятся в окружности

зрительного отверстия и от медиальной стенки глазницы, в промежутке между зрительным отверстием и глазничной щелью у соболя и между зрительным отверстием и глазнично-круглым отверстием у норки (глазничная щель и круглое отверстие у норки на выходе в полость глазницы сливаются вместе и образуют глазнично-круглое отверстие).

Проксимальные сухожилия мышц глазодвигательного аппарата связаны с твердой мозговой оболочкой, на что указывают в своих работах R.Wiedersheim (1886), Д.Зернов (1934), H.Braus (1960). Согласно результатам наших исследований, мышцы глазного яблока имеют прямую связь с мозговыми оболочками и соединительнотканными оболочками глазницы, что подтверждается наличием сухожильной пластинки, образованной сухожилиями прямых мышц и дорсальной косой мышцы глаза (рис. 7). Сухожильная пластинка проходит через глазничную щель в черепную полость и соединяет сухожилия мышц глазного яблока со складкой твердой мозговой оболочки, протянутой между ростральными клиновидными отростками и костной пластинкой, прилежащей к каменистой части височной кости.

У поперечноротых рыб от глазного яблока по направлению к вершине глазницы идет хрящевой стебелек, который у костистых рыб заменен волокнистой полоской (tenaculum), эквивалента которой в высших группах животных не было найдено (Кингсли Д.С., 1914).

Возможно, описанная сухожильная пластинка является остатком волокнистой полоски рыб и служит связующим звеном между мышцами глазодвигательного аппарата и оболочками головного мозга.

В строении проксимальных сухожилий латеральной и медиальной прямых мышц глазодвигательного аппарата отмечается билатеральная асимметрия, которая проявляется в их разделении и наличии дополнительных сухожильных частей. Дополнительные сухожильные ножки направляются каудально и соединяются с фиброзной пластинкой, образованной сухожилиями мышц глазного яблока. Наличие дополнительных сухожилий мышц связано, вероятно, с наличием общей асимметрии области головы, а их присоединение к сухожильной пластинке – с проприорецепцией мышц глазного яблока.

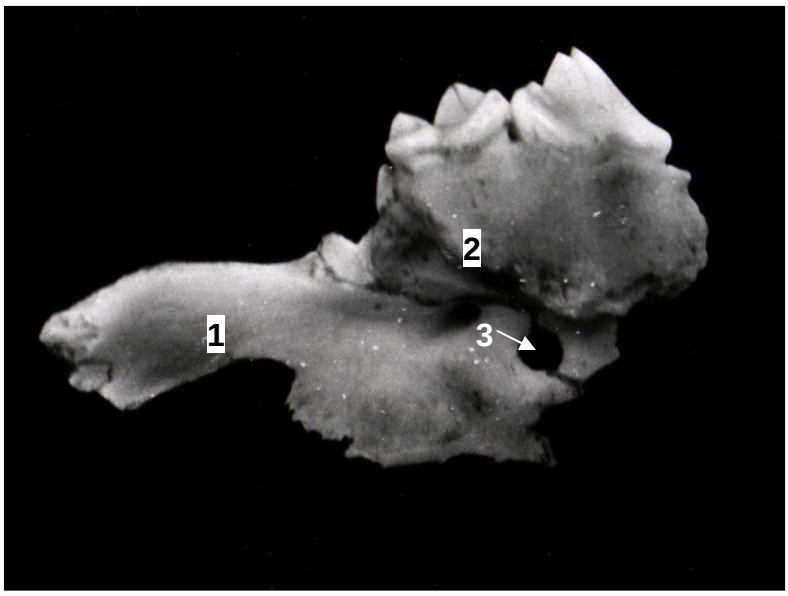

Рис. 6. Место прикрепления вентральной косой мышцы у пушных зверей.

1 – верхнечелюстная кость, 2 – небная кость, 3 – отверстие, для прикрепления вентральной косой мышцы.

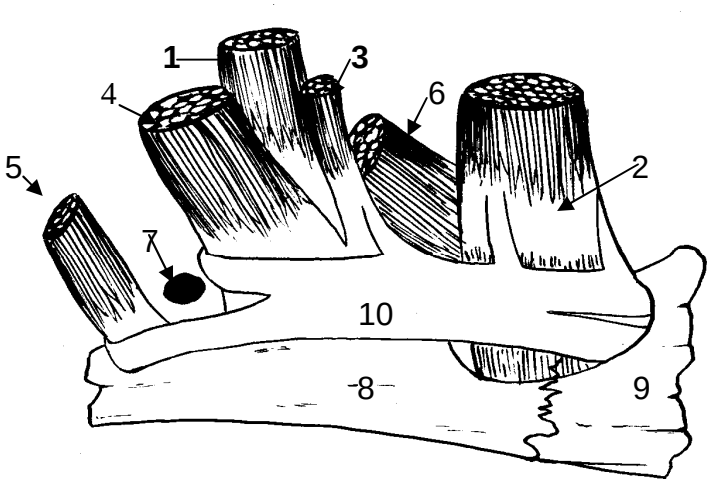

Рис. 7. Топография мышц глазодвигательного аппарата в каудальной трети глазницы у пушных зверей. 1 - дорсальная прямая мышца, 2 - вентральная прямая мышца, 3 - латеральная прямая мышца, 4 - медиальная прямая мышца, 5 - дорсальная косая мышца, 6 - оттягиватель глазного яблока, 7 - межглазничное отверстие, 8 - предклиновидная кость, 9 - основная клиновидная кость, 10 - сухожильная пластинка.

Мышцы глазодвигательного аппарата следуют от места прикрепления по направлению к глазному яблоку и образуют мышечный конус, обращенный вершиной к зрительному отверстию и глазничной щели. Анализ результатов собственных исследований позволяет нам утверждать, что основные параметры мышц глазного яблока находятся в коррелятивной связи с формой орбиты. У изученных нами видов пушных зверей отмечаются некоторые различия во внешнем строении мышц глаза, причина которых, вероятно, скрыта в особенностях формирования глазницы у представителей хищных животных.

Дорсальная прямая мышца (m. rectus dorsalis) у всех изученных животных берет начало от дорсолатерального края зрительного отверстия короткими сухожильными апоневрозами. От латерального края мышцы отделяется тонкое плоское сухожилие, которое соединяется с общей сухожильной пластинкой наружных мышц глаза. Медиально она граничит с дорсальной косой, медиальной прямой мышцами и внутренним поднимателем верхнего века. Своей начальной частью дорсальная прямая мышца прилежит к дорсолатеральной поверхности зрительного нерва. Прикрепляется мышца широким тонким сухожилием к дорсальной поверхности склеры, прикрывая при этом сухожилие дорсальной косой мышцы (рис. 8).

Длина мышечного брюшка дорсальной прямой мышцы у лисицы и песца составляет в среднем 2,89±0,03 и 2,75±0,03 см, у соболя и норки соответственно - 1,66±0,02 и 1,47±0,02 см (табл. 1). У лисицы мышца достигает наибольшей ширины в средней и дистальной третях мышечного брюшка. В отличие от лисицы, у песца, соболя и норки мышечное брюшко дорсальной прямой мышцы расширено в средней трети, что, вероятно связано с особенностями строения глазницы у изученных животных (соотношение лицевого и мозгового отделов скелета головы).

У лисицы абсолютная масса мышцы колеблется от 140,0 до 240,0 мг и составляет в среднем 184,0±9,1 мг, у песца - от 155,9 до 243,2 мг и составляет в среднем 195,2±0,6 мг. У песца масса дорсальной прямой мышцы правой стороны превосходит массу мышцы противоположной стороны.

У соболя абсолютная масса мышцы колеблется от 33,3 до 41,4 мг и составляет в среднем 36,5±0,9 мг, у норки – от 14,0 до 25,5 мг и составляет в среднем 19,0±1,3 мг. У соболя масса дорсальной

прямой мышцы с левой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Вентральная прямая мышца (m. rectus ventralis) у лисицы и песца проксимально крепится к вентромедиальному краю глазничной щели, у соболя и норки - в области вентрального края зрительного отверстия. Медиально вентральная прямая мышца граничит с начальными частями дорсальной косой, латеральной и медиальной прямых мышц. Следуя рострально, она проходит под мышечное брюшко вентральной косой мышцы, где, сужаясь, переходит в плоское сухожилие и прикрепляется к вентральной поверхности склеры.

Длина мышечного брюшка вентральной прямой мышцы у лисицы и песца составляет в среднем 2,66±0,01 и 2,48±0,03 см, у соболя и норки соответственно - 1,76±0,03 и 1,60±0,03 см (табл. 1). Мышечное брюшко вентральной прямой мышцы у всех изученных животных расширено в средней трети.

У лисицы абсолютная масса мышцы колеблется от 190,0 до 280,0 мг и составляет в среднем 227,0±10,2 мг, у песца от 210,6 до 230,0 мг и составляет в среднем 219,7±1,8 мг. У песца масса вентральной прямой мышцы правой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

У соболя абсолютная масса мышцы колеблется от 40,2 до 51,4 мг и составляет в среднем 45,9±1,0 мг, у норки – от 22,0 до 35,0 мг и составляет в среднем 28,8±1,4 мг. У соболя масса вентральной прямой мышцы правой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Латеральная прямая мышца (m. rectus lateralis) берет начало длинным округлым сухожилием у латерального края зрительного отверстия от специального костного выступа. Она граничит с медиальной, дорсальной и вентральной прямыми мышцами глаза. Достигая глазного яблока, латеральная прямая мышца прикрепляется к латеральной поверхности склеры.

Длина мышечного брюшка латеральной прямой мышцы у лисицы и песца составляет в среднем 2,42±0,01 и 2,41±0,02 см, у соболя и норки соответственно - 1,39±0,01 и 1,44±0,01 см (табл. 1). У лисицы эта мышца имеет вид остроконечного треугольника, обращенного своей вершиной каудально. У песца, соболя и норки латеральная прямая мышца расширена в средней трети.

В одном случае у лисицы (левая сторона) от проксимального сухожилия латеральной прямой мышцы отделялась дополнительная сухожильная ножка, которая направлялась каудально и соединялась с фиброзной пластинкой, образованной сухожилиями мышц глазного яблока.

У лисицы абсолютная масса мышцы колеблется от 130,0 до 220,0 мг и составляет в среднем 158,0±9,0 мг, у песца – от 157,4 до 171,1 мг и составляет в среднем 163,3±1,4 мг. У песца масса латеральной прямой мышцы правой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Масса мышцы у соболя колеблется от 33,9 до 40,0 мг и составляет в среднем 35,3±0,8 мг, у норки – от 17,0 до 25,5 мг и составляет в среднем 19,6±1,0 мг.

Медиальная прямая мышца (m. rectus medialis) у изученных животных широким плоским сухожилием прикрепляется к дорсальному и вентральному краям зрительного отверстия и к фиброзному влагалищу зрительного нерва. В начальной части медиальная прямая мышца окружает зрительный нерв с вентральной, медиальной и, частично, дорсальной поверхностей. Дорсальный край мышцы граничит с дорсальной прямой мышцей и внутренним поднимателем верхнего века, вентральный – с вентральной и латеральной прямыми мышцами глаза. Достигнув глазного яблока, эта мышца переходит в широкое сухожилие и прикрепляется к медиальной поверхности склеры.

Длина мышечного брюшка медиальной прямой мышцы у лисицы и песца составляет в среднем 2,37±0,01 и 2,38±0,02 см, у соболя и норки соответственно 1,46±0,02 и 1,37±0,08 см (табл. 1). У лисицы эта мышца имеет форму трапеции, обращенной своим основанием к вершине орбиты. У песца, соболя и норки мышечное брюшко медиальной прямой мышцы расширено в средней трети.

В одном случае у лисицы справа от проксимальной части медиальной прямой мышцы отделялась сухожильная ножка, которая направлялась каудально и соединялась с проксимальным сухожилием вентральной прямой мышцы и фиброзной пластинкой наружных мышц глазного яблока.

В другом случае (лисица, правая сторона) мышечное брюшко медиальной прямой мышцы было разделено надвое, причем одна из частей была сращена с проксимальным сухожилием латеральной прямой мышцы.

У лисицы абсолютная масса медиальной прямой мышцы колеблется от 130,0 до 230,0 мг и составляет в среднем 175,5±9,5 мг, у песца - от 170,6 до 190,2 мг и составляет в среднем 178,3±1,9 мг. У песца масса медиальной прямой мышцы левой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Абсолютная масса медиальной прямой мышцы у соболя колеблется от 31,0 до 43,5 мг и составляет в среднем 37,0±1,3 мг, у норки – от 14,5 до 33,0 мг и составляет в среднем 23,7±1,9 мг.

Дорсальная косая мышца (m. obliquus dorsalis) берет начало от надкостницы медиального края зрительного отверстия близ межглазничного отверстия. Своей наружной поверхностью дорсальная косая мышца прилежит к медиальной стенке глазницы, а внутренней – к медиальной прямой мышце. Направляясь дорсоростральноо, дорсальная косая мышца сужается и переходит в округлое сухожилие, которое, достигая скулового отростка лобной кости, перекидывается через сухожильно-хрящевой блок (trochlea), после чего проходит в латеральном направлении. У лисицы дорсальная косая мышца проходит под сухожилие дорсальной прямой мышцы, где прикрепляется к склере (рис. 8).

У песца дистальное сухожилие дорсальной косой мышцы разделено на две неравные части. Меньшая часть сплетается с сухожилием дорсальной прямой мышцы у медиального края последней, большая часть прикрепляется к склере самостоятельно (рис. 8).

Дорсальная косая мышца у соболя перед прикреплением к склере делится на две равные части. Обе части прикрепляются у латерального края дорсальной прямой мышцы и разделены между собой ее дистальным сухожилием (рис. 8).

У норки дистальное сухожилие дорсальной косой мышцы проходит по наружной поверхности дорсальной прямой мышцы и прикрепляется к склере в промежутке между дорсальной порцией оттягивателя глазного яблока и дорсальной прямой мышцей (рис. 8).

Длина мышечного брюшка дорсальной косой мышцы у лисицы и песца составляет в среднем 2,48±0,02 и 2,34±0,01 см, у соболя и норки соответственно 1,42±0,01 и 1,35±0,01 см (табл. 1). У лисицы эта мышца имеет вид остроконечного треугольника, обращенного своей вершиной к основанию глазницы. У песца, соболя и норки дорсальная косая мышца расширена в средней трети.

У лисицы масса мышцы колеблется от 70,0 до 115,0 мг и составляет в среднем 98,5±4,8 мг, у песца – от 105,3 до 128,4 мг и составляет в среднем 123,3±1,6 мг. У песца масса дорсальной косой мышцы левой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Масса мышцы у соболя колеблется от 19,8 до 27,5 мг и составляет в среднем 22,8±0,8 мг, у норки – от 13,0 до 23,3 мг и составляет в среднем 17,5±1,1 мг.

Вентральная косая мышца (m. obliquus ventralis) берет начало от краев специального отверстия, образованного верхнечелюстной и небной костями. Направляясь к глазному яблоку, она прикрывает вентральную прямую мышцу и латеральную порцию оттягивателя глазного яблока. Дистальное сухожилие вентральной косой мышцы у лисицы и песца разделено на две части. Одна из частей проходит по наружной поверхности сухожилия латеральной прямой мышцы и прикрепляется к склере у его дорсального края. Другая часть проходит под вентральный край латеральной прямой мышцы, где прикрепляется к склере (рис. 9). Вентральная косая мышца у соболя и норки в месте прикрепления к склере почти полностью прикрыта сухожилием латеральной прямой мышцы. От порции сухожилия, соответствующей поверхностной части сухожилия вентральной косой мышцы глаза лисицы и песца, у представителей семейства куньих, отделяется узкое, лентовидной формы сухожилие, прикрепляющееся к склере у дорсального края линии прикрепления латеральной прямой мышцы (рис. 9).

Длина мышечного брюшка вентральной косой мышцы у лисицы и песца составляет в среднем 2,36±0,01 и 2,11±0,06 см, у соболя и норки соответственно 1,45±0,02 и 1,06±0,01 см (табл. 1). Мышечное брюшко вентральной косой мышцы у всех изученных животных по направлению к глазному яблоку постепенно расширяется и достигает наибольшей ширины в дистальной трети.

У лисицы абсолютная масса вентральной косой мышцы от 110,0 до 160,0 мг и составляет в среднем 126,5±5,8 мг, у песца – от 92,1 до 129,9 мг и составляет в среднем 101,6±10,5 мг. У песца масса вентральной косой мышцы правой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

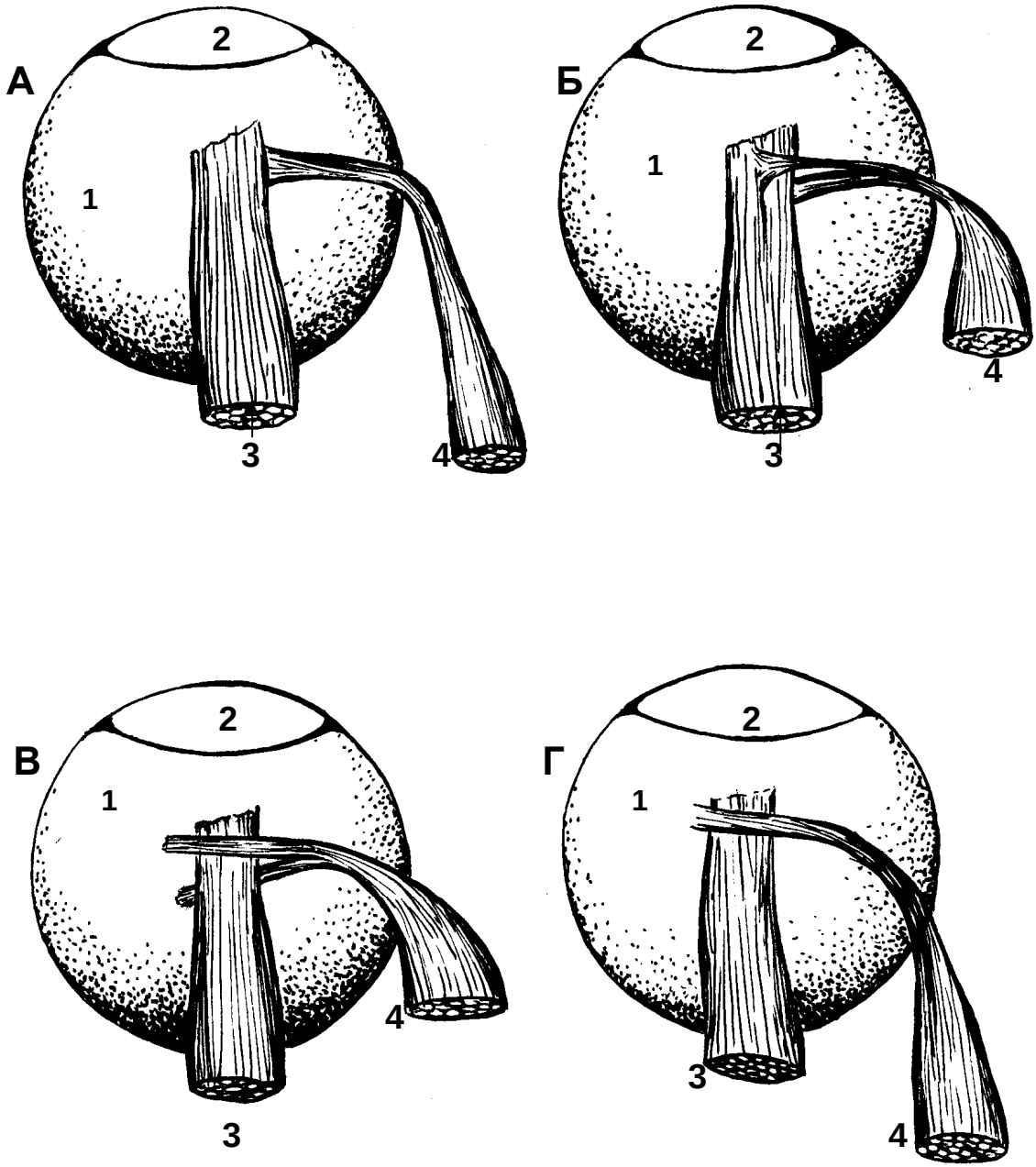

Рис. 8. Топография дистального сухожилия дорсальной косой мышцы у пушных зверей. А - лисица, Б - песец, В - соболь, Г – норка. 1 - склера, 2 - роговица, 3 - дорсальная косая мышца, 4 - дорсальная прямая мышца.

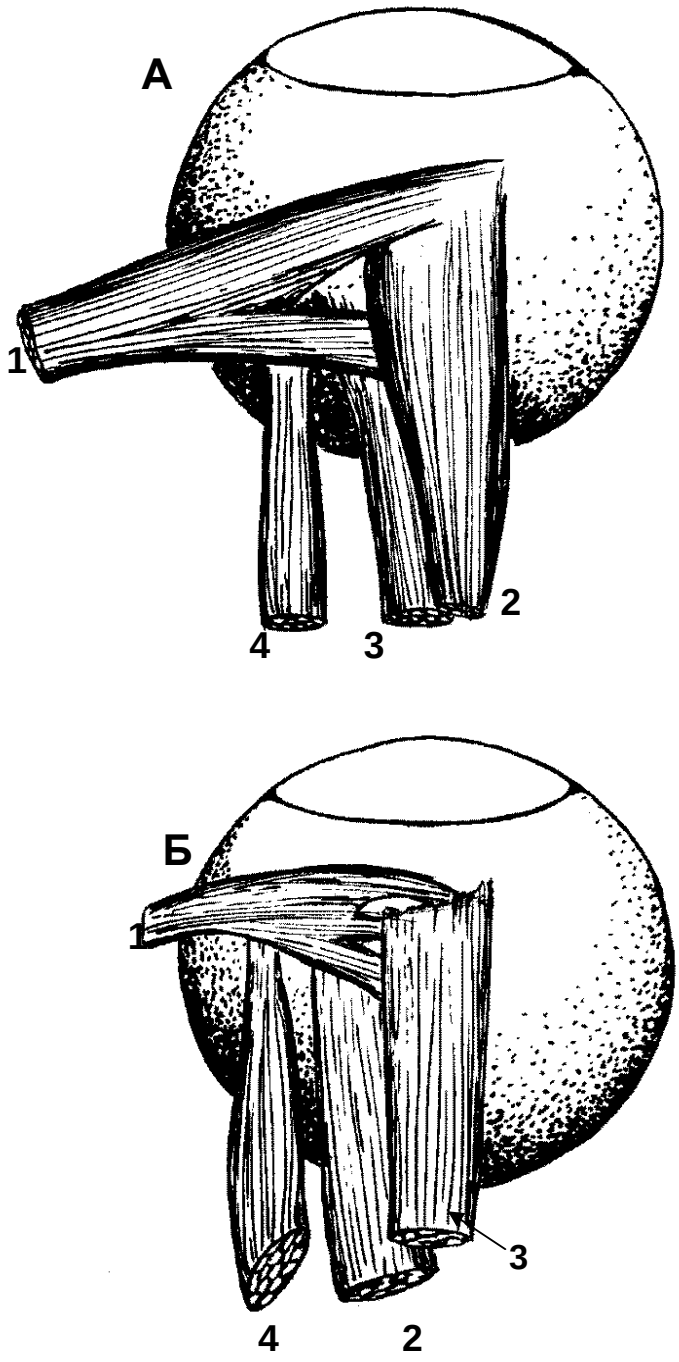

Рис. 9. Топография дистального сухожилия вентральной косой мышцы у пушных зверей. А - псовые, Б – куньи. 1 - вентральная косая мышца, 2 - вентральная прямая мышца, 3 - латеральная прямая мышца, 4 - латеральная порция оттягивателя глазного яблока.

Масса мышцы у соболя колеблется от 19,4 до 26,0 мг и составляет в среднем 22,5±0,7 мг, у норки от 10,5 до 25,0 мг и составляет в среднем 18,0±1,4 мг. Как у соболя, так и у норки масса вентральной косой мышцы правой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Оттягиватель глазного яблока (m. retractor bulbi) у лисицы и песца берет свое начало в глубине глазничной щели, у соболя и норки - в промежутке между зрительным отверстием и глазничной щелью, достигая каудальным краем медиального края глазничной щели. Следуя ростральнo, основная часть оттягивателя глазного яблока делится вначале на две части, которые, в свою очередь, на уровне латерального края зрительного отверстия дают начало четырем порциям (дорсальная, вентральная, латеральная, медиальная), расположенным в промежутках между прямыми мышцами глаза.

Дорсальная порция располагается в промежутке между латеральной и дорсальной прямыми мышцами глаза, ближе к латеральной прямой мышце.

Вентральная порция (самая крупная) пересекает мышечное брюшко латеральной прямой мышцы с его внутренней поверхности почти поперек, после чего проходит по направлению к глазному яблоку. Вентральная порция заполняет пространство между вентральной прямой и медиальной прямой мышцами глаза, прилегая к ним своими краями.

Латеральная порция после отделения от основной части оттягивателя глазного яблока прилегает вначале к внутренней поверхности латеральной прямой мышцы, а затем пересекает ее вдоль мышечного брюшка. По выходе из-под мышечного брюшка латеральной прямой мышцы латеральная порция направляется к глазному яблоку, где прикрепляется к склере в промежутке между латеральной и вентральной прямыми мышцами глаза. В месте прикрепления латеральная порция прикрыта мышечным брюшком вентральной косой мышцы.

Медиальная порция после отделения от основной части оттягивателя глазного яблока направляется под дорсальную прямую мышцу и выходит у ее медиального края, после чего прикрепляется к склере в промежутке между медиальной и дорсальной прямыми мышцами глаза.

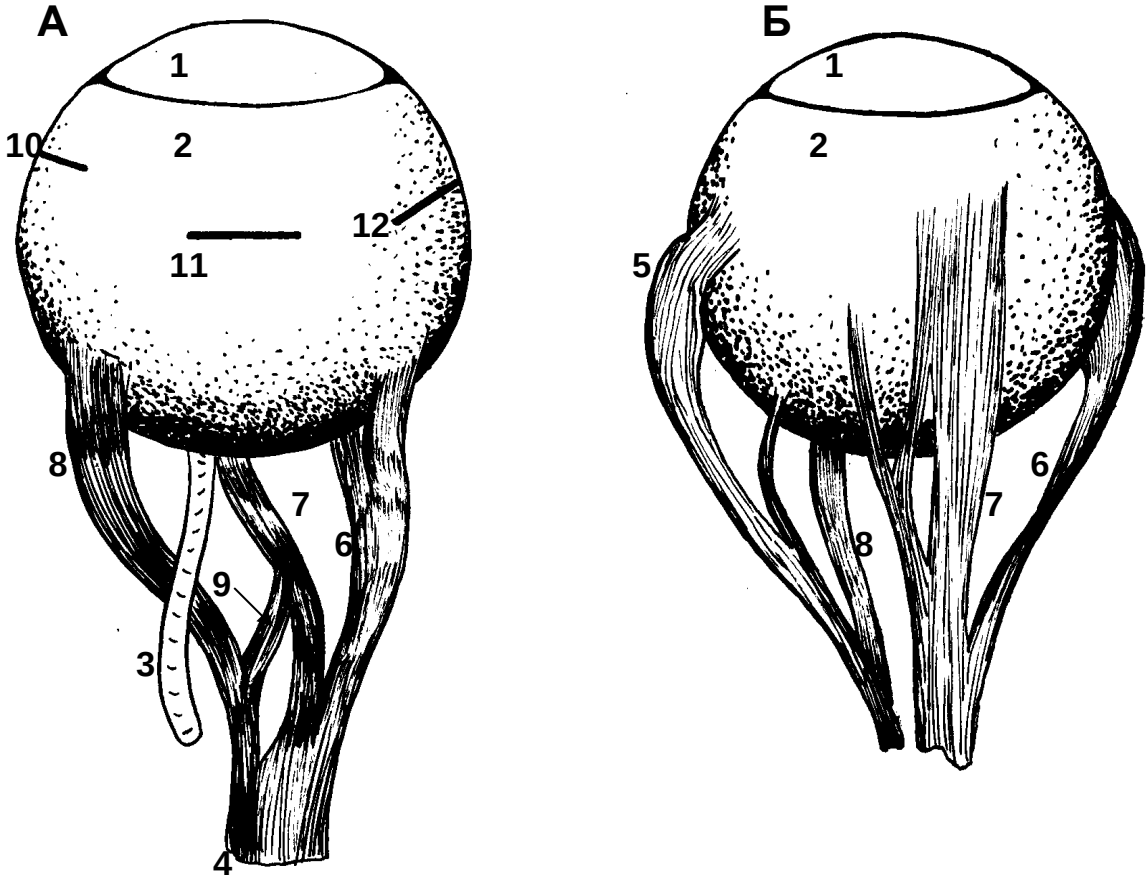

Рис.10. Варианты строения оттягивателя глазного яблока у пушных зверей. А - лисица, Б – песец. 1 - роговица, 2 - склера, 3 - зрительный нерв, 4 - оттягиватель глазного яблока, 5 - дорсальная порция, 6 - вентральная порция, 7 - латеральная порция, 8 - медиальная порция, 9 - мышечный мостик, 10 - линия прикрепления дорсальной прямой мышцы, 11 - линия прикрепления медиальной прямой мышцы, 12 - линия прикрепления вентральной прямой мышцы.

У лисицы абсолютная масса оттягивателя глазного яблока колеблется от 230,0 до 360,0 мг и составляет в среднем 289,0±16,0 мг, у песца – от 265,2 до 327,9 мг и составляет в среднем 298,3±8,5 мг. Как у лисицы, так и у песца отмечается достоверное различие в массе оттягивателя глазного яблока справа и слева.

Абсолютная масса оттягивателя глазного яблока у соболя колеблется от 39,0 до 45,9 мг и составляет в среднем 41,5±0,7 мг, у норки – от 25,5 до 37,5 мг и составляет в среднем 32,0±1,6 мг.

Внутренний подниматель верхнего века является слабейшей из мышц, расположенных в глазнице. Как у псовых, так и у куньих

поднимать верхнего века достигает наибольшей ширины в его дистальной трети.

У лисицы абсолютная масса этой мышцы колеблется от 10,0 до 80,0 мг и составляет в среднем 45,0±12,0 мг, у песца – от 27,5 до 40,6 мг и составляет в среднем 33,3±1,2 мг. У песца масса мышцы левой стороны значительно превосходит массу мышцы противоположной стороны.

Масса мышцы у соболя колеблется от 11,9 до 13,9 мг и составляет в среднем 13,1±0,2 мг, у норки – от 9,5 до 12,6 мг и составляет в среднем 11,0±0,4 мг.

Относительная масса мышц глазодвигательного аппарата характеризуется некоторыми видовыми особенностями. Так, например, у лисицы, песца и норки наибольшей относительной массой от массы мышц глазного яблока обладает оттягиватель глазного яблока, а у соболя – вентральная прямая мышца глаза, что связано, на наш взгляд с функцией этой мышцы.

Оттягиватель глазного яблока возникает у позвоночных при переходе к наземному образу жизни. В том случае, когда глазу угрожает опасность, он рефлекторно втягивается оттягивателем глазного яблока в глазницу (Брандт А.Э., 1913). Эта мышца отсутствует у человека, так как нет необходимости «удерживать» глазное яблоко в глазнице в связи с вертикальным расположением тела человека.

Лисица и песец, как представители семейства псовых, в природе выслеживают добычу с помощью органа обоняния, поэтому их голова наклонена к земле, что вызывает нагрузку на оттягиватель глазного яблока. Норка ведет полуводный образ жизни, поэтому оттягиватель глазного яблока и связанная с ним перепонка третьего века развиты хорошо. Что же касается соболя, то, в отличие от псовых, глазное яблоко у соболя не подвержено значительным гравитационным нагрузкам, что связано с образом жизни этого животного, поэтому оттягиватель глазного яблока развит слабо.

2.3. Топография дистальных сухожилий мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей

Мышцы глазодвигательного аппарата в ростральной трети глазницы переходят в тонкие плоские сухожилия и прикрепляются к склере глазного яблока на различных расстояниях от роговично-

склерального края. Анализ специальной литературы, посвященной строению мышц глазного яблока и физиологии органа зрения, убеждает, что функция глазных мышц играет важное значение в зрительном восприятии. Однако, несмотря на это, сведения об анатомо-топографических особенностях дистальных сухожилий мышц глазодвигательного аппарата и их линий прикрепления к склере глазного яблока немногочисленны и относятся преимущественно к человеку.

В.П.Воробьев (1936), H.Braus (1960), А.А.Бочкарева (1989) отмечают, что прямые мышцы глазного яблока прикрепляются к склере как параллельно роговичному краю, так и под углом. При этом изменяется влияние мышц на движения глазного яблока. В том случае, когда линия прикрепления мышцы по отношению к роговичному краю располагается косо, влияние мышц не может быть исключительно угловым, а комбинируется с вращением глазного яблока по его продольной оси.

Изучение морфо-функциональных особенностей мышц глазодвигательного аппарата важно с позиций экспериментальной биологии, так как при проведении экспериментов на животных авторы часто не учитывают особенности морфологии органов человека и животных и нередко переносят результаты исследований на человека, что не всегда является правильным.

При изучении особенностей топографии линий прикрепления наружных мышц глазного яблока встречаются определенные трудности исследования фиксированного материала, так как глазное яблоко содержит много влаги, которая утрачивается при фиксации (глазные яблоки теряют форму), поэтому мы применили оригинальную методику, которая включала в себя наливку глазных яблок латексом с последующей полимеризацией латексной массы. Для определения топографии линий прикрепления дистальных сухожилий мышц глазного яблока мы использовали морфометрический метод и визуальный осмотр анатомических препаратов.

Дорсальная прямая мышца. У лисицы и песца длина линий прикрепления мышцы соответственно равна 0,58±0,02 и 0,41±0,02 см, у соболя и норки – 0,30±0,01 и 0,24±0,01 см (табл. 2). Линия дорсальной прямой мышцы у всех изученных животных в большинстве случаев по отношению к роговичному краю расположена под углом, при этом латеральный край линии прикрепления отстоит от лимба дальше, чем медиальный. Следовательно, наряду с уг-

ловым влиянием, действие этой мышцы комбинируется с незначительной ротацией кнаружи, вращая глазное яблоко кверху, что свидетельствует о сложности функциональных взаимоотношений мышц глазодвигательного аппарата. В одном случае у песца (слева) линия прикрепления дорсальной прямой мышцы была параллельна роговичному краю.

Вентральная прямая мышца. У лисицы и песца длина линии прикрепления мышцы соответственно равна 0,48±0,03 и 0,31±0,02 см, у соболя и норки – 0,26±0,09 и 0,17±0,01 см (табл. 2). По отношению к роговичному краю линия прикрепления этой мышцы у изученных животных в большинстве случаев располагается параллельно, что указывает на исключительно угловое влияние этой мышцы (опускание взора книзу).

В одном случае у лисицы (справа) медиальный край линии прикрепления мышцы отстоял от лимба дальше, чем латеральный.

Латеральная прямая мышца. У лисицы и песца длина линии прикрепления мышцы соответственно равна 0,54±0,02 и 0,67±0,04 см, у соболя и норки – 0,21±0,01 и 0,15±0,01 см (табл. 2). Линия прикрепления латеральной прямой мышцы у изученных животных по отношению к роговичной линии расположена под углом (рис. 11). Дорсальный край линии прикрепления этой мышцы отстоит от роговичной линии дальше, чем вентральный, следовательно, функцией латеральной прямой мышцы является абдукция глазного яблока в наружную сторону с небольшой ротацией вверх.

Медиальная прямая мышца. У лисицы и песца длина линии прикрепления мышцы соответственно равна 0,57±0,02 и 0,82±0,06 см, у соболя и норки – 0,21±0,01 и 0,15±0,02 см (табл. 2). Линия прикрепления медиальной прямой мышцы изогнута дугообразно и по отношению к роговичной линии расположена под углом. При этом вентральный край линии прикрепления отстоит от лимба дальше, чем дорсальный. Поэтому функцией этой мышцы является вращение глазного яблока в медиальную сторону с ротацией вверх вокруг поперечной оси.

Дорсальная косая мышца. У лисицы и песца длина линии прикрепления мышцы соответственно равна 0,34±0,02 и 0,35±0,02 см, у норки – 0,17±0,01 см. У соболя длина линий прикрепления поверхностной и глубокой частей сухожилия соответственно равна 0,10±0,01 и 0,14±0,01 см (табл. 2). У лисицы и песца линия прикрепления дорсальной косой мышцы лежит позади линии прикрепле-

ния дорсальной прямой мышцы и по отношению к лимбу расположена перпендикулярно (рис. 11). У соболя линии прикрепления глубокой и поверхностной частей лежат соответственно перед и за линией прикрепления дорсальной прямой мышцы у ее латерального края.

У норки линия прикрепления дорсальной косой мышцы лежит латеральнее линии прикрепления дорсальной прямой мышцы и по отношению к роговичной линии расположена перпендикулярно. Действие этой мышцы обуславливает вращение глазного яблока внутрь и в меньшей степени ротацию вниз вокруг поперечной оси глазного яблока.

Вентральная косая мышца. Длина линии прикрепления поверхностной части у лисицы и песца соответственно равна 0,39±0,02 и 0,44±0,02 см, у соболя и норки – 0,14±0,01 и 0,14±0,01см. Длина линии прикрепления глубокой части сухожилия у лисицы и песца соответственно равна 0,42±0,01 и 0,47±0,04 см, у соболя и норки – 0,24±0,02 и 0,20±0,01 см (табл. 2). У лисицы и песца линия прикрепления поверхностной части вентральной косой мышцы лежит перед линией прикрепления латеральной прямой мышцы, у ее дорсального края. Линия прикрепления глубокой части по отношению к роговичной линии расположена перпендикулярно и лежит позади линии прикрепления латеральной прямой мышцы (рис. 11).

У соболя и норки линия прикрепления глубокой и большая часть линии прикрепления поверхностной частей лежат позади линии прикрепления латеральной прямой мышцы. Анализ топографии линий прикрепления частей сухожилия вентральной косой мышцы показал, что наряду с ротацией (влияние глубокой части сухожилия) вентральная косая мышца принимает участие в абдукции глазного яблока (влияние поверхностной части сухожилия).

Оттягиватель глазного яблока своими порциями прикрепляется к склере близ заднего полюса глазного яблока.

Дорсальная порция. У лисицы и песца длина линии прикрепления соответственно равна 0,98±0,04 и 0,39±0,03 см, у соболя и норки – 0,41±0,01 и 0,22±0,01 см (табл. 3). Линия прикрепления этой порции по отношению к роговичной линии лежит под углом и расположена на уровне каудальных краев линий прикрепления дорсальной косой мышцы и глубокой части сухожилия вентральной

косой мышцы. Латеральный край линии прикрепления порции отстоит от лимба на большем расстоянии, чем медиальный.

Таблица 2

Длина линий прикрепления мышц глаза у пушных зверей (см) ($X \pm s_x$)

Мышцы	Лисица	Песец	Соболь	Норка
Дорсальная прямая мышца	0,58±0,02	0,41±0,02	0,30±0,01	0,24±0,01
Вентральная прямая мышца	0,48±0,03	0,31±0,02	0,26±0,09	0,17±0,01
Латеральная прямая мышца	0,54±0,02	0,67±0,04	0,21±0,01	0,15±0,01
Медиальная прямая мышца	0,57±0,02	0,82±0,06	0,21±0,01	0,15±0,02
Дорсальная косая мышца:	0,34±0,02	0,35±0,02	-	0,17±0,01
- поверхностная часть	-	-	0,10±0,01	-
- глубокая часть	-	-	0,14±0,01	-
Вентральная косая мышца:				
- поверхностная часть	0,39±0,02	0,44±0,02	0,14±0,01	0,14±0,01
- глубокая часть	0,42±0,01	0,47±0,04	0,24±0,02	0,20±0,01

Вентральная порция. У лисицы и песца длина линии прикрепления соответственно равна 0,99±0,03 и 0,80±0,08 см, у соболя и норки – 0,40±0,04 и 0,19±0,02 см (табл. 3). Линия прикрепления этой порции по отношению к роговичному краю лежит под углом и граничит с краями линий прикрепления медиальной и вентральной прямых мышц глаза. Медиальный край линии прикрепления отстоит от лимба несколько дальше, чем латеральный.

Латеральная порция. У лисицы и песца длина линии прикрепления соответственно равна 0,45±0,01 и 0,67±0,06 см, у соболя и норки – 0,27±0,01 и 0,14±0,01 см (табл. 3). Линия прикрепления этой порции по отношению к роговичному краю лежит под углом и располагается на уровне рострального края линии прикрепления глубокого сухожилия вентральной косой мышцы глаза (рис. 11).

Дорсальный край линии прикрепления отстоит от лимба дальше, чем вентральный.

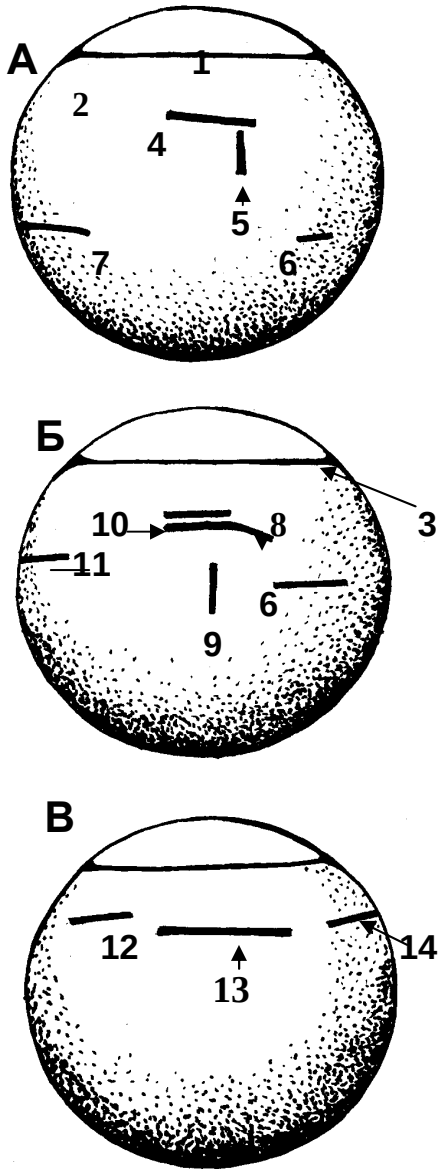

Рис. 11. Топография линий прикрепления мышц глазного яблока пушных зверей. А - дорсальная поверхность, Б - латеральная поверхность, В - вентро-медиальная поверхность.

1 - роговица, 2 - склера, 3 - роговичная линия, 4 - линия прикрепления дорсальной прямой мышцы, 5 - линия прикрепления дорсальной косой мышцы, 6 - линия прикрепления дорсальной порции оттягивателя глазного яблока, 7 - линия прикрепления медиальной порции оттягивателя глазного яблока, 8 - линия прикрепления латеральной прямой мышцы, 9 - линия прикрепления глубокой части сухожилия вентральной косой мышцы, 10 - линия прикрепления поверхностной части сухожилия вентральной косой мышцы, 11 - линия прикрепления вентральной пря-

мой мышцы, 12 - линия прикрепления вентральной порции оттягивателя глазного яблока, 13 - линия прикрепления латеральной порции оттягивателя глазного яблока, 14 – линия прикрепления медиальной прямой мышцы.

Таблица 3

Длина линий прикрепления порций оттягивателя глазного яблока у пушных зверей (см) ($X \pm s_x$)

Порции	Лисица	Песец	Соболь	Норка
Дорсальная порция	0,98±0,04	0,39±0,03	0,41±0,01	0,22±0,01
Вентральная порция	0,99±0,03	0,80±0,08	0,40±0,04	0,19±0,02
Латеральная порция	0,45±0,01	0,67±0,06	0,27±0,01	0,14±0,01
Медиальная порция	0,45±0,01	0,80±0,01	0,43±0,02	0,26±0,01

Медиальная порция. У лисицы и песца длина линии прикрепления соответственно равна 0,45±0,01 и 0,80±0,01 см, у соболя и норки – 0,43±0,02 и 0,26±0,01 см (табл. 3). Линия прикрепления этой порции по отношению к роговичному краю лежит под углом и располагается каудальнее линий прикрепления медиальной и дорсальной прямых мышц глаза. Дорсальный край линии прикрепления отстоит от лимба дальше, чем вентральный. На основании изучения линий прикрепления порций оттягивателя глазного яблока можно сделать вывод, что, наряду с основной функцией – втягивание глазного яблока внутрь глазницы, эта мышца выполняет дополнительные функции, так как работа порций оттягивателя глазного яблока, в связи с особенностями их прикрепления к склере (линии их прикрепления располагаются под углом к роговично-склеральному краю), согласуется с работой прямых мышц глаза.

Таким образом, на основании проведенных исследований особенностей мышц глазодвигательного аппарата можно вывести следующие закономерности их построения у животных.

С изменением процентного соотношения лицевого и мозгового отделов скелета головы (укорочение лицевого отдела) у песца, соболя и норки мышечное брюшко наружных мышц глазного яблока утолщается в средней трети (кроме вентральной косой мышцы). При этом происходит смещение проксимальных и дистальных то-

чек прикрепления сухожилий мышц глазодвигательного аппарата. У лисицы и песца проксимально мышцы берут начало в области зрительного, межглазничного отверстий и глазничной щели от предклиновидной и основной клиновидной костей, а у соболя и норки - в окружности зрительного отверстия и от медиальной стенки глазницы в промежутке между зрительным отверстием и глазничной щелью. Проксимальные сухожилия мышц глазодвигательного аппарата тесно связаны с твердой мозговой оболочкой (прямые мышцы глаза и дорсальная косая мышца) и с соединительной тканью области головы (вентральная косая мышца).

Наиболее всего подвержены изменениям дистальные сухожилия дорсальной и вентральной косой мышц глазодвигательного аппарата. Изменения выражаются в соотношении дистальных сухожилий дорсальной прямой и дорсальной косой мышц глаза – дорсальная косая мышца постепенно перемещается из-под дорсальной прямой мышцы (лисица). Сухожилие разделено на две части у песца и соболя – одна из частей прикрыта сухожилием дорсальной прямой мышцы. У норки сухожилие дорсальной косой мышцы глаза располагается на наружной поверхности дорсальной прямой мышцы.

У вентральной косой мышцы происходит смещение порции поверхностной части сухожилия вентральной косой мышцы с поверхности латеральной прямой мышцы (лисица, песец) к глубокой части сухожилия вентральной косой мышцы (соболь, норка).

Одним из проявлений индивидуальной изменчивости является билатеральная асимметрия. Строение мышц глазодвигательного аппарата правой и левой стороны у изученных животных отличается, что проявляется в наличии дополнительных сухожилий, а также в абсолютной массе мышц.

Глава 3.
АНАТОМО-ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРВОВ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

3.1. Общая морфологическая характеристика нервов глазодвигательного аппарата у млекопитающих

Изучение и анализ литературы по нейроморфологии приводит нас к убеждению, что нервы глазодвигательного аппарата по своему происхождению, строению и функциональному назначению занимают особое место в периферической нервной системе. Будучи филогенетически древними образованиями, эти нервы обнаруживаются во всем ряду позвоночных, начиная с низших рыб, и иннервируют мышцы глазного яблока почти по той же схеме, что и у млекопитающих.

Нервы двигательного аппарата глаза являются высокоспециализированными образованиями, однако, их значение в осуществлении зрительных реакций неравноценно. M.S.Abdullaev (1972) отмечает, что строение и функция нервов глазодвигательного аппарата гораздо сложнее, чем это принято считать. Блоковый и отводящий нервы филогенетически более молодые в сравнении с глазодвигательным нервом. Кроме общих глазодвигательных функций они имеют и другие, связанные с особенностями строения дорсальной косой мышцы у млекопитающих, а отводящий нерв находится в тесной топографической близости с вестибулярной системой.

Нервы глазодвигательного аппарата издавна привлекают внимание исследователей, о чем свидетельствует тот факт, что глазодвигательный нерв был впервые описан древнегреческим анатомом Герофилом в 304 году до н.э. (цит. по Абдуллаеву М.С., 1973). Однако, несмотря на большой интерес к этим нервам, до сих пор в их отношении остается много невыясненного и противоречивого. Дискуссионными остаются вопросы об афферентных источниках нервов мышц глаза, об их взаимоотношениях между собой и с вегетативной нервной системой.

Филогенез нервов глазных мышц, сложность их взаимоотношений с ветвями тройничного нерва, вегетативной нервной системой и с иннервируемыми органами послужили поводом для их глубоких и разносторонних исследований.

Сведения о морфологии нервов мышц глаза человека и животных содержатся в работах R.Du Bois-Reymond (1907), G.S.Horkins (1916), Н.И.Акаевского (1935), Б.М.Соколова (1943), М.М.Березиной (1956, 1958, 1980), О.П.Большакова (1960), М.С.Абдуллаева (1964, 1965, 1966, 1974, 1981), С.С.Михайлова (1961, 1984), В.М.Старшиновой (1962), Н.Г.Бабенко (1965, 1973), M.Barge, J.Champentier (1966), В.В.Бобина и др. (1969), Н.М.Плужник (1970, 1971, 1972), Ch.Frohwirth, D.J.Goutained (1972), Б.Г.Хоменко (1972, 1973), Th.Nitschke (1973), Г.Б.Агаркова, Б.Г.Хоменко (1973, 1984), P.Grellier и др. (1974), J.Lang (1975), C.Buisseret-Delmas (1976), С.И.Сагеевой (1967), C.P.Piffer, N.L.Zorzetto (1980), J.Lang, U.Reiter (1984), М.С.Завалеевой (1989), P.Kehrli и др. (1995), F.J.Laine (1996), I.Yousry и др. (1999), T.Menovsky и др. (1999), E.Tuccar и др. (2000), А.Г.Цыбулькина, Т.В.Полойко (2001), A.Maklad и др. (2001). Однако, несмотря на большое количество работ, до сих пор среди авторов нет единства мнений по ряду принципиальных вопросов морфологии нервов глазодвигательного аппарата. Особенно спорными являются положения об афферентной иннервации мышц глазодвигательного аппарата, о взаимосвязи глазодвигательного, блокового и отводящего нервов с ветвями тройничного нерва и между собой.

В учебниках и руководствах по анатомии человека (Зернов Д., 1938; Иванов Г.Ф., 1949; Clara M., 1959; Привес М.Г., Лысенков Н.К., 1974 и др.) при описании нервов глазодвигательного аппарата отмечается, что при прохождении через область пещеристого синуса эти нервы получают соединительные ветви от глазного нерва, через которые из наружных мышц глазного яблока проводятся афферентные импульсы.

В специальной литературе мнения исследователей по этому вопросу неоднозначны. Так, A.A.Tarkhan (1934), Abd-el-Malek Shafik (1938), А.С.Лютый (1965), М.С.Абдуллаев (1973), C.Buisseret-Delmas (1976), P.Sivanandasingham (1978) считают, что первая ветвь тройничного нерва не служит источником афферентной иннервации мышц глазного яблока, а нервы глазодвигательного аппарата на

всем своем протяжении являются смешанными и содержат как двигательные, так и чувствительные нервные волокна.

По мнению О.Г.Плиссана (1949), М.М.Березиной (1959), Т.К.Зайсановой (1961), А.А.Миронцовой и Н.М.Плужник (1966), L.Coppini, F.Broccoli (1968) проводники от чувствительных окончаний, находящихся в наружных мышцах глаза, проходят в составе первой ветви тройничного нерва, а нервы глазодвигательного аппарата относятся к двигательным и развиваются по типу вентральных корешков спинномозговых нервов.

Наряду с общими признаками, присущими глазодвигательному, блоковому и отводящему нервам, каждый из этих нервов имеет ряд отличительных особенностей.

Для глазодвигательного нерва (III пара) характерна постоянная связь с парасимпатической частью вегетативного отдела нервной системы (Ефимов С.И., 1989). Этот нерв осуществляет иннервацию пяти мышц глаза (вентральная косая, медиальная, дорсальная и вентральная прямые мышцы и внутренний подниматель верхнего века) из восьми имеющихся и отличается наибольшей протяженностью.

Блоковый нерв (IV пара) является самым коротким из нервов глазодвигательного аппарата и предназначен только для одной дорсальной косой мышцы глаза. Блоковый нерв перед выходом из ствола мозга перекрещивается с нервом противоположной стороны, после чего появляется на дорсальной поверхности среднего мозга (Пэттэн Б.М., 1959). В специальной литературе до сих пор нет удовлетворительного объяснения дорсального отхождения этого нерва от ствола мозга.

Отводящий нерв (VI пара) берет начало от продолговатого мозга. При прохождении в области пещеристого синуса отводящий нерв получает соединительные веточки от симпатического сплетения внутренней сонной артерии (Березина М.М., 1958; Marinello G. и др., 2000). Этот нерв снабжает нервными волокнами латеральную прямую мышцу и оттягиватель глазного яблока. Однако в отношении иннервации оттягивателя глазного яблока мнения исследователей расходятся.

Одни авторы (Corning H.K., 1902; Plate L., 1924; Шмальгаузен И.И., 1935; Холодковский Н.А., 1933; Giersberg H., Rietschell D., 1967) утверждают, что оттягиватель глазного яблока получает иннервацию от отводящего нерва, так как эта мышца является произ-

водной латеральной прямой мышцы. Последняя, в свою очередь, развивается из третьего миотома головы, сегментным нервом которого является отводящий нерв. По мнению других авторов (Paul M., 1915; Weber M., 1927; Nickel R., Schummer A., Seiferle E., 1952; Макашов Ф.В., 1953; Schwarze E., 1965; Koch T., 1976; Matheus S.M. и др., 1995) иннервацию оттягивателя глазного яблока осуществляют отводящий и глазодвигательный нервы.

Топография и ветвление нервов глазодвигательного аппарата наиболее обстоятельно и многосторонне изучены у человека. О.Г.Плиссаном (1943), К.А.Кунаковым (1949), Е.Е.Маловичко (1957), I.D.Hogg (1964), Д.М.Дечко, В.М.Островской (1972), Д.М.Голубом (1962), J.Szyszka-Mroz (2000) нервы мышц глаза рассмотрены в эмбриогенезе.

О.Г.Плиссан (1949) в своих эмбриологических исследованиях пристальное внимание уделял вопросам взаимоотношений IV пары и первой ветви тройничного нерва. J.Szyszka-Mroz (2000) отмечает, что ядро блокового нерва появляется на 13 дне внутриутробного развития и, начиная с 15 дня, волокна блокового нерва достигают дорсальной поверхности среднего мозга.

Н.Г.Бабенко (1965, 1973), принимая во внимание связи отводящего нерва с верхнечелюстным, носоресничным, глазодвигательным нервами, а также с ресничным ганглием, делает предположение, что зона иннервации отводящего нерва не ограничивается только латеральной прямой мышцей глаза.

М.М.Березиной (1956, 1980), М.С.Абдуллаевым (1960, 1973), А.А.Миронцовой и Н.М.Плужник (1966), В.В.Бобиным и др. (1969), Н.М.Плужник (1970), А.П.Богдановым (2001) были предприняты исследования строения нервов мышц глаза у людей в различные периоды постнатального онтогенеза, где особенное внимание было уделено изучению взаимоотношений нервов глазодвигательного аппарата с ветвями тройничного нерва и между собой.

А.П.Богданов (2001) при изучении анатомии нервов мышц глаза и первой ветви тройничного нерва в полости черепа отмечает, что топография глазодвигательного, блокового, глазного и отводящего нервов в пределах пещеристого синуса у человека в значительной мере определяется особенностями строения черепа.

Специальные работы, посвященные изучению нервов мышц глазного яблока у животных, в специальной литературе немногочисленны. Они касаются преимущественно лабораторных живот-

ных. Сведения о строении нервов мышц глаза собаки, кошки и кролика содержатся в работах H.K.Corning (1902), Н.М.Плужник (1971, 1972), Г.А.Цквитинидзе (1978, 1979).

Н.М.Плужник (1971, 1972) при изучении особенностей топографии и ветвления нервов глазных мышц у кошки и кролика отмечает асимметрию внемышечного распределения нервов у изученных животных.

Н.И.Акаевским (1935), И.А.Спирюховым (1941), А.С.Лютым (1963), М.С.Завалеевой (1989) изучена анатомия нервов мышц глаза у копытных животных.

Н.И.Акаевский (1935) исследовал особенности строения нервов мышц глаза у северного оленя. Автор отмечает, что у изученного животного нервы глазодвигательного аппарата имеют постоянные связи с первой ветвью тройничного нерва.

По исследованиям А.С.Лютого (1963) у крупного рогатого скота глазодвигательный и блоковый нервы принимают участие в иннервации соединительнотканных оболочек глазницы. На основании результатов собственных исследований автор приходит к выводу, что глазодвигательный и блоковый нервы следует отнести к нервам смешанного типа.

И.А.Спирюховым (1941), М.С.Завалеевой (1989) изучена топография и внемышечное ветвление отводящего нерва у лошади и крупного рогатого скота. У изученных животных иннервация оттягивателя глазного яблока осуществляется только отводящим нервом.

Морфология нервов глазодвигательного аппарата морских млекопитающих нашла отражение в работах Б.Г.Хоменко (1972, 1973), А.А.Яблокова, В.М.Бельковича, В.И.Борисова (1972), Г.Б.Агаркова, Б.Г.Хоменко, В.Г.Хаджинского (1974), Г.Б.Агаркова, Б.Г.Хоменко (1984).

У дельфинов нервы мышц глазного яблока после отделения от ствола мозга получают соединительные веточки от симпатического сплетения внутренней сонной артерии и от глазного нерва. При вступлении в глазницу эти нервы распространяются, наряду с мышцами глаза, в периорбите и надкостнице медиальной стенки глазницы (Агарков Г.Б., Хоменко Б.Г., Хаджинский В.Г., 1974).

Что касается морфологии нервов глазодвигательного аппарата пушных зверей клеточного содержания, то этот вопрос освещен в специальной литературе недостаточно. В доступной литературе мы

обнаружили лишь единичные работы, указывающие на особенности иннервации мышц двигательного аппарата глаза у отдельных видов промыслово-пушных зверей. Так, Г.А.Цквитинидзе (1978, 1986) при описании особенностей топографии и ветвления нервов мышц глаза у лисицы серебристо-черной и куницы наблюдала постоянную связь между блоковым и лобным нервами.

Указания на характер взаимоотношений ветвей тройничного нерва с нервами глазных мышц как в полости черепа, так и по выходу из него, на топографию и взаимоотношения ресничного ганглия у пушных зверей клеточного содержания имеются у С.И.Ефимова (1987, 1998).

3.2. Анатомия и топография нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей

Морфология нервов глазодвигательного аппарата, наряду с общими признаками, свойственными для всех млекопитающих, у пушных зверей имеет некоторые особенности, касающиеся расположения их относительно пещеристого синуса, отхождения отдельных ветвей, а также взаимосвязей с первой ветвью тройничного нерва и между собой. Эти особенности свойственны как для представителей определенного семейства, так и для конкретных видов животных.

Глазодвигательный нерв (n.oculomotorius). У псовых и куньих глазодвигательный нерв выходит на вентральную поверхность среднего мозга на уровне спинки турецкого седла 4-5 пучками. Сформировавшийся ствол нерва направляется ростральноо между основанием мозга и наружной поверхностью дорсальной стенки пещеристого синуса. В пределах каудальной и средней третей пещеристого синуса к глазодвигательному нерву с латеральной поверхности прилегает складка твердой мозговой оболочки, протянутая между костной пластинкой каменистой части височной кости и ростральным клиновидным отростком (prozessus clinoideus rostralis). На границе ростральной и средней третей пещеристого синуса глазодвигательный нерв отклоняется латерально, проходит под складку твердой мозговой оболочки, располагаясь между последней и дорсальной стенкой пещеристого синуса и направляется к глазничной щели. Перед вступлением в глазничную щель глазодвигательный нерв медиально граничит с ростральными клиновид-

ными отростками, латеродорсально от глазодвигательного нерва располагается блоковый, а вентрально – глазной нервы.

При вступлении в полость глазницы глазодвигательный нерв проходит латерально от основной части оттягивателя глазного яблока и медиально от латеральной прямой мышцы. На уровне зрительного отверстия от основного ствола глазодвигательного нерва отделяются 1-3 ветви (дорсальные) к дорсальной прямой мышце и внутреннему поднимателю верхнего века.

У лисицы и песца дорсальные ветви вскоре после отделения делятся на 2-6 веточек первого порядка, а у песца - на 5-7 веточек второго порядка и вступают в проксимальную треть внутренней поверхности дорсальной прямой мышцы. Как у лисицы, так и у песца наряду со свойствами, присущими их семейству, в строении дорсальных ветвей глазодвигательного нерва отмечаются внутривидовые и индивидуальные различия.

Так, у лисицы мышечные ветви к внутреннему поднимателю верхнего века в количестве 1-2 выходят из медиального края дорсальной прямой мышцы и, разделившись дихотомически на 4-6 веточек второго порядка, вступают в среднюю треть внутреннего поднимателя верхнего века с его внутренней поверхности (рис. 12).

У песца одна мышечная ветвь к внутреннему поднимателю верхнего века проходит по наружной поверхности дорсальной прямой мышцы и одна веточка, как и у лисицы, выходит из медиального края дорсальной прямой мышцы (рис. 12).

У песца в одном случае с правой стороны дорсальные ветви соединяются между собой, образуя крупнопетлистое внемышечное сплетение.

Отдав дорсальные ветви, глазодвигательный нерв следует далее как вентральная ветвь (ramus ventralis) вдоль медиальной поверхности оттягивателя глазного яблока, наискось пересекая его в ростровентральном направлении. В одном случае у песца с левой стороны вентральная ветвь глазодвигательного нерва получала соединительную веточку от носоресничного нерва.

Вентральная ветвь глазодвигательного нерва у латеральной поверхности зрительного нерва делится на латеральную и медиальную ветви.

Медиальная ветвь глазодвигательного нерва у изученных животных представлена 1-2 ветвями. Непосредственно после отделения от вентральной ветви медиальная ветвь делится по рассыпному

типу на 3-4 веточки первого порядка. Веточки первого порядка делятся на 6-7 веточек второго, 12-15 веточек третьего и 9-10 веточек четвертого порядков, после чего вступают в среднюю треть медиальной прямой мышцы глаза.

Сразу после отделения медиальной ветви глазодвигательный нерв отклоняется латерально и отдает 4-6 веточек к вентральной прямой мышце глаза (латеральная ветвь). Перед вступлением в мышцу веточки первого порядка делятся на 8-10 веточек второго и 2-6 веточек третьего порядков. Место вступления нервных веточек располагается в средней трети мышечного брюшка.

После того как глазодвигательный нерв отдает веточки к вентральной прямой мышце, он своим конечным разветвлением достигает вентральной косой мышцы. Нервная ветвь к вентральной косой мышце характеризуется наибольшей протяженностью. Она проходит вдоль латерального края вентральной прямой мышцы, после чего делится на 2-3 веточки первого, 6-9 веточек второго и 5-9 веточек третьего порядков и вступает в среднюю треть мышечного брюшка.

В двух случаях у песца с левой стороны мышечные веточки вентральной косой мышцы образуют мелкопетлистое внемышечное сплетение.

У куньих в топографии и ветвлении глазодвигательного нерва по сравнению с псовыми, наряду со сходством, отмечаются некоторые различия. Так, у соболя и норки после отделения от основного ствола глазодвигательного нерва дорсальные ветви в большинстве случаев образуют внемышечное сплетение и вступают в дорсальную прямую мышцу как с внутренней, так и с наружной поверхностей (рис. 13).

В трех случаях у соболя и в одном случае у норки дорсальные ветви глазодвигательного нерва получали 1-2 соединительные веточки от носоресничного нерва. После короткого прохождения в составе дорсальных ветвей вышеописанные веточки возвращались к носоресничному нерву.

Веточки глазодвигательного нерва к внутреннему поднимателю верхнего века как у соболя, так и у норки отделяются от дорсальных ветвей до их вступления в дорсальную прямую мышцу. Перед вступлением в мышцу эти веточки формируют мелкопетлистое внемышечное сплетение (рис. 13).

Мышечная ветвь к медиальной прямой мышце у норки и соболя, в отличие от лисицы и песца, представлена единым стволом. У норки латеральная ветвь глазодвигательного нерва отдает ветви к вентральной прямой мышце, проходит сквозь ее мышечное брюшко, после чего разветвляется в вентральной косой мышце.

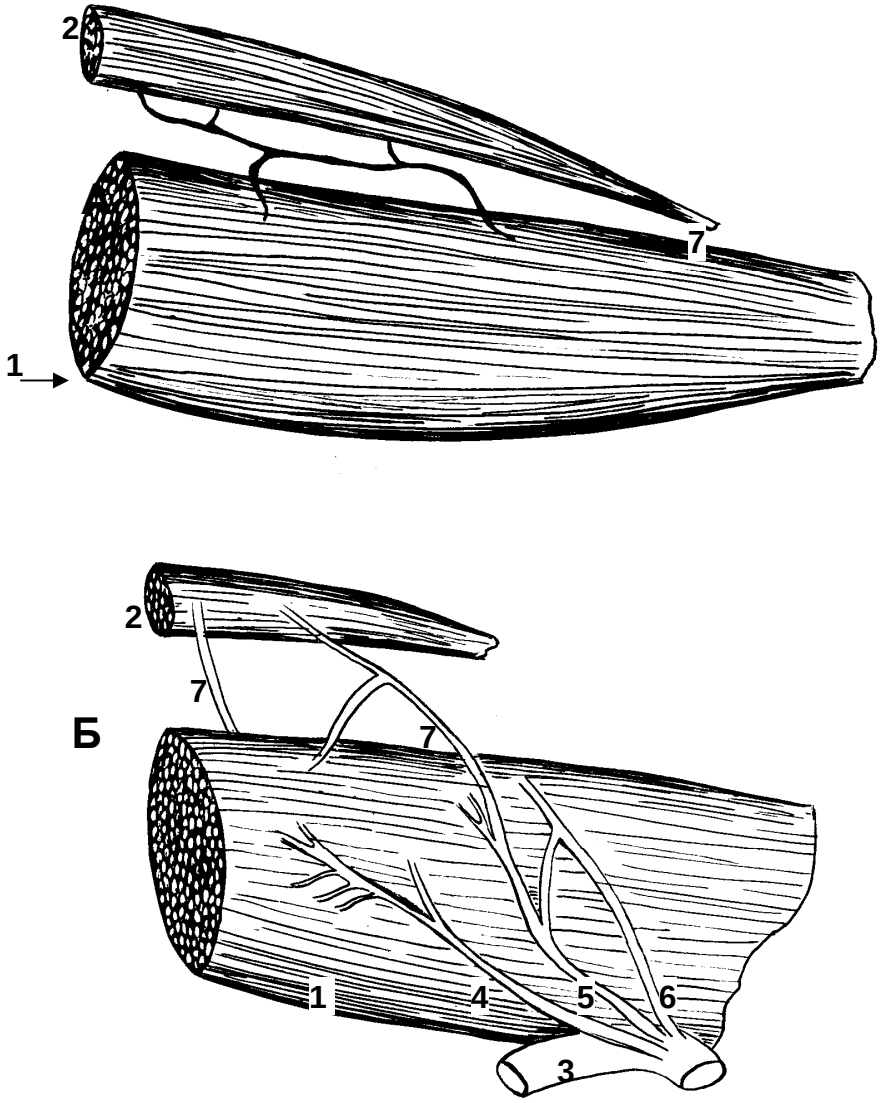

Рис. 12. Иннервация внутреннего поднимателя верхнего века у пушных зверей.
А - лисица, Б – песец. 1 - дорсальная прямая мышца, 2 - внутренний поднниматель верхнего века, 3 - глазодвигательный нерв, 4, 5, 6 - дорсальные ветви глазодвигательного нерва, 7 - ветви к внутреннему поднимателю верхнего века.

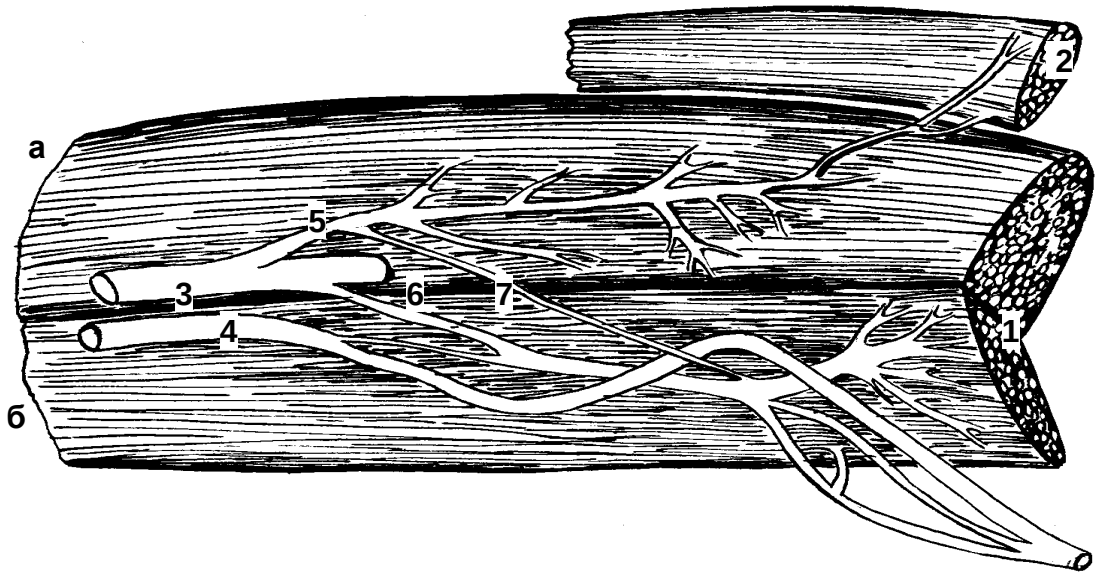

Рис. 13. Ветвление дорсальных ветвей глазодвигательного нерва у соболя.
1 - дорсальная прямая мышца: а) наружная поверхность, б) внутренняя поверхность; 2 - внутренний поднимать верхнего века, 3 - глазодвигательный нерв, 4 - носоресничный нерв, 5, 6 - дорсальные ветви глазодвигательного нерва, 7 - соединительная веточка между глазодвигательным и носоресничным нервами.

Блоковый нерв (n.trochlearis) у всех изученных животных берет начало на дорсальной поверхности среднего мозга 2-3 корешками и следует в латеральном направлении между полушариями мозжечка и каудальными холмами крыши среднего мозга. У основания черепа блоковый нерв переходит на костную пластинку, прилежащую к каменистой части височной кости, и меняет направление с латерального на ростровентральное. При прохождении вдоль дорсального края костной пластинки блоковый нерв располагается в специальном желобе, у лисицы иногда замыкающемся в канал, и отдает оболочечные ветви в твердую мозговую оболочку.

После прохождения по костной пластинке блоковый нерв прилегает к наружной поверхности латеральной стенки пещеристого синуса и следует в ростральном направлении. До вступления в глазничную щель блоковый нерв проходит латерально от тройничного ганглия и глазного нерва и латеровентрально от глазодвигательного нерва. В ростральной трети пещеристого синуса блоковый нерв отклоняется несколько дорсально, сближается с глазодвигательным нервом, пересекает его с латеральной поверхности и перед вступлением в глазничную щель располагается дорсолатерально от глазодвигательного нерва.

На двух препаратах у песца (слева) и на одном препарате у лисицы (слева) внутричерепная часть блокового нерва была расщеплена на 2-3 части, образуя между листками твердой мозговой оболочки нервное сплетение (рис. 14).

На двух препаратах у соболя и на двух препаратах у норки блоковый нерв перед вступлением в глазничную щель имел соединительные веточки с глазным нервом. Отмеченная связь носила непостоянный и асимметричный характер.

При вступлении в глазницу блоковый нерв проходит вначале вдоль дорсолатеральной поверхности глазодвигательного нерва, затем расходится с ним и пересекает с латеральных поверхностей проксимальные сухожилия дорсальной прямой мышцы и внутреннего поднимателя верхнего века. У дорсального края дорсальной косой мышцы блоковый нерв делится по рассыпному типу на 2-3 веточки первого порядка. Веточки первого порядка перед вступлением в мышцу делятся на 8-10 веточек второго порядка и 6-9 веточек третьего порядка и вступают в проксимальную треть мышечного брюшка.

В одном случае у лисицы внутриглазничная часть блокового нерва была расщеплена надвое; перед вступлением в мышцу нерв был представлен одним стволом. В двух случаях у норки (справа) от блокового нерва перед вступлением в дорсальную косую мышцу отделялась веточка, которая направлялась рострально и соединялась с подблоковым нервом.

Отводящий нерв (n .abducens) у всех изученных животных берет начало от вентральной поверхности продолговатого мозга, позади мозгового моста 3-4 корешками. Следуя в ростральном направлении уплощенным стволом, отводящий нерв достигает задней стенки пещеристого синуса и вступает в полость последнего. При

вступлении в пещеристый синус отводящий нерв проходит под костной перекладиной, прилежащей своими краями к каменистой части височной кости и к спинке турецкого седла. В каудальной трети пещеристого синуса отводящий нерв получает соединительную веточку от периартериального нервного сплетения внутренней сонной артерии и проходит вдоль медиальной поверхности глазного нерва, плотно срастаясь с ним латеральной поверхностью. На границе ростральной и средней третей пещеристого синуса от отводящего нерва к глазному отделяются 1-2 веточки небольшого диаметра.

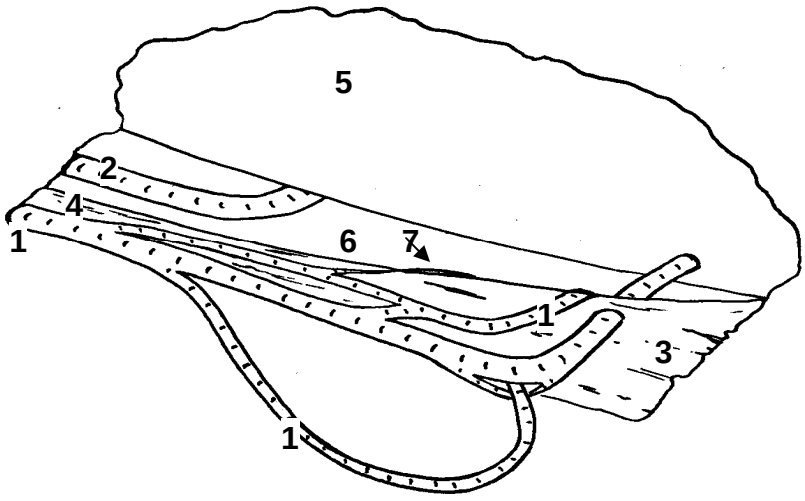

Рис. 14. Вариант строения внутричерепного отдела блокового нерва. 1 - блоковый нерв, 2 - глазодвигательный нерв, 3 - костная пластинка, 4 - глазной нерв, 5 - средний мозг, 6 - дорсальная стенка пещеристого синуса, 7 – оболочечная ветвь.

При вступлении в глазницу через глазничную щель отводящий нерв проходит вдоль латеральной поверхности оттягивателя глазного яблока и отдает в него 1-2 мышечные ветви, которые перед вступлением в мышцу делятся на 3-6 веточек первого и 2-8 веточек второго порядков. После отделения ветвей к оттягивателю глазного яблока отводящий нерв следует вдоль латеральной поверхности оттягивателя глазного яблока в ростральном направлении. Достигнув

латеральной прямой мышцы, отводящий нерв ложится вдоль ее дорсального края, а затем скрывается между ней и латеральной порцией оттягивателя глазного яблока. Далее отводящий нерв делится на 2-3 нервных стволика, проходит вдоль медиальной поверхности латеральной прямой мышцы, где, в свою очередь, делится на 5-8 веточек второго порядка, 3-14 веточек третьего порядка, 5-7 веточек четвертого порядка и вступает в мышцу на границе ее средней и проксимальной третей. Веточки третьего и четвертого порядков соединяются между собой и образуют мелкопетлистое нервное сплетение.

У лисицы и песца в одном случае (справа) зона иннервации отводящего нерва распространялась и на дорсальную прямую мышцу. Нервная веточка к этой мышце отделялась от ветви отводящего нерва к оттягивателю глазного яблока. Перед вступлением в мышцу она соединялась с дорсальной ветвью глазодвигательного нерва. У песца эта веточка конечным разветвлением достигала склеры глазного яблока.

3.3. Морфологические закономерности нервов глазодвигательного аппарата

Зрительное восприятие является сложным физиологическим процессом, в котором наряду с афферентными импульсами, возникающими в светочувствительном слое сетчатки, существенное значение имеют и импульсы от мышц глазного яблока.

Н.Ф.Подвигин, Ф.Н.Макаров, Ю.Е.Шелепин (1986) отмечают, что в специальной литературе существуют две основные гипотезы о пути афферентных импульсов от глазодвигательного аппарата. Согласно иннервационной гипотезе Helmgolz (1896) информация о положении глаза в орбите в высшие центры поступает от моторных нейронов нервов глазодвигательного аппарата. Ch.Sherington (1918) на базе теоретических представлений Н.М.Сеченова и анализа результатов собственных исследований предложил проприорецептивную гипотезу, согласно которой афферентные импульсы возникают в рецепторах глазных мышц.

В нейрогистологических работах как отечественных, так и зарубежных ученых показано, что в мышцах глазодвигательного аппарата человека и животных обнаруживается большое количество рецепторных нервных окончаний. G.Retzius (1892) в наружных

мышцах глаза кролика находил необычные нервные окончания, которые он, в отличие от обычных двигательных, называл «атипичными двигательными окончаниями». Позже C.Huber (1899) установил, что эти двигательные окончания являются чувствительными нервными окончаниями; они были обнаружены в наружных глазных мышцах не только у кролика, но и у других животных (Huber C., 1900; Crevatin F., 1901). Чувствительные нервные окончания в мышцах глазодвигательного аппарата у различных животных и человека особенно подробно изучил А.С.Догель (1906, 1907). Он доказал не только их существование, но и описал подробное строение, определил места нахождения, соответственно которым они были классифицированы в различные группы.

В дальнейшем строение чувствительных нервных окончаний в наружных глазных мышцах было изучено многими исследователями (Sabussow G.N., Maslov A.P., Burnaschewa D.W., 1964; Palmieri G., 1965; Greene Th., Jampel R., 1966; Старшинова В.М., 1968; Majer A., De Santis M., Earl E., 1974; Palmieri G., Asole A., Panu R., 1976; Василевская Г.И., Роман Н.И., 1983; Lukas J.R. и др. 2000).

Спорным оказался вопрос о наличии нервно-мышечных веретен в наружных глазных мышцах. Проприорецептивная природа нервно-мышечных веретен, анатомическая структура которых впервые была описана в различных работах A.Kölliker (1862, 1863), окончательно была установлена в экспериментальной работе Ch.Sherington (1894). Однако в своих дальнейших исследованиях Ch.Sherington (1897, 1898) не находил этих образований в мышцах глаза ряда лабораторных животных (кролики, кошки и макаки). Позже А.С.Догель (1906) и F.Crevatin (1901) указали на их существование у быка.

P.Cilimbaris (1910) более подробно изучил нервно-мышечные веретена в глазных мышцах и обнаружил их у овцы, козы, лошади, оленя, быка, кабана, но не находил у собаки, кошки, лошади, свиньи, лисицы, кролика, зайца и крысы. M.Law (1956) наблюдал их в дорсальной косой мышце свиньи. Отсутствие нервно-мышечных веретен в глазных мышцах лабораторных животных подтвердили В.Н.Мурат (1948), S.Cooper, P.Daniel (1949). Однако многими авторами было отмечено богатое снабжение рецепторными окончаниями глазных мышц и у этих животных (Догель А.С., 1907; Tozer F., Sherrington Ch., 1910; Мурат В.Н., 1948; Cooper S., Daniel P, Whitteridge, 1951).

F.Batten (1897), J.Baum (1900), H.Woollard (1931) и М.А.Калугина (1958) отрицают наличие нервно-мышечных веретен в мышцах глазодвигательного аппарата человека. F.Pick (1900) относит наружные мышцы глаза к числу тех мышц, в которых, по мнению автора, нервно-мышечные веретена также отсутствуют (мимические и ушные мышцы, мышцы гортани, языка, диафрагмальные). Между тем, в 1946 г. P.Daniel описал спиральные нервные окончания, окружающие отдельные волокна наружных мышц глазного яблока человека, и считал их проприорецепторами. Позже S.Cooper, P.Daniel (1949) обнаружили настоящие нервно-мышечные веретена во всех наружных мышцах глаза человека и отметили, что эти веретена сосредоточены в местах прикрепления сухожилий и совершенно отсутствуют в средней части мышечного брюшка, где обычно они исследуются. Авторы насчитали 47 веретен в одной вентральной прямой мышце глаза (позже эти авторы отметили около 50 нервно-мышечных веретен в каждой из мышц глазодвигательного аппарата).

Из приведенных выше сведений совершенно очевидно, что наружные мышцы глаза богато снабжаются чувствительными нервными волокнами. Если в этом вопросе мнения исследователей почти сходятся, то в вопросе об источниках и путях афферентных проводников взгляды самые разноречивые.

Афферентные волокна от рецепторов мышц глазного яблока по одним авторам проходят в составе глазодвигательного, блокового и отводящего нервов (Tarkhan A.A., 1934; Abd-el-Malek Shafik, 1938; Абдуллаев М.С., 1973; Buissered-Delmas C., 1976; Sivanandasingham P., 1978 и др.). Экспериментальные исследования Ch.Sherrington (1897, 1898), а позже совместное исследование его и F.Tozer (1910) с перерезкой III, IV, VI и первой ветви тройничного нерва с обеих сторон (обезьяна, кошка, кролик) привели их к выводу, что первая ветвь тройничного нерва не является афферентным источником глазодвигательного, блокового и отводящего нервов. Авторы считают, что нервы глазодвигательного аппарата являются не чисто двигательными, а афферентно-эфферентными нервами с самого их начала по выходу из ствола мозга.

A.Tarkhan (1934) в своих исследованиях с рассечением глазодвигательного и блокового нервов у основания мозга подтвердил результаты, полученные Ch.Sherrington и F.Tozer (1910). На основании гистологического исследования ствола мозга автор пришел к

выводу, что афферентная иннервация наружных мышц глазного яблока происходит за счет мезэнцефалического корешка тройничного нерва, волокна которого переходят в корешки нервов глазодвигательного аппарата через интрамедуллярные связи. Результаты исследований Abd-el-Malek Shafik (1938) с применением электрической и механической стимуляции периферических отрезков нервов наружных мышц глазного яблока после их рассечения у основания мозга (кошка, собака) привели его к заключению, идентичному тому, которое получили Ch.Sherrington, F.Tozer и A.Tarkhan, т.е. было подтверждено, что эти нервы после выхода из ствола мозга содержат не только двигательные, но и чувствительные волокна. К этому мнению присоединился также M.Fukuda (1956) на основании своих исследований на кроликах.

Ряд авторов, на основании морфологических и электрофизиологических исследований, приходят к выводу, что афферентные волокна от мышц глазодвигательного аппарата проходят в составе первой ветви тройничного нерва (Акаевский Н.И., 1935; Плиссан О.Г., 1949; Березина М.М., 1959; Зайсанова Т.К., 1961; Миронцова А.А., Плужник Н.М., 1966; Бабенко Н.Г., 1965).

В.Н.Мурат (1942, 1948) при изучении изменений концевых нервных приборов в наружных глазных мышцах кошки после рассечения глазодвигательного нерва у основания мозга и первой ветви тройничного нерва, а также экстирпации гассерова узла, приходит к заключению, что волокна из определенных количеств нервных окончаний типа так называемого terminaissions en grappes (гроздьевидные нервные окончания) в наружных мышцах глазного яблока идут в составе глазного нерва, а эти окончания автор причисляет к чувствительным нервным окончаниям. Эту точку зрения разделяет Ли-Ен-Ир (1957).

Электрофизиологические исследования S.Cooper, P.Daniel, D.Whitteridge (1953, 1955) привели их к заключению, что часть сенсорных волокон проходит через глазной нерв, а некоторые импульсы (от рецепторов низкого порога) могут достигать мозгового ствола через нервы глазодвигательного аппарата. Объектом для своих исследований эти авторы избрали козу, в наружных глазных мышцах которой обнаружено большое количество (120) нервно-мышечных веретен.

Некоторые исследователи отрицают проприорецептивную иннервацию наружных мышц глазного яблока (Irvine S., Ludvigh E.,

1936 и др.). F.Walch (1947) и D.Cogan (1948) выражают сомнение в отношении наличия подобных волокон в составе нервов глазодвигательного аппарата, а A.Brodal (1959) отмечает, что неизвестно, по каким путям проприорецептивные волокна достигают мезэнцефалического ядра тройничного нерва.

Результаты исследований A.McLean (1926), K.Corbin, F.Harrison (1942), а также K.Corbin, R.Oliver (1942) противоречат взгляду о существовании связей между тройничным нервом и нервами глазодвигательного аппарата, так как, по их мнению, нервные клетки, дающие начало чувствительным волокнам последних, находятся внутри их моторных ядер или поблизости от них. Следовательно, эти авторы считают, что нервы глазодвигательного аппарата с самого начала являются смешанными. Между тем данные W.Freeman (1925, 1927), H.Woolard (1931) допускают связи между указанными нервами, поскольку, по их мнению, нервные клетки, дающие начало проприорецептивным волокнам для наружных мышц глазного яблока, находятся в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва.

Противоречивые сведения содержатся и в работах гистологов. Так, J.Barrat (1901) на поперечных срезах нервов не нашел связей первой ветви тройничного нерва с глазодвигательным и блоковым нервами; соединительные ветви, присоединяющиеся к отводящему нерву, через короткие расстояния (10 мм) снова покидают его.

Koch (1916) показал, что блоковый нерв у собаки не имеет никакой связи с первой ветвью тройничного нерва. Эти данные подтвердились в исследованиях A.Swensson (1949) в отношении кролика и макаки. По его мнению, небольшой пучок, содержащий не более 50 волокон и присоединяющийся к оболочке блокового нерва, всегда покидает его и не достигает дорсальной косой мышцы. К такому же мнению пришел H.Wilkinson (1930) в отношении блокового нерва кошки. Однако в исследованиях E.Stibbe (1929) приводятся совершенно противоположные данные. На основании серийных срезов в области пещеристого синуса он отмечает наличие постоянных соединительных ветвей между первой ветвью тройничного нерва и всеми тремя нервами глазодвигательного аппарата. Эту точку зрения разделяет W.Zacki (1960), исследовавший блоковый нерв на различных уровнях.

Из литературных сведений очевидно, что вопрос о связи нервов глазодвигательного аппарата с тройничным нервом вызывал

очень много споров и нет единой точки зрения по этому вопросу. Изучая литературные данные, H.Hosokawa (1961) справедливо отмечает, что в этом отношении имеется много неясностей. Главной причиной этого, безусловно, была односторонность проводившихся исследований. Чтобы избежать подобных недочетов, мы применили комплексный метод исследований.

Полученный нами фактический материал не подтверждает мнения большинства морфологов о глазном нерве как об источнике афферентных волокон для мышц глазодвигательного аппарата. Анализируя специальную литературу и результаты собственных исследований, мы приходили к выводу, что связи между нервами глазодвигательного аппарата и ветвями глазного нерва являются непостоянными и носят асимметричный характер.

Наши исследования подтверждают наличие тесных анатомотопографических взаимоотношений ветвей глазного нерва с глазодвигательным, блоковым и отводящим нервами, как в полости черепа, так и в области глазницы. При этом наиболее часты связи глазодвигательного нерва с носоресничным (область глазницы) и блокового нерва с лобным нервом (черепная полость). Взаимосвязей между глазным и отводящим нервами нам обнаружить не удалось. Соединительные веточки между носоресничным нервом и дорсальными ветвями глазодвигательного нерва во всех случаях были ложными, так как после прохождения веточек в составе глазодвигательного нерва, они возвращались к носоресничному нерву.

Согласно результатам наших исследований, у изученных представителей хищных блоковый нерв в области пещеристого синуса имеет сложное строение и топографию по отношению к анатомическим образованиям черепной полости. У лисицы и песца внутричерепной отдел блокового нерва в некоторых случаях разделен на несколько нервных стволиков (рис. 14). При этом одна из частей блокового нерва проходит вдоль глазного нерва и заключена с ним в общую оболочку, а другие части блокового нерва проходят вдоль латеральной стенки пещеристого синуса.

В ростральной трети пещеристого синуса ветвь, прилегающая к глазному нерву, возвращается в состав блокового нерва. Характер взаимоотношений этих нервов позволяет говорить о соединительных ветвях между ними. Однако, при распучковывании на изолированных комплексах и изготовлении серийных срезов блокового нерва «истинность» взаимосвязи между нервами не подтвердилась.

Вместе с тем, соединения между оболочечной ветвью верхнечелюстного нерва и блоковым нервом характеризовались переходом нервных волокон из одного нерва в другой, что позволило нам отнести эти соединения к «истинным». В каудальной трети пещеристого синуса указанные волокна отделялись от блокового нерва и вступали в твердую мозговую оболочку, что также нашло подтверждение при распучковывании на изолированных комплексах.

Результаты гистологических исследований показали, что дополнительные нервные пучки, располагающиеся рядом с основным стволом блокового нерва, различаются по составу нервных волокон. Часть пучков содержит волокна малого, среднего и большого диаметра (как в блоковом нерве), а часть пучков содержит волокна только малого диаметра. Подобный факт, на наш взгляд, должен быть подвергнут серьезному анализу. Можно предположить, что нервные пучки с составом волокон, идентичных составу волокон основного ствола блокового нерва, являются его ответвлениями, а нервные пучки с миелиновыми нервными волокнами малого диаметра - частью возвратной оболочечной ветви верхнечелюстного нерва.

Анализ полученных сведений позволяет нам высказать собственную точку зрения в отношении проприорецептивной иннервации мышц глазного яблока. Проприорецептивная иннервация мышц глазного яблока и их проксимальных сухожилий осуществляется возвратной оболочечной ветвью верхнечелюстного нерва. В области каудальной трети глазницы у изученных животных к проксимальной части мышц глазного яблока от возвратной ветви тройничного нерва отделяются нервные веточки, которые распределяются между мышцами глазного яблока, то есть информация о положении глазных яблок в орбитах глаза головной мозг может получать через афферентные пути тройничного нерва.

Результаты гистологических исследований G.Palmieri (1965), Th.Greene, R.Jampel (1966) показывают, что мышечные веретена, отвечающие за проприорецептивную чувствительность, располагаются в каудальных частях мышц глаза, у места их прикрепления к костной основе глазницы, что совпадает с топографией вступления веточек верхнечелюстного нерва.

Изучение взаимосвязей нервов глазодвигательного аппарата является одним из наиболее сложных вопросов морфологии этих нервов. Основная трудность при изучении взаимоотношений нер-

вов глазодвигательного аппарата как между собой, так и с другими анатомическими образованиями (с первой ветвью тройничного нерва, с симпатической нервной системой, с цилиарным узлом) заключается в тесном топографическом контакте нервов и в сращении их между собой и с соединительнотканными образованиями полости черепа. С одной стороны эти обстоятельства, а с другой - наличие многочисленных трабекул в области пещеристого синуса, безусловно, затрудняет выявление связей.

Следует отметить, что при изучении связей нервов недостаточно ограничиваться только выявлением существующих связей, необходимо определить их форму, локализацию и направление. Это помогает определить природу тех или иных связей, ибо известно (школа В.Н.Шевкуненко), что одной только констатации наличия связей недостаточно.

Тесное топографическое взаиморасположение нервов глазодвигательного аппарата в области пещеристого синуса и в глазничной щели, а также их функциональная общность способствовали зарождению мысли об их возможных связях. В.Н.Мурат, Н.Ф.Рупасов (1937) в результате проведенных экспериментально-морфологических опытов пришли к выводу о плюрисегментальной иннервации мышц глазного яблока и, следовательно, о взаимосвязи между нервами глазодвигательного аппарата.

М.М.Березина (1958), М.С.Абдуллаев (1965), Н.Г.Бабенко (1966) наблюдали у человека связи между глазодвигательным и отводящими нервами, в то же время соединений между глазодвигательным и блоковым, блоковым и отводящим нервами не отмечено. Анализ специальной литературы показывает, что у животных взаимосвязей между нервами глазодвигательного аппарата обнаружено не было. Среди позвоночных у миног отмечается замещение зоны иннервации глазодвигательного нерва отводящим нервом (Cords E., 1928).

У низших позвоночных мышцы глазного яблока развиваются из следующих головных миотомов: из премандибулярного миотома – все мышцы, иннервируемые глазодвигательным нервом; из мандибулярного миотома - дорсальная косая мышца и из третьего предушного миотома - латеральная прямая мышца (Шмальгаузен И.И., 1947).

В результате проведенных нами исследований установлено, что в большинстве случаев у изученных хищных животных связей

между нервами глазодвигательного аппарата нет, что согласуется с представлением об отсутствии генетической и сегментарной общности между этими нервами. Единично наблюдаемая взаимосвязь между отводящим и глазодвигательным нервами у псовых не указывает на генетическую общность этих нервов, а является следствием вторичных изменений, происходящих на более поздних этапах филогенеза.

Анализ специальной литературы, посвященной морфологии нервов глазодвигательного аппарата убеждает, что как у человека, так и у животных отсутствует определенность в отношении топографии внутричерепных отделов нервов.

Одни авторы (Большаков О.П., 1960; Плужник Н.М., 1972; Хоменко Б.Г., 1973; Nitschke Th., 1973; Цквитинидзе Г.А., 1981; Полойко Т.В., 2001) утверждают, что нервы глазодвигательного аппарата до вступления в глазничную щель проходят в просвете пещеристого синуса.

Другие авторы (Frank L., 1883; Тонков В.Н., 1940; Михайлов С.С., 1961; Бабенко Н.Г., 1965; Хромов Б.М., 1972; Grellier P. и др., 1974; Рахимов Я.А., Каримов М.К., Этинген Л.Е., 1987; Фениш Х., 1996) отмечают, что глазодвигательный, блоковый и отводящий нервы в их внутричерепном отделе располагаются в толще стенок пещеристого синуса. У изученных нами видов пушных зверей в топографии каждого из нервов глазодвигательного аппарата отмечаются индивидуальные особенности.

Глазодвигательный нерв на всем протяжении внутричерепного хода располагается вне пещеристого синуса. По выходу из ствола мозга он проходит вначале вдоль каудальных клиновидных отростков. В области каудальной и средней третей пещеристого синуса глазодвигательный нерв располагается на наружной поверхности его дорсальной стенки. Латерально от глазодвигательного нерва располагается складка твердой мозговой оболочки, выдающаяся своим острым краем дорсально, что согласуется с данными М.С.Абдуллаева (1973) и Н.М.Плужник (1972). Примерно на границе средней и ростральной третей пещеристого синуса глазодвигательный нерв проходит под вышеописанную складку твердой мозговой оболочки и располагается между ней и дорсальной стенкой пещеристого синуса.

Блоковый нерв по выходу из дорсальной поверхности среднего мозга достигает специальной пластинки каменистой части ви-

сочной кости и меняет направление с латерального на ростровентральное. Анализ литературы показал, что пластинка, прилежащая к каменистой части височной кости при описании топографии блокового нерва определяется как часть намета мозжечка.

С.Абдуллаев (1973) при изучении внутричерепного отдела нервов глазодвигательного аппарата собаки обратил внимание на дополнительную костную массу, прилежащую к каменистой части височной кости, и сделал предположение, что она имеет самостоятельную точку окостенения.

Описанная выше пластинка имеется у всех видов изученных нами животных. Мы считаем, что эта пластинка является рудиментом глазницы третьего глаза и участвует в формировании пещеристого синуса. После прохождения по костной пластинке блоковый нерв вначале прилегает к тройничному ганглию и затем располагается на наружной поверхности латеральной стенки пещеристого синуса.

Отводящий нерв берет свое начало от вентральной поверхности продолговатого мозга, достигает задней стенки пещеристого синуса и вступает в полость последнего. При вступлении в пещеристый синус отводящий нерв проходит под костной перекладиной, прилежащей своими краями к каменистой части височной кости и к спинке турецкого седла. Эта перекладина соответствует каменистоклиновидной связке человека, впервые описанной В.Л.Грубером в 1859 году (Абдуллаев М.С., 1973). Что же касается животных, то сведений о ней в доступной литературе нами обнаружено не было.

В каудальной трети пещеристого синуса от симпатического сплетения внутренней сонной артерии отделяется веточка, которая присоединяется к отводящему нерву. После некоторого прохождения в составе отводящего нерва симпатическая веточка оставляет его и присоединяется к глазному нерву, что согласуется с данными М.С.Абдуллаева (1973), G.Marinello и др. (2000).

Топография внемышечного ветвления нервов глазодвигательного аппарата нашла отражение в работах М.М.Березиной (1958, 1980), В.М.Старшиновой (1960), Н.Г.Бабенко (1966), Н.М.Плужник (1972). М.М.Березина (1980) закономерности вступления нервов в мышцы глаза связывает с онто-филогенезом нервно-мышечного аппарата. У изученных нами представителей хищных вступление нервов в мышцы глазного яблока подчиняется некоторым закономерностям.

У лисицы и песца в прямые мышцы глаза нервы вступают с поверхностей, обращенных к зрительному нерву. У соболя и норки дорсальная ветвь глазодвигательного нерва внедряется в дорсальную прямую мышцу как с внутренней, так и с наружной поверхностей, что связано с изменением соотношения лицевого и мозгового отдела скелета головы у изученных животных. В дорсальную и вентральную косые мышцы глаза нервы у всех изученных животных вступают в области краев мышц. Веточки нервов глазодвигательного аппарата вступают в мышцы глаза в проксимальной трети, или же на границе проксимальной и средней третей мышечного брюшка, то есть ближе к неподвижной точке мышцы, что согласуется с данными Ю.Ф.Юдичева (1961).

На всех изученных препаратах отмечалась асимметрия внемышечного распределения нервов. Билатеральная асимметрия в топографии и ветвлении изученных нервов связана, на наш взгляд, с существованием общей асимметрии в строении головы у животных. При этом изменяется уровень вступления нервов в мышцы правой и левой стороны и происходит дополнительное разделение внемышечных нервных ветвей на ветви второго, третьего и четвертого порядков.

Внутренний поднимать верхнего века имеется у некоторых рептилий, птиц и млекопитающих и отделяется от дорсальной прямой мышцы (Тонков В.Н., 1940). Н.М.Плужник (1972) при изучении особенностей иннервации мышц глазодвигательного аппарата у кошки отмечает, что внутренний поднимать верхнего века получает нервные стволики, выходящие из толщи дорсальной прямой мышцы.

Анализ результатов собственных исследований показал, что у лисицы из медиального края дорсальной прямой мышцы выходят 1-2 нервных веточки, которые направляются к внутреннему поднимателю верхнего века и вступают в его среднюю треть. У песца, в отличие от лисицы, нервная ветвь отделяется от дорсальной ветви глазодвигательного нерва и проходит вне мышечного брюшка дорсальной прямой мышцы. Кроме этого из медиального края мышцы выходит дополнительный нервный стволик, который вступает во внутренний поднимать верхнего века рядом с первой веточкой.

У куньих нервная веточка к внутреннему поднимателю верхнего века проходит вдоль наружной поверхности дорсальной прямой мышцы. Изменение хода дорсальных ветвей глазодвигательно-

го нерва к внутреннему поднимателю верхнего века по видам животных совпадает с закономерностями, обнаруживаемыми в строении скелета головы (соотношение лицевого и мозгового отделов).

Анализ литературы, посвященной морфологии оттягивателя глазного яблока, убеждает, что в отношении его иннервации мнения исследователей расходятся. Согласно исследованиям Th.Nitschke (1973), S.M.Matheus и др. (1995) у свиньи и опоссума иннервация оттягивателя глазного яблока осуществляется глазодвигательным и отводящим нервами.

И.А.Спирюхов (1941), S.Tilgner (1969), С.М.Завалеева (1989) отмечают, что у травоядных, крысы и собаки глазодвигательный нерв не принимает участия в иннервации оттягивателя глазного яблока. У изученных нами представителей хищных оттягиватель глазного яблока во всех случаях получал веточки только от отводящего нерва.

Таким образом, в строении, топографии и взаимосвязях нервов глазодвигательного аппарата изученных видов пушных зверей отмечаются различные закономерности, связанные с функцией этих нервов и с индивидуальной изменчивостью животных в процессе адаптогенеза. Видовые различия в топографии и ветвлении глазодвигательного, блокового и отводящего нервов связаны, на наш взгляд, с общим изменением конструкции скелета головы – следовательно, являются вторичным явлением, вследствие изменений соотношения лицевого и мозгового отделов скелета головы. Билатеральная асимметрия проявляется в наличии дополнительных нервных пучков в полости черепа (блоковый нерв) и с количеством внемышечных нервных ветвей.

Глава 4.
ВНУТРИСТВОЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ НЕРВОВ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

4.1. Внутриствольная архитектоника нервов глазодвигательного аппарата млекопитающих

Анализ специальной литературы по внутренней архитектонике нервов мышц глазного яблока убеждает в том, что эти работы немногочисленны и фрагментарны, так как посвящены различным видам животных, различным нервам и отрезкам нервов на различных участках. Большинство авторов, занимавшихся изучением внутриствольного строения периферических нервов в качестве «двигательных» нервов обычно исследовали нервы мышц глазного яблока.

Первое гистологическое исследование на поперечных срезах нервов глазодвигательного аппарата производил H.Rosenthal (1845) у крупного рогатого скота. Позже отдельные стороны внутриствольного строения глазодвигательного, блокового и отводящего нервов человека и некоторых животных были изучены и другими исследователями (Бромберг Э.Д., 1934, 1948; Дойников Б.С., 1937; Одноралов Н.И., 1951; Бахтина Н.И., 1955; Березина М.М., 1956, 1958, 1980; Wasano T. и др., 1962; Абдуллаев М.С., 1965, 1966, 1974; Козлов В.И., 1967; Миронцова А.А., Плужник Н.М., 1969; M.T.Rolandi Serafini, и др., 1969; Смоляр Е.М., Иванов В.А., Разиньков А.Г., 1974; Самедов А.А., 1975; Плужник Н.М., 1975, 1978; Сагеева С.И., 1976; Palmieri G. и др., 1999; Berardinelli P. и др., 2000; Kavamura N. и др., 2000; Fraher J.P., O Sullivan A.W., 2000 и др.). Внимание исследователей, наряду с некоторыми сторонами внутриствольного строения нервов, привлекал вопрос о наличии нервных клеток внутри стволов нервов глазодвигательного аппарата. На существование их в глазодвигательном нерве указывал еще H.Rosenthal (1845).

E. Reissner (1861) обратил внимание на то, что эти клетки встречаются редко. Так, из 25 срезов корешка нерва только на 4 препаратах он находил по одной клетке. В блоковом и отводящем нерве нервные клетки не обнаружены. Позже в различных нервах глазодвигательного аппарата подобные клетки найдены другими

исследователями (Tozer F, 1912; McLean, 1927; Niederheusern, 1949 и др.). Б.С.Дойников (1937), G.Palmieri и др. (1999), К.С.Филонова (1958) установили наличие нервных клеток в корешковых нитях и стволах нервов глазодвигательного аппарата человека и некоторых животных. При этом авторы отмечают, что эти клетки, ввиду их малочисленности и непостоянства, не могут играть существенной роли в проведении афферентных импульсов от мышц глаза.

Нахождение нервных клеток в нервах глазодвигательного аппарата имеет значение для следующих вопросов: встречаются ли нервные клетки во всех нервах глазодвигательного аппарата? Является ли их наличие постоянным? В каком примерно количестве наблюдаются эти клетки? Уточнение этих вопросов дает возможность выяснить, могут ли участвовать нервные клетки в проведении нервных импульсов от мышц глазного яблока и в конечном итоге частично решить спорный вопрос об афферентной иннервации мышц глазного яблока.

По данным С.И.Сагеевой (1976) корешки и внутричерепная часть III, IV и VI пар черепных нервов у крупного рогатого скота имеют малопучковое строение с незначительным содержанием соединительной ткани. В основных стволах изученных нервов обнаружены три группы миелиновых волокон: толстые, средние и тонкие. В блоковом и отводящем нервах преобладает содержание средних волокон.

По данным М.С.Абдуллаева (1967) количество нервных волокон в периферических концах нервов мышц глаза человека, по сравнению с их центральными концами, несколько увеличивается.

В.И.Козлов (1967) изучал формирование нервов глазодвигательного аппарата человека от места выхода их из ствола мозга до вступления в мышцы. На основании результатов собственных исследований автор приходит к выводу, что нервный ствол как структура связи формируется непосредственно под влиянием иннервируемого субстрата с одной стороны и центральных структур с другой. Е.М.Смоляр, В.А.Иванов, А.Г.Разиньков (1974) отмечают, что нервы мышц глаза имеют типичные невральные оболочки. Масса соединительно-тканных образований в нервах глазодвигательного аппарата нарастает по направлению от головного мозга к глазному яблоку.

А.А.Самедов (1975) изучал особенности внутриствольного строения нервов мышц глаза у кошки и кролика. Автор приводит

сведения о видовых особенностях строения соединительнотканных оболочек нервов у изученных животных.

Весьма обширный фактический материал по составу нервных волокон в блоковом и отводящем нервах у кролика, кошки и собаки представлен в исследовании Н.М.Плужника (1980). Автор дал характеристику нервов на двух уровнях - центральном и периферическом. P.Berardinelli и др. (2000) при изучении нервов глазодвигательного аппарата овцы отмечают, что во всех этих нервах преобладают миелиновые нервные волокна большого диаметра.

В нервах глазодвигательного аппарата по пучковому строению следует выделить три участка: центральный конец (корешки), главный ствол и периферический отрезок (перед входом в соответствующие мышцы). Некоторое общее представление о пучковом строении этих участков складывается при изучении внешнего строения нервов. М.С.Абдуллаев (1973) отмечает, что у человека в центральном отделе глазодвигательный и отводящий нервы имеют многокорешковое, следовательно, многопучковое строение, минимальное количество пучков обнаружено в блоковом нерве (от 1 до 4 пучков). Изучение внешнего строения нервов не позволяет определить особенности строения пучков нервов мышц глазного яблока и степень развития их соединительнотканных структур, поэтому для выявления пучкового строения нервов необходимо проведение специальных гистологических исследований.

Специальные работы, посвященные изучению внутриствольного строения нервов глазодвигательного аппарата пушных зверей клеточного содержания, единичны. Так, в сравнительноанатомическом исследовании М.М.Березиной (1958) есть краткие указания на характер пучкового строения нервов глазных мышц у лисицы и норки.

4.2. Внутриствольное строение нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей

Внутренняя архитектоника глазодвигательного, блокового и отводящего нервов изучалась нами с помощью метода поперечных срезов. Все нервы глазодвигательного аппарата были изучены на участке их внутричерепного хода. В результате проведенных исследований было установлено пучковое строение нервов, степень развития соединительнотканных оболочек, определены видовой со-

став и процентное соотношение нервных волокон, диаметр нервных волокон и толщина миелиновой оболочки.

Глазодвигательный нерв у изученных животных представлен единым стволом, окруженным тонким ободком периневрия (рис. 15). У лисицы глазодвигательный нерв имеет округлую или овальную форму и характеризуется однопучковым строением. Диаметр нервного ствола колеблется от 683,6 мкм до 902,0 мкм и составляет в среднем 775,8±24,2 мкм.

В одном случае с правой стороны диаметр нерва значительно преобладал над диаметром нерва противоположной стороны (902,0 и 808,7 мкм). Площадь поперечного сечения глазодвигательного нерва колеблется от 374970 до 614533 мкм^2 и составляет в среднем 471024±25795 мкм^2. В одном случае с правой стороны величина площади поперечного сечения нерва значительно превосходила аналогичный показатель противоположной стороны (614533 и 496487 мкм^2).

Эпиневрий во внутричерепном отделе глазодвигательного нерва лисицы не выражен. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,08 до 2,76 мкм и составляет в среднем 1,72±0,21 мкм. Эндоневрий развит слабо, нервные волокна в нервном пучке распределены равномерно и имеют продольное направление (рис. 16). Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна среднего диаметра. Соотношение нервных волокон малого, среднего и большого диаметров составляет 31,5±0,9, 44,9±1,2 и 23,6±1,0 %.

Достоверных различий во внутриствольном строении глазодвигательного нерва между правой и левой сторонами в изученной группе животных не отмечалось.

У песца поперечное сечение глазодвигательного нерва имеет округлую или грушевидную форму. Диаметр нервного ствола колеблется от 496,0 до 740,0 мкм и составляет в среднем 567,2±26,4 мкм. Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 201042 до 443325 мкм^2 и составляет в среднем 254698±24812 мкм^2. При этом отмечается достоверное различие в толщине периневрия правой и левой сторон (рис. 17).

Эпиневральная оболочка на изученном отрезке нерва не развита. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,36 до 2,04 мкм и составляет в среднем 1,61±0,09 мкм. Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна среднего диаметра. Соот-

ношение нервных волокон малого, среднего и большого диаметра составляет 31,8±1,6, 51,90±1,4 и 15,5±0,8 %.

У куньих во внутриствольной архитектонике глазодвигательного нерва наряду с особенностями, присущими псовым, отмечаются и некоторые отличия.

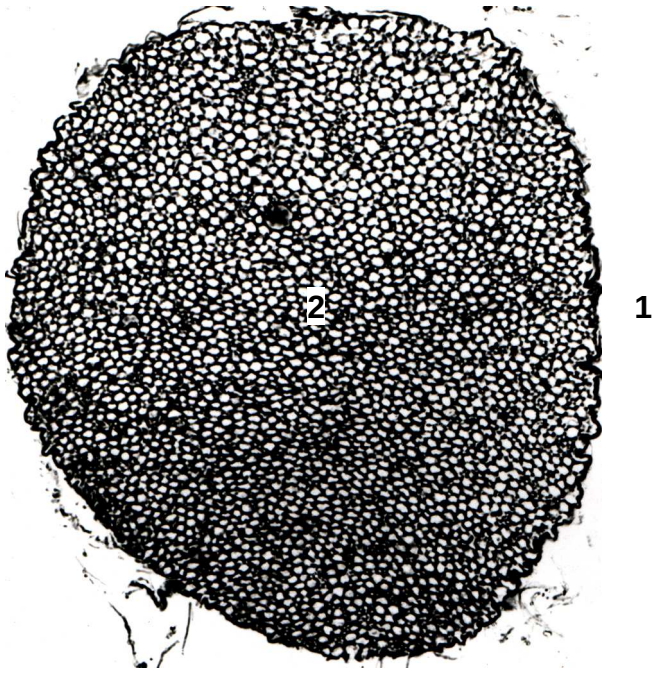

Рис. 15. Глазодвигательный нерв соболя. 1 – периневрий, 2 – нервные волокна. Импрегнация нитратом серебра по Футу. Об. 10, ок. 10.

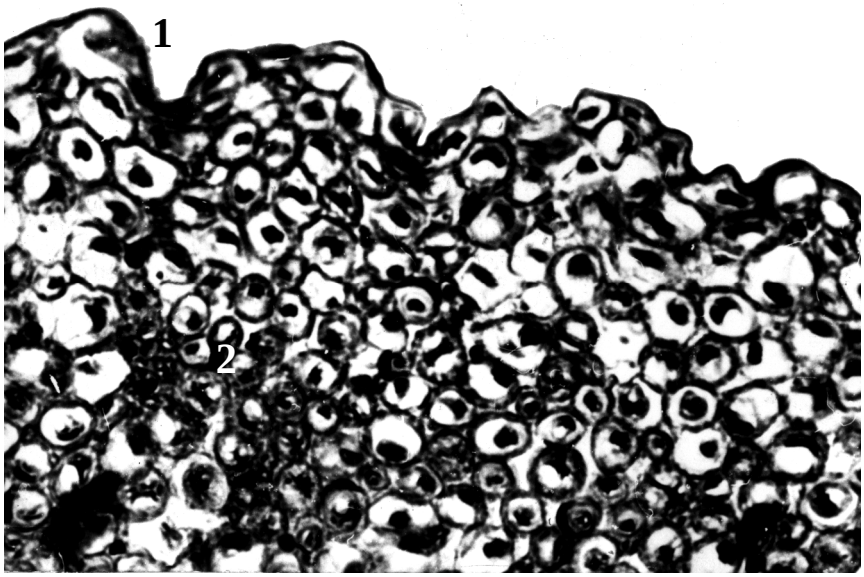

Рис. 16. Внутриствольное строение глазодвигательного нерва. 1 - периневрий, 2 – нервные волокна. Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.

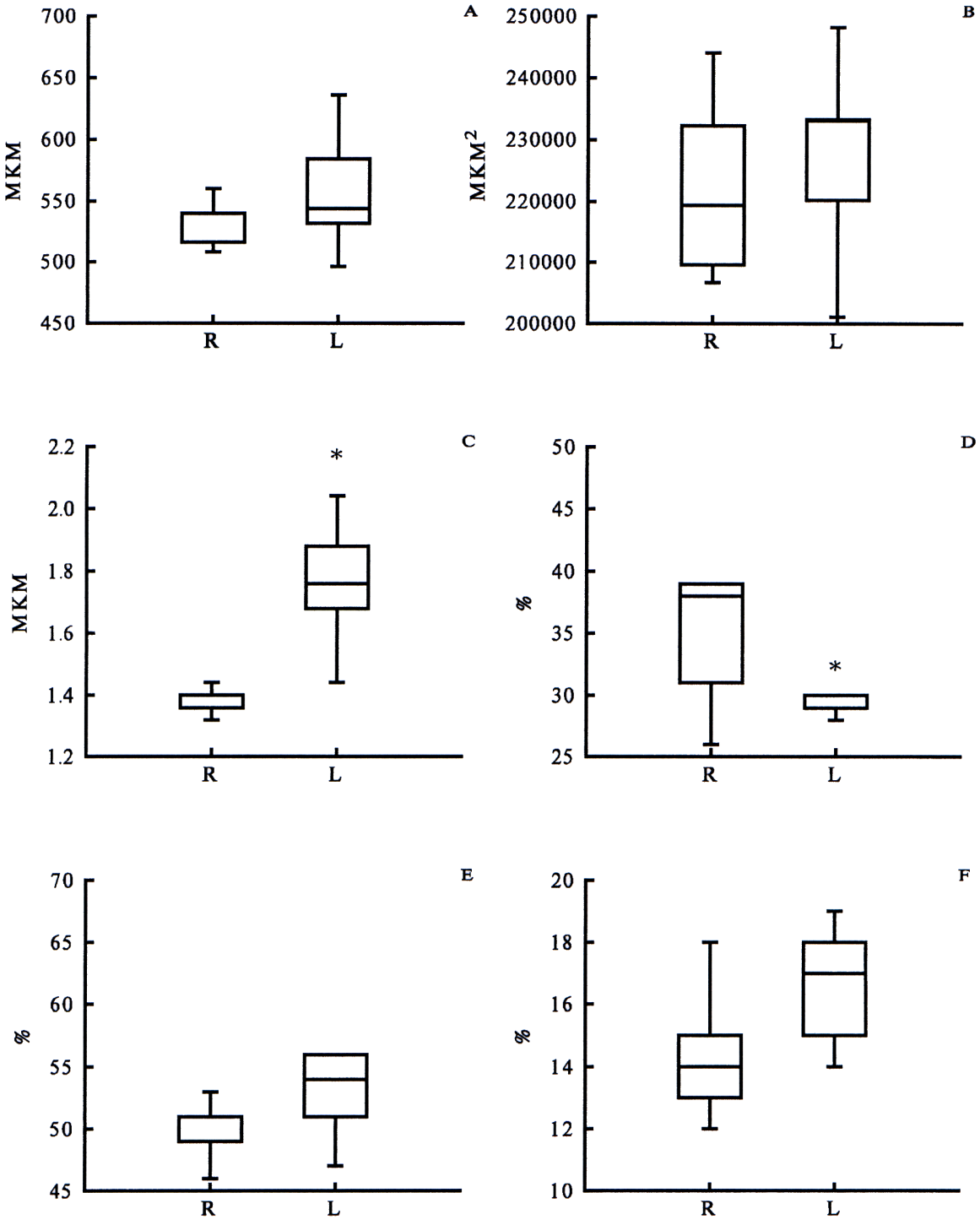

Рис. 17. Морфометрическая характеристика внутриствольного строения глазодвигательного нерва песца. A – диаметр нерва, B – площадь поперечного сечения нерва, C – толщина периневрия, D – количество нервных волокон малого диаметра, E – количество нервных волокон среднего диаметра, F – количество нервных волокон большого диаметра. R – справа, L – слева.

У соболя и норки нерв имеет округлую или эллипсоидную форму и однопучковое строение. У норки на двух препаратах от разных животных нерв был представлен двумя (слева) и тремя (справа) пучками. При намечающемся разделении на пучки от периневральной оболочки отделяются соединительнотканные прослойки. Эпиневрий на этих препаратах не выражен.

У соболя диаметр глазодвигательного нерва колеблется от 380,0 до 648,0 мкм и составляет в среднем 499,0±25,2 мкм. В одном случае с правой стороны диаметр нерва значительно преобладал над диаметром нерва противоположной стороны (472,0 и 380,0 мкм). Площадь поперечного сечения глазодвигательного нерва соболя колеблется от 112175 до 325981 мкм^2 и составляет в среднем 204832±21695 мкм^2. В одном случае с правой стороны площадь поперечного сечения нерва значительно превосходила таковую противоположной стороны (185017 и 113841 мкм^2).

Эпиневрий не выражен. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,08 до 2,04 мкм и составляет в среднем 1,64±0,09. Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна среднего диаметра. Соотношение нервных волокон малого, среднего и большого диаметров составляет 38,6±0,8, 58,8±0,8 и 2,6±0,3 %. Достоверных различий справа и слева в изученной группе животных не отмечено.

У норки диаметр основного ствола глазодвигательного нерва колеблется от 250,0 до 384,0 мкм и составляет в среднем 310,2±18,8 мкм. Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 47891 до 119043 мкм^2 и составляет в среднем 68173±8057 мкм^2. В одном случае с левой стороны величина площади поперечного сечения нерва значительно превосходила аналогичный показатель противоположной стороны (119043 и 47891 мкм^2).

Эпиневрий не выражен. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,24 до 1,88 мкм и составляет в среднем 1,60±0,08 мкм. Миелиновые нервные волокна среднего диаметра преобладают над нервными волокнами малого диаметра (57,3±1,6 и 42,8±1,6 %). Наличие волокон большого диаметра в основном стволе глазодвигательного нерва не отмечено. В некоторых случаях миелиновые нервные волокна тонкого диаметра собраны в отдельные группы. Достоверного различия между правой и левой сторонами в изученной группе животных не обнаружено.

Блоковый нерв у изученных животных по выходу из ствола мозга представлен комплексом волокон разного диаметра, окруженных снаружи периневральной оболочкой. В области пещеристого синуса блоковый нерв проходит в толще его латеральной стенки.

У лисицы блоковый нерв имеет округлую или грушевидную форму. Диаметр нерва колеблется от 206,0 до 340,0 мкм и составляет в среднем 275,6±16,4 мкм. Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 31596 до 79085 мкм^2 и составляет в среднем 57369±7154 мкм^2. В двух случаях с правой стороны площадь поперечного сечения нерва значительно преобладала над левой стороной (65557 и 37462 мкм^2; 62019 и 31596 мкм^2).

Эпиневральная оболочка не развита. Толщина периневральной оболочки колеблется от 0,84 до 2,12 мкм и составляет в среднем 1,50±0,19 мкм. Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна среднего диаметра. Соотношение нервных волокон разного диаметра составляет 32,9±1,2, 46,3±0,8 и 20,9±0,9 %.

В трех случаях рядом с основным стволом нерва располагалось до четырех нервных пучков малого диаметра. При этом в добавочных нервных пучках отмечалось различие в процентном соотношении нервных волокон разного диаметра. Так, в одном случае у лисицы добавочный пучок был разделен на два сектора. Часть нервного пучка была представлена нервными волокнами малого, среднего и большого диаметра, а другая часть была представлена нервными волокнами исключительно малого диаметра, имеющими косое направление. Указанные варианты имели асимметричный характер строения. Достоверного различия внутриствольного строения между правой и левой сторонами в изученной группе животных не отмечалось.

У песца блоковый нерв имеет овальную или эллипсоидную форму. Диаметр нерва колеблется от 180,0 до 280,0 мкм и составляет в среднем 228,2±10,2 мкм. В одном случае с правой стороны диаметр нерва значительно преобладал над нервом противоположной стороны (270,0 и 180,0 мкм). Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 22984 до 57206 мкм^2 и составляет в среднем 40956±3506 мкм^2. В одном случае с левой стороны и в одном случае с правой стороны величина площади поперечного сечения нерва значительно преобладала над нервом противоположной стороны (29059 и 56595 мкм^2; 57206 и 22984 мкм^2). В одном случае с правой

стороны рядом с основным стволом блокового нерва располагался дополнительный нервный пучок малого диаметра.

Эпиневральная оболочка не развита. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,52 до 2,08 мкм и составляет в среднем 1,83±0,05 мкм. При этом отмечается достоверное различие в толщине периневрия правой и левой сторон.

Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна среднего диаметра. Соотношение нервных волокон малого, среднего и большого диаметров составляет 36,6±1,3, 56,2±1,2 и 7,2±0,6 %. В некоторых случаях миелиновые нервные волокна малого диаметра группируются по периферии нервного пучка.

У соболя поперечный срез блокового нерва имеет овальную, округлую или треугольную форму. Диаметр нерва колеблется от 150,0 до 290,0 мкм и составляет в среднем 205,8±15,4 мкм. В одном случае диаметр нерва с правой стороны значительно преобладал над диаметром нерва с левой стороны (288,0 и 162,0 мкм). Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 15542 до 64648 мкм^2 и составляет в среднем 28418±3868 мкм^2. В одном случае величина площади поперечного сечения правой стороны значительно превосходила аналогичный показатель левой стороны (64648 и 18328 мкм^2).

Эпиневральная оболочка не развита. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,08 до 1,84 мкм и составляет в среднем 1,47±0,07 мкм. Миелиновые нервные волокна среднего диаметра преобладают над нервными волокнами малого диаметра (58,3±1,0 и 41,8±1,0 %). Нервных волокон большого диаметра на изученных препаратах не обнаружено.

На одном препарате справа и на одном препарате слева рядом с основным стволом блокового нерва располагались по одному нервные пучки малого диаметра.

У норки поперечное сечение блокового нерва имеет округлую или овальную форму. Диаметр нерва колеблется от 104,0 до 142,0 мкм и составляет в среднем 117,5±4,6 мкм. Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 8910 до 12909 мкм^2 и составляет в среднем 10036±501 мкм^2. Эпиневрий не выражен. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,40 до 1,84 мкм и составляет в среднем 1,51±0,07 мкм.

Миелиновые нервные волокна среднего диаметра преобладают над нервными волокнами малого диаметра (61,4±1,4 и 38,6±1,4

%). Наличия нервных волокон большого диаметра отмечено не было. В изученной группе животных отмечается достоверное различие между процентным соотношением нервных волокон правой и левой сторон. На одном препарате с правой стороны рядом с основным стволом блокового нерва располагалось 5 дополнительных нервных пучков малого диаметра.

Отводящий нерв у изученных животных по выходе из ствола мозга представлен одним стволом, окруженным периневральной оболочкой. В пещеристом синусе отводящий нерв окружен соединительной тканью медиальной стенки пещеристого синуса и расположен медиально от тройничного нерва.

У лисицы отводящий нерв имеет округлую или эллипсоидную форму. В месте вступления нерва в пещеристый синус он приобретает форму сильно вытянутого овала. В некоторых случаях отмечалось «мозаичное строение» отводящего нерва. Диаметр нерва колеблется от 298,0 до 564,0 мкм и составляет в среднем 380,2±28,8 мкм. В одном случае диаметр нерва с правой стороны значительно преобладал над диаметром нерва противоположной стороны (564,0 и 396,0 мкм). Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 79987 до 224351 мкм^2 и составляет в среднем 114823±18598 мкм^2. В одном случае площадь нерва с правой стороны значительно преобладала над таковой противоположной стороны (224351 и 165546 мкм^2).

Эпиневральная оболочка не выражена. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,44 до 3,36 мкм и составляет в среднем 1,80±0,23 мкм. Эндоневрий развит слабо, нервные волокна в нервном пучке расположены равномерно и имеют продольное направление. Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна малого диаметра. Соотношение нервных волокон малого, среднего и большого диаметра составляет 56,1±2,4, 35,3±2,3 и 9,6±0,7 %. Достоверного различия между правой и левой сторонами в изученной группе животных отмечено не было.

У песца отводящий нерв имеет округлую, грушевидную или овальную форму. Диаметр нерва колеблется от 214,0 до 412,0 мкм и составляет в среднем 313,4±21,8 мкм. В одном случае диаметр нерва левой стороны значительно превосходил диаметр нерва правой стороны (232,0 и 412,0 мкм). Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 32286 до 141312 мкм^2 и составляет в среднем 76690±11505 мкм^2. В одном случае площадь поперечного сечения

нерва правой стороны значительно превосходила аналогичный показатель противоположной стороны (141312 и 36197 мкм^2).

Эпиневрий не развит. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,36 до 2,20 мкм и составляет в среднем 1,82±0,08 мкм. Среди миелиновых нервных волокон преобладают волокна малого диаметра. Соотношение нервных волокон малого, среднего и большого диаметра составляет 53,1±1,1, 42,2±0,9 и 4,7±0,4 %.

В одном случае (справа) к отводящему нерву при его прохождении в пещеристом синусе прилегал нервный пучок малого диаметра. Достоверного различия между диаметром и площадью поперечного сечения нерва и толщиной периневрия справа и слева не отмечено.

У соболя отводящий нерв имеет округлую, овальную или треугольную форму. Диаметр нерва колеблется от 174,0 до 286,0 мкм и составляет в среднем 234,2±10,3 мкм. Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 23338 до 65561 мкм^2 и составляет в среднем 45882±3901 мкм^2.

Эпиневрий не развит. Толщина периневрия колеблется от 1,22 до 1,96 мкм и составляет в среднем 1,63±0,07 мкм. Миелиновые нервные волокна малого диаметра преобладают над нервными волокнами среднего диаметра (62,6±1,0 % и 37,3±1,0 %). Нервных волокон большого диаметра в отводящем нерве соболя обнаружено не было.

В двух случаях (справа) рядом с отводящим нервом при его прохождении в каудальной трети пещеристого синуса располагалось по одному нервному пучку малого диаметра. Достоверных различий между правой и левой сторонами в изученной группе животных отмечено не было.

У норки отводящий нерв округлой, овальной, реже грушевидной формы. Диаметр нерва колеблется от 140,0 до 198,0 мкм и составляет в среднем 165,2±8,4 мкм. Площадь поперечного сечения нерва колеблется от 13528 до 24974 мкм^2 и составляет в среднем 20435±1483 мкм^2.

Эпиневрий не выражен. Толщина периневральной оболочки колеблется от 1,60 до 2,04 мкм и составляет в среднем 1,82±0,06 мкм. Миелиновые нервные волокна малого диаметра преобладают над волокнами среднего диаметра (64,6±1,2 и 35,4±1,2 %). Нервных волокон большого диаметра в отводящем нерве норки не обнаружено

4.3. Сравнительная микроархитектоника нервов глазодвигательного аппарата

Анализ результатов собственных исследований и их сопоставление с данными литературы убеждает, что в структуре внутричерепных отделов глазодвигательного, блокового и отводящего нервов имеются как сходные черты, так и некоторые различия. У всех исследованных животных нервы мышц глазного яблока в центральном отделе в большинстве случаев имеют однопучковое строение и слабо развитые соединительнотканные оболочки, что согласуется с данными С.И.Сагеевой (1976). Нервные волокна, составляющие пучки, имеют различный диаметр и располагаются плотно друг к другу. Наибольшая вариабельность проявляется в микроархитектонике блокового и отводящего нервов.

Блоковый нерв от места выхода его и до перехода на латеральную стенку пещеристого синуса представлен одним пучком, что согласуется с данными М.М.Березиной (1980). В пределах пещеристого синуса блоковый нерв в некоторых случаях может состоять из нескольких нервных пучков, расположенных обособленно друг от друга. Появление многопучковости блокового нерва в области пещеристого синуса обусловлено, на наш взгляд, сложностью анатомо-топографических взаимоотношений этого нерва с латеральной стенкой пещеристого синуса, костями скелета головы, а также с другими нервными образованиями полости черепа.

Отводящий нерв до его вступления в пещеристый синус следует одним пучком нервных волокон, окруженным слабым тонким ободком периневрия. По вступлению в полость пещеристого синуса отводящий нерв проходит в толще его латеральной стенки и граничит с глазным нервом. В некоторых случаях на этом отрезке к отводящему нерву прилегает небольшой нервный стволик, состоящий из нервных волокон малого диаметра. Очевидно, этот нерв является веточкой симпатического сплетения внутренней сонной артерии. Во всех случаях отмечается только прилегание этой веточки к основному стволу нерва, что согласуется с данными наших анатомических исследований.

Согласно исследованиям Е.М.Смоляра, В.А.Иванова, А.Г.Разинькова (1974), масса соединительнотканных образований в нервах глазодвигательного аппарата нарастает от головного мозга к глазному яблоку. На основании установленных закономерностей в

строении нервов и данных литературы можно сделать вывод, что выраженность асимметрии в первую очередь связана со степенью развития соединительной ткани правой и левой стороны.

Одним из спорных вопросов морфологии нервов глазодвигательного аппарата является наличие в их внутричерепных отделах ганглиозных клеток. Особую актуальность эти клетки приобретают в связи с их возможным участием в афферентной иннервации мышц глазного яблока. L.Plate (1922), G.Palmieri и др. (1999) в нервах мышц глаза у рыб, амфибий, млекопитающих и птиц обнаруживали псевдоуниполярные нервные клетки. При изучении внутристволового строения нервов глазодвигательного аппарата на разном расстоянии от головного мозга нами не обнаружены нервные клетки, что не позволяет присоединиться к мнению некоторых авторов об афферентной природе этих клеток ввиду их отсутствия у изученных животных.

Периневральная оболочка, как показывают исследования Е.И.Чумасова (1975), состоит из различного числа клеток эпителиального характера, между которыми располагаются коллагеновые волокна. Н.И.Одноралов (1958) отмечает, что периневрий у отдельных видов животных имеет различную толщину.

Согласно результатам наших исследований толщина периневральной оболочки в глазодвигательном, блоковом и отводящем нервах у разных видов пушных зверей колеблется незначительно. Мы не нашли у изученных животных достоверных различий в толщине периневрия несмотря на то, что у них отмечаются различия в диаметре нервных стволов. Так, наибольший диаметр глазодвигательного нерва отмечается у лисицы и составляет в среднем 775,8±24,2 мкм. нерва у лисицы и песца, а также у песца и соболя, но у норки диаметр этого нерва достоверно отличался от аналогичного показателя лисицы, песца и соболя (рис. 18). Отношение диаметра отводящего нерва у лисицы, песца, соболя и норки приблизительно соответствует отношению диаметра блокового нерва у этих животных.

Изучение внутрипучковой соединительной ткани показало, что эндоневрий в основных стволах глазодвигательного, блокового и отводящего нервов развит слабо, что приводит к плотному расположению нервных волокон. Нервные волокна малого, среднего и большого диаметра по нервному пучку распределены равномерно и имеют прямолинейный ход.

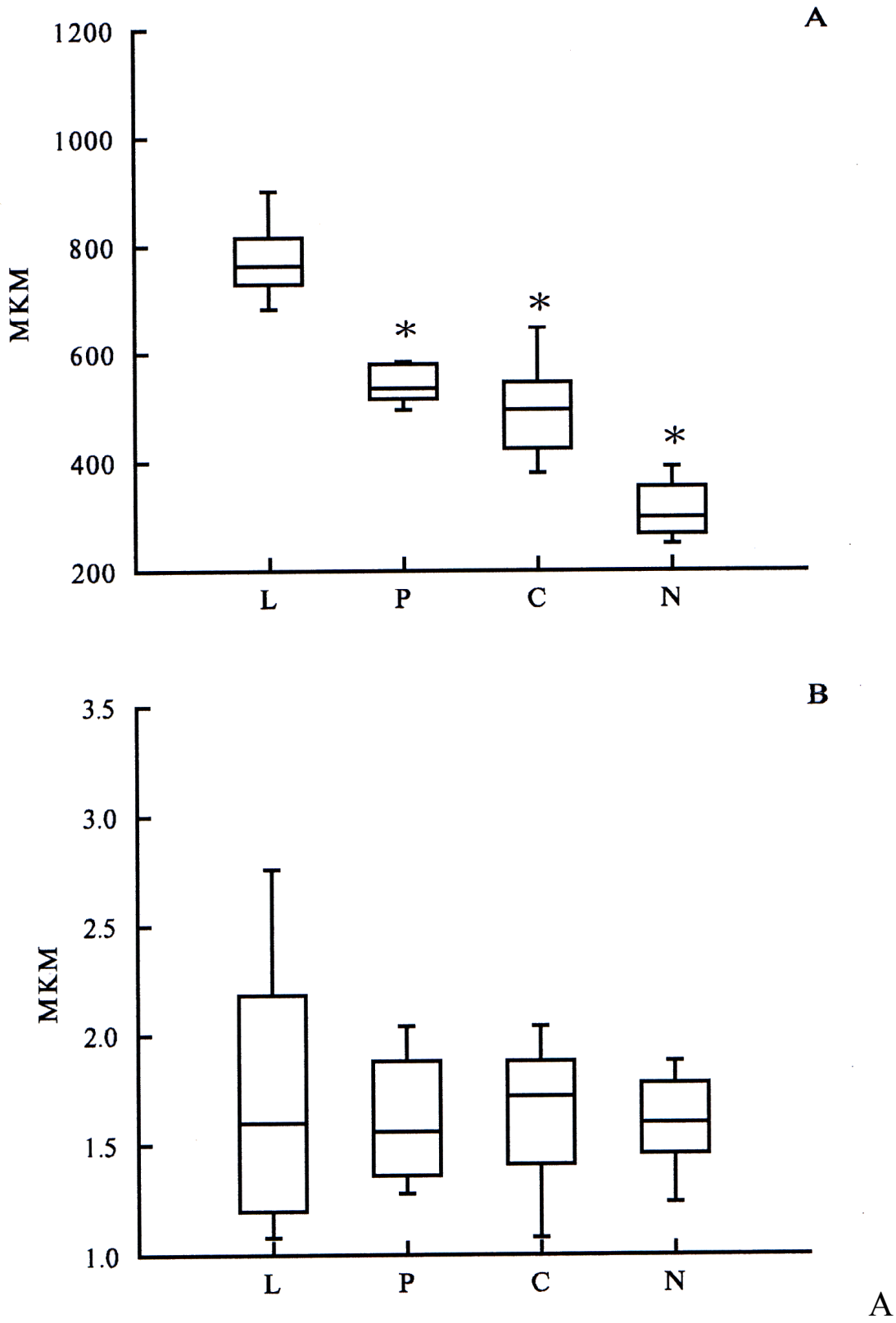

Рис. 18. Морфометрическая характеристика внутриствольного строения глазодвигательного нерва у пушных зверей. А - диаметр нерва, В - толщина периневрия.

Анализ результатов собственных исследований по соотношению миелиновых нервных волокон различного диаметра позволил нам выявить некоторые закономерности по отдельным нервам у изученных видов животных. Так, в глазодвигательном нерве у всех изученных животных преобладают волокна среднего диаметра. Крупные миелиновые волокна от лисицы к соболю имеют тенденцию к снижению до полного их отсутствия у норки.

В блоковом нерве также преобладают волокна среднего диаметра. У лисицы и песца нервные волокна малого диаметра превалируют над нервными волокнами большого диаметра. У соболя и норки нервные волокна большого диаметра отсутствуют. В отводящем нерве у всех животных отмечается преобладание нервных волокон малого диаметра над волокнами среднего и большого диаметра. У соболя и норки нервные волокна большого диаметра отсутствуют. Анализ собственных исследований и сопоставление их с литературными сведениями приводит нас к убеждению, что наибольшим разнообразием в динамике изменений количественного соотношения нервных волокон у изученных видов животных отличаются миелиновые нервные волокна большого диаметра.

Таким образом, во внутриствольной структуре глазодвигательного, блокового и отводящего нервов у изученных животных отмечаются как сходные черты, так и некоторые различия, связанные с их топографией при внутричерепном прохождении.

Наличие дополнительных пучков в блоковом нерве и разделение на части глазодвигательного нерва у отдельных животных связано, вероятно, с индивидуальными особенностями скелета головы у этих животных. Все это указывает на то, что близлежащие ткани и органы оказывают значительное влияние на формирование нервных стволов.

Входящие в состав блокового нерва и его пучков отдельные группы нервных волокон малого диаметра являются, на наш взгляд, ответвлениями от возвратной ветви верхнечелюстного нерва, что объясняет отхождение от блокового нерва возвратных чувствительных веточек в твердую мозговую оболочку

4.4. Анализ морфометрических характеристик миелиновых волокон нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей

Анализ специальной литературы по нейроморфологии убеждает в том, что сведения по анализу количества и соотношения нервных волокон в составе нервов глазодвигательного аппарата млекопитающих немногочисленны. Некоторые авторы (Reissner E., 1861; Barrat I., 1996; Kiss F., Mihalik P., 1928 и др.) в своих исследованиях на человеке касаются наличия волокон разных диаметров в нервах глазодвигательного аппарата, причем цифровые данные об их количестве не приводятся.

P.Tergast (1873) изучал соотношение между нервными и соответствующими мышечными волокнами глазодвигательного аппарата у овцы. Автор приводит данные об общем количестве блокового, отводящего и отдельных ветвей глазодвигательного нерва без анализа их состава. В остальных работах (Бромберг Э.Д., 1934, 1935; Torre M., 1953) нервы глазодвигательного аппарата были изучены в отдельности.

Проведенное нами исследование было посвящено изучению морфометрических и статистических характеристик миелиновых волокон глазодвигательного, блокового и отводящего нервов лисицы серебристо-черной, песца голубого и соболя. По техническим причинам у норки изучение нервных волокон не было проведено.

При проведении статистической обработки полученных значений определялись статистические характеристики распределения диаметра нервных волокон (среднее значение, стандартная ошибка, стандартное отклонение, доверительный интервал, эксцесс и асимметрия), коэффициент достоверности разности для сравнения средних диаметров нервных волокон, статистические характеристики распределения толщины миелиновой оболочки (среднее значение, стандартная ошибка). Кроме того, определялся коэффициент корреляции для установления связи между диаметром нервных волокон и толщиной миелиновой оболочки (табл. 4).

Микрометрию проводили с использованием микроскопа «Биолам Р-2» с увеличением объектива 90 и окулярного винтового микрометра МОВ 1 – 15. В каждом препарате исследуемые величины - диаметр волокна (D); толщина миелинового слоя (h) измерялись 100 раз.

Статистическая обработка опытных данных проводилась с использованием табличного процессора MS Excel и заключалась в вычислении:

- среднего значения диаметра миелинового волокна, стандартной ошибки и стандартного отклонения;
- среднего значения толщины миелинового слоя, стандартной ошибки и стандартного отклонения;
- коэффициента корреляции (для определения связи между диаметром волокна и толщиной миелинового слоя);
- уравнения регрессии (при сильной и средней связи)
- построении кривых нормального распределения диаметра волокна для глазодвигательного, блокового и отводящего нервов.

У лисицы, песца и соболя наибольшее количество волокон в глазодвигательном нерве, наименьшее – в блоковом.

Для сравнения средних значений диаметров волокон и толщины миелинового слоя находили коэффициент достоверности разности (коэффициент Стьюдента). Стандартное значение t_{st} равно 2,62 при уровне значимости $a = 0{,}01$. Если фактическое значение этого критерия $t_ф$ превышает стандартное значение t_{st}, то разница между средними величинами признана достоверной. Фактические значения критерия Стьюдента между различными нервами для лисицы, песца и соболя представлены в таблице 5.

Достоверной оказалась разница между средним диаметром нервных волокон:

- *для лисицы* - между глазодвигательным и блоковым нервами, между глазодвигательным и отводящим нервами;
- *для песца* - между глазодвигательным и блоковым нервами, между отводящим и блоковым нервами;
- *для соболя* - между глазодвигательным и отводящим нервами.

Достоверной оказалась разница между средней толщиной миелинового слоя:

- *для лисицы* - между глазодвигательным и отводящим нервами;
- *для песца* - между глазодвигательным и отводящим нервами; между отводящим и блоковым нервами.

Таблица 4

Статистические характеристики микрометрических измерений нервных волокон

Животные	Нерв	Количество волокон	Диаметр волокна (D)		Толщина миелиновой оболочки (h)		Коэффициент корреляции	Уравнение регрессии
			Среднее значение (мкм)	Стандартное отклонение (мкм)	Среднее значение (мкм)	Стандартное отклонение (мкм)		
Лисица	Глазодвигательный	2150	7,53 ± 0,19	1,99	1,35 ± 0,03	0,32	0,55	h=0,09D+0,66
	Блоковый	700	6,70 ± 0,19	1,88	1,25 ± 0,03	0,30	0,70	h=0,11D+0,48
	Отводящий	1130	6,47 ± 0,14	1,38	1,23 ± 0,02	0,20	0,45	-
Песец	Глазодвигательный	1570	6,52 ± 0,14	1,39	1,37 ± 0,04	0,36	0,61	h=0,17D+0,23
	Блоковый	620	5,52 ± 0,12	1,24	1,46 ± 0,02	0,30	0,73	h=0,22D+0,17
	Отводящий	710	6,46 ± 0,13	1,30	1,15 ± 0,02	0,18	0,31	-
Соболь	Глазодвигательный	1360	6,67 ± 0,13	1,28	1,76 ± 0,05	0,54	0,65	h=0,26D+0,15
	Блоковый	590	7,09 ± 0,13	1,39	1,83 ± 0,04	0,38	0,66	h=0,18D+0,55
	Отводящий	680	7,25 ± 0,21	1,82	1,90 ± 0,06	0,50	0,72	h=0,20D+0,47

Таблица 5

Фактические значения критерия Стьюдента между различными нервами для лисицы, песца и соболя

Животные	Глазодвигательный и блоковый нервы		Глазодвигательный и отводящий нервы		Блоковый и отводящий нервы	
	$t_ф\,(D)$	$t_ф\,(h)$	$t_ф\,(D)$	$t_ф\,(h)$	$t_ф\,(D)$	$t_ф\,(h)$
Лисица	3,03	2,36	4,38	3,33	0,99	0,56
Песец	5,37	1,80	0,32	6,10	5,23	6,93
Соболь	2,22	1,09	2,82	1,79	0,75	0,97

Целесообразно сравнить средние величины (D, h) одинаковых нервов между различными животными. Для этого случая фактические значения критерия Стьюдента представлены в таблице 6.

Достоверной оказалась разница между средним диаметром для нервных волокон:

- *глазодвигательного нерва* - между лисицей и песцом; лисицей и соболем;

- *блокового нерва* - между лисицей и песцом; песцом и соболем;

- *отводящего нерва* - между лисицей и соболем; песцом и соболем.

Достоверной оказалась разница между средней толщиной миелинового слоя для:

- *глазодвигательного нерва* - между лисицей и соболем; песцом и соболем;

- *блокового нерва* - между лисицей и песцом; лисицей и соболем; песцом и соболем.

- *отводящего нерва* - между лисицей и песцом; лисицей и соболем; песцом и соболем.

Таблица 6

Фактические значения критерия Стьюдента между одинаковыми нервами различных животных

Нерв	Лисица и песец		Лисица и соболь		Песец и соболь	
	$t_ф\,(D)$	$t_ф\,(h)$	$t_ф\,(D)$	$t_ф\,(h)$	$t_ф\,(D)$	$t_ф\,(h)$
Глазодвигательный	4,26	0,47	3,69	7,03	0,81	6,79
Блоковый	5,35	4,20	1,68	11,60	8,52	6,54
Отводящий	0,04	2,83	3,38	10,59	3,44	11,86

Стандартное отклонение (σ) характеризует разброс величины вокруг среднего значения. Чем больше σ, тем больше разброс. Из таблицы 4 видно, что наибольший разброс диаметра волокон име-

ется у блокового, глазодвигательного нервов лисицы и отводящего нерва соболя; наибольший разброс толщины миелинового слоя - у глазодвигательного и отводящего нервов соболя.

Для нахождения связи между диаметром волокна и толщиной миелинового слоя определяли коэффициент корреляции *r*. Связь считается слабой при $r \leq 0{,}5$, средней при $0{,}5 < r < 0{,}7$, сильной при $r \geq 0{,}7$. Зависимость между диаметром нервных волокон и толщиной миелиновой оболочки определяли с помощью коэффициента корреляции r. Следовательно, отмечается сильная связь между *D* и *h* для блокового нерва (лисица и песец) и отводящего нерва (соболь), средняя связь для глазодвигательного нерва (лисица, песец и соболь); блокового нерва (соболь); слабая связь для отводящего нерва (лисица и песец) (таблица 5). Все это указывает на функциональные особенности нервов глазодвигательного аппарата у изученных животных. Так, с увеличением диаметра волокна в блоковом нерве у лисицы и песца отмечается достоверное увеличение толщины миелиновой оболочки.

Для наглядного представления связи между толщиной миелинового слоя и диаметром нервного волокна были построены графики корреляционного поля, на которых показаны опытные данные и теоретические линии связи (рис. 19, 20). На основе графиков корреляционного поля можно сделать вывод, что зависимость между диаметром волокна и толщиной миелиновой оболочки прямая и линейная.

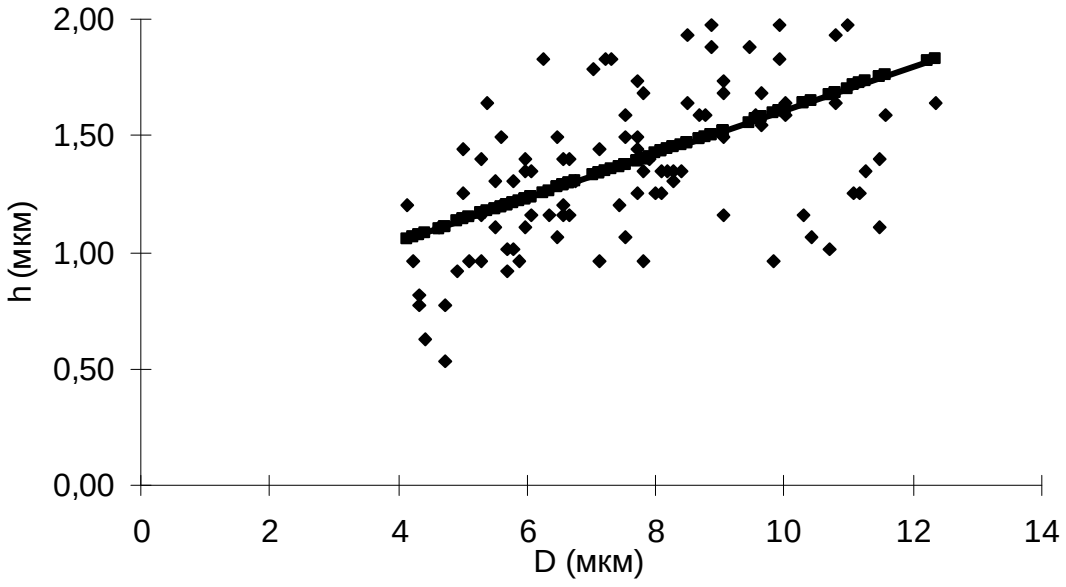

Рис. 19. Корреляционное поле для глазодвигательного нерва

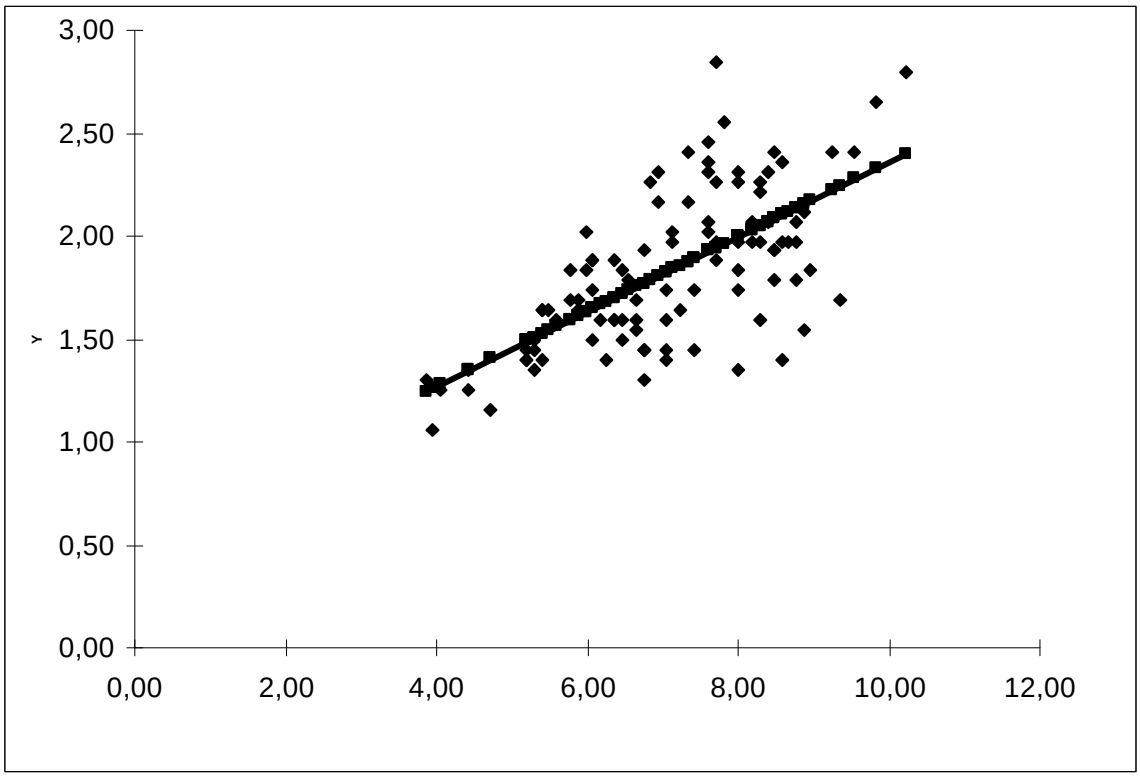

Рис. 20. Корреляционное поле для блокового нерва

Для наглядного изображения распределения диаметра волокон построили кривые распределения (рис. 21, 22, 23).

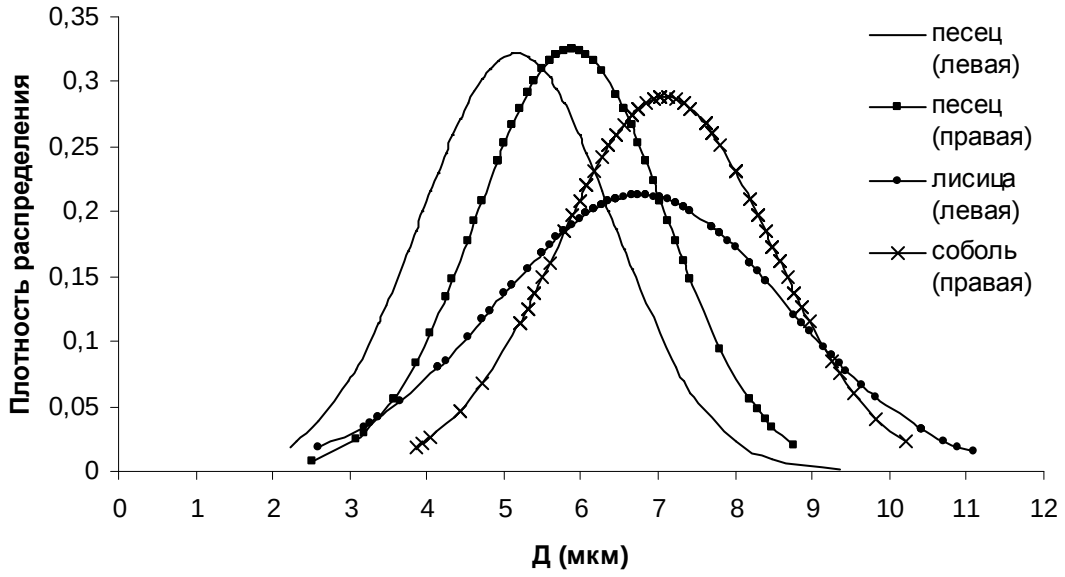

Рис. 21. Кривые распределения диаметра волокна блокового нерва

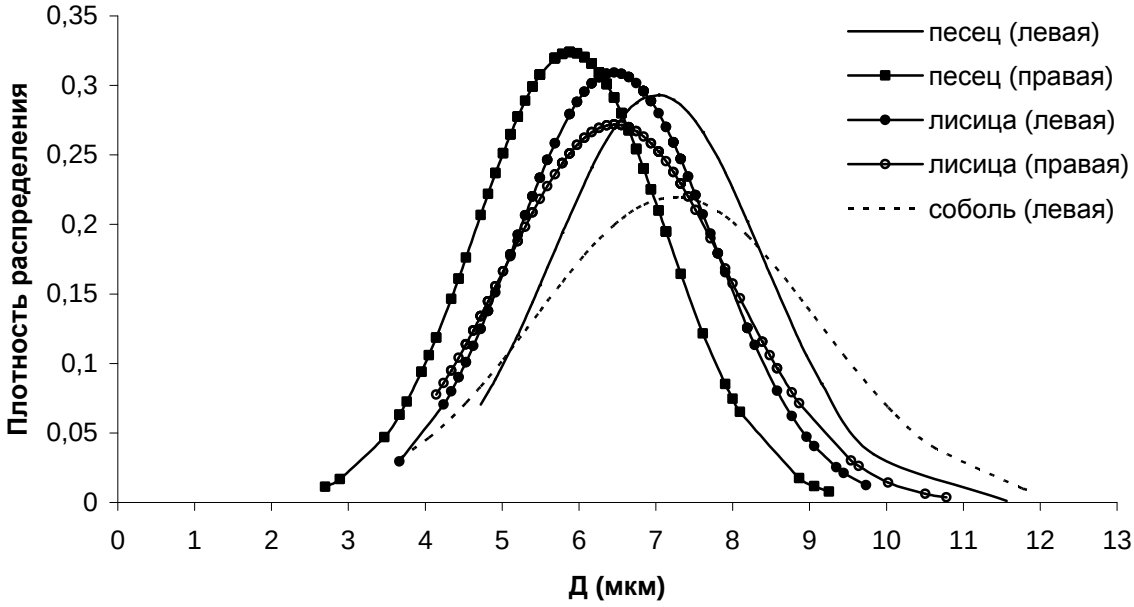

Рис. 22. Кривые распределения диаметра волокна отводящего нерва

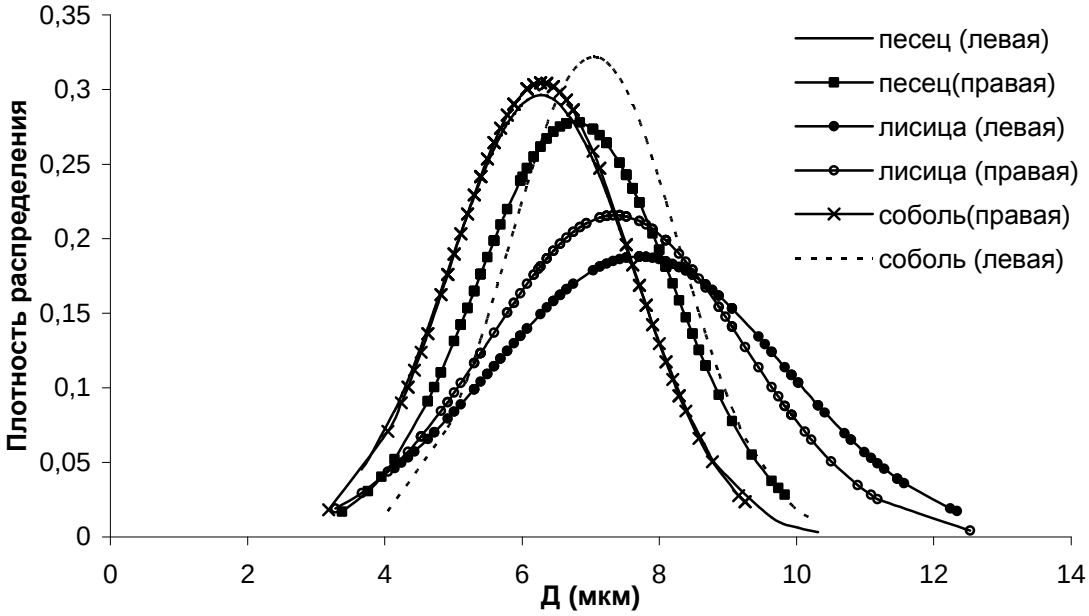

Рис. 23. Кривые распределения диаметра волокна глазодвигательного нерва

На основе анализа полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Диаметр нервного волокна распределен по нормальному закону. Это подтверждается видом гистограмм и статистическими

характеристиками (асимметричностью и эксцессом). Для нормального распределения эти характеристики близки к нулю.

2. Наибольшее среднее значение диаметра нервного волокна у глазодвигательного нерва, наименьшее – у отводящего. Наибольшая изменчивость диаметра нервного волокна у глазодвигательного нерва, наименьшая – у отводящего.

3. Зависимость между толщиной миелинового слоя и диаметром нервного волокна для блокового нерва сильная у лисицы и песца, у соболя - средняя; для глазодвигательного нерва во всех случаях средняя; для отводящего нерва у лисицы и песца – слабая, у соболя - сильная. Особенности развития миелиновых оболочек нервных волокон у соболя (с увеличением диаметра нервного волокна миелиновая оболочка утолщается) связаны, вероятно, с особенностями проведения нервных импульсов по отводящему нерву и особенностями функции латеральной прямой мышцы глаза и оттягивателя глазного яблока у этого животного.

Глава 5.
БИЛАТЕРАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ В СТРОЕНИИ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ

В настоящее время понимание причин и механизмов развития асимметрии приобретает черты основополагающей теоретической идеи, позволяющей объяснить самые разнообразные явления. Этот подход имеет все большее значение в научном познании, поэтому проблема симметрии и асимметрии стала активно разрабатываться в биологических исследованиях. Большинство природных объектов не совпадает со своими зеркальными изображениями, следовательно, они зеркально асимметричны, или киральны. Чтобы различить предмет и его зеркальное изображение, вводят понятия правого и левого объектов.

Современные научные исследования билатеральной асимметрии направлены в основном на изучение головного мозга человека (Фокин В.Ф., 2007; В.Г. Григорян, А.Ю. Степанян, Л.С. Степанян, 2009; О.М. Разумникова, 2009). Большой интерес представляют исследования и обобщения В.А. Геодакяна (2009), который в своих исследованиях связывает два базовых явления природы – асимметрию и пол. Автор отмечает, что стабильное состояние всегда симметрично и мономорфно, а эволюционное развитие асимметрично и диморфно. Такой вывод указывает на взаимосвязь и взаимовлияние симметрии и структуры в процессе филогенеза.

Анализ специальной литературы и результатов собственных исследований показал, что асимметрию в морфологии необходимо изучать с учетом одного из основных законов морфологии – закона о целостности и неделимости организма. Поэтому важно использовать системный подход – изучение на макро- и микроуровне различных органов и систем, на определенных видах животных и с учетом среды их обитания. Исследования показали, что во всех случаях наблюдались различия анатомического и гистологического строения костей, мышц или нервов в области головы (Левкин Г.Г., 2009).

В своих исследованиях мы изучали нервы глазодвигательного аппарата, прилежащие органы и ткани по ходу нервов (кости скелета головы, соединительнотканные образования в полости черепа и в области глазницы), а также эффекторные органы глазодвигательного аппарата у пушных зверей в условиях клеточного содержания.

Использованных подход помог выявить существенные различия в строении органов области головы справа и слева.

При изучении скелета головы отмечаются различия во взаиморасположении костей справа и слева, при этом одноименные кости смещаются по отношению друг к другу в ростроаудальном направлении. Особенно хорошо это видно при рассмотрении основания черепа. Так костные пластинки, прилегающие к каменистой части височной кости значительно смещены друг по отношению к другу.

Асимметрия мышц глазодвигательного аппарата проявляется в разности массы мышц справа и слева, топографии, а также в наличии дополнительных сухожильных ножек или расщеплении мышц на части. Оттягиватель глазного яблока из всех мышц глазодвигательного аппарата наиболее подвержен индивидуальной изменчивости у всех изученных животных (различие строения справа и слева у одного животного). Варианты строения выражаются в количестве мышечных порций, особенностях прикрепления сухожилий к склере глазного яблока.

Разность массы мышц справа и слева неодинакова у разных видов животных. Достоверное различие справа и слева в массе мышц отмечается у песца и соболя (чаще у песца, как и асимметрия в строении мышц). При этом у песца правосторонняя асимметрия преобладает (рис. 24). Похожая закономерность была выявлена у соболя, но при этом колебание было значительно меньше.

Что касается лисицы, то были отмечены незначительные различия, где масса вентральной прямой мышцы, медиальной прямой мышцы и оттягивателя глазного яблока с левой стороны больше чем с противоположной. Но масса дорсальной прямой мышцы с правой стороны превалирует над массой мышцы с левой стороны. У норки эти колебания минимальны.

Асимметрия нервов проявляется на макро- и микроскопическом уровне. Макроскопически мы прослеживали появление дополнительных нервных ветвей, которые могут соединяться между собой с образованием мелко- и крупнопетлистых внемышечных сплетений.

У песца голубого дорсальные ветви глазодвигательного нерва соединялись между собой, образуя крупнопетлистое внемышечное сплетение. В двух случаях песца (правая сторона) мышечные веточки вентральной косой мышцы образуют внемышечное сплете-

ние. У соболя, песца и норки (слева) вентральная ветвь глазодвигательного нерва получала соединительную веточку от носоресничного нерва.

Что касается блокового нерва, то на двух препаратах у песца слева и у одной лисицы слева внутричерепная часть блокового нерва расщеплялась на две-три части, образуя между ветвями твердой мозговой оболочки нервное сплетение (рис. 14). У норки и соболя имелись варианты асимметрии, где блоковый нерв перед вступлением в глазницу имел соединительные веточки с глазным нервом.

В результате проведенных гистологических исследований было установлено, что во внутричерепном отделе глазодвигательный, блоковый и отводящий нервы по морфометрическим показателям (диаметр, площадь поперечного сечения нерва) не имеют существенных различий между правой и левой сторонами, тогда как во внечерепном отделе эти нервы характеризуются значительной асимметрией, касающейся особенностей топографии и ветвления. В связи с тем, что в изученных отделах нервов отмечается слабое развитие соединительной ткани, их диаметр в большей степени определяется количеством и качественным составом нервных волокон.

Анализ специальной литературы в сопоставлении с результатами собственных исследований показал, что в настоящее время выяснение причин и механизмов развития асимметрии позволит объяснить самые разнообразные явления. В то же время недостаточно внимания уделяется билатеральной асимметрии в макро- и микроанатомии. Даже в том случае, если авторы описывают (констатируют) факт различия в строении правой и левой сторон, не дается анализа возможных причин асимметрии и не раскрывается механизм ее развития.

Среди немногочисленных работ в этой области можно отметить исследования В.В.Бобина с соавторами (1969), в которых было проведено сравнительноанатомическое исследование некоторых периферических нервов (лицевой, нервы плечевого сплетения) у амфибий, рептилий и птиц. Анализ полученных результатов исследования показал, что у низкоорганизованных животных отмечается симметричное расположение основных ветвей. На основании этого авторы приходят к выводу, что асимметрия периферического отдела

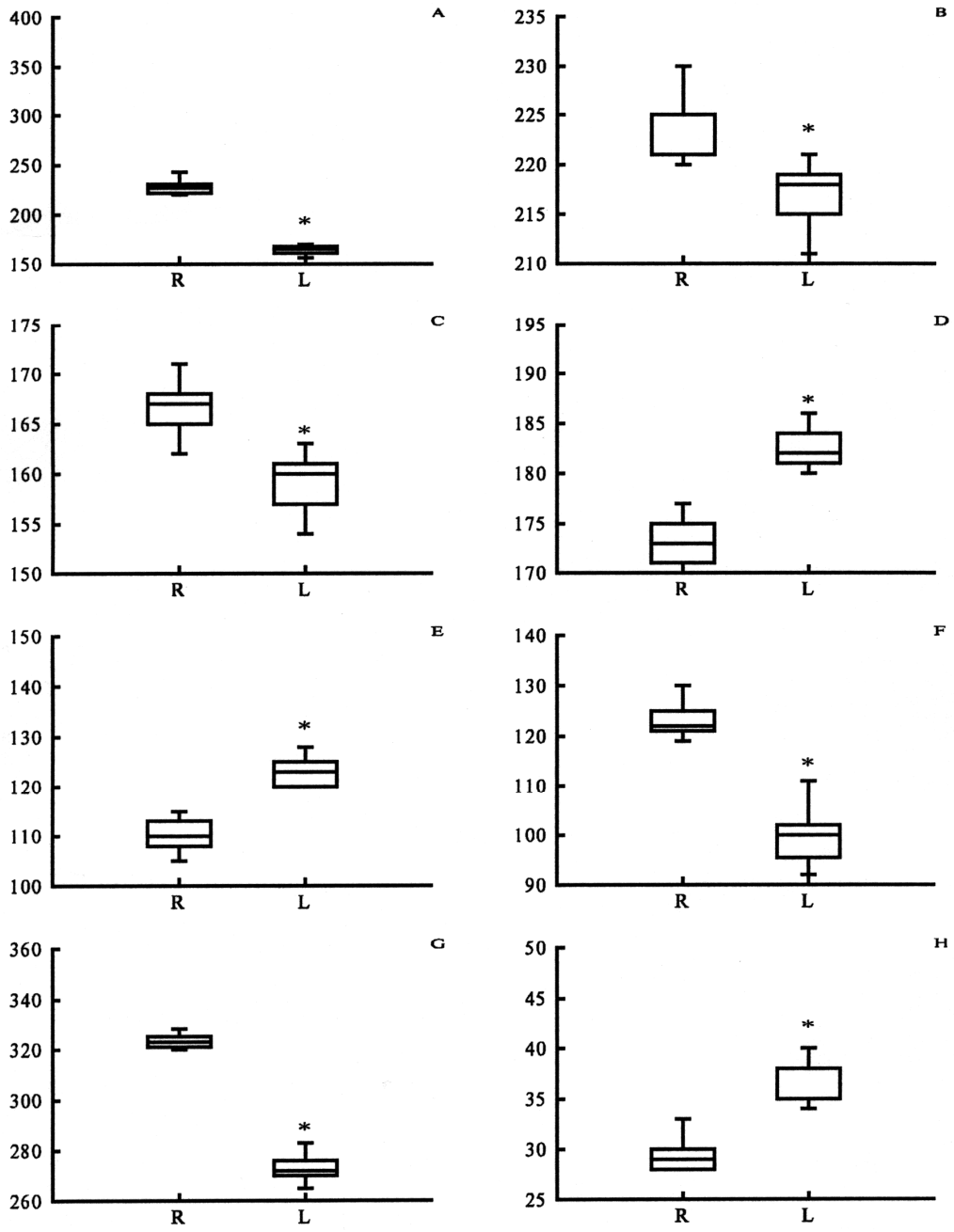

Рис. 24. Масса мышц глазного яблока у песца. A – дорсальная прямая мышца, B – вентральная прямая мышца, C – латеральная прямая мышца, D – медиальная прямая мышца, E – дорсальная косая мышца, F – вентральная косая мышца, G – оттягиватель глазного яблока, H – внутренний поднимать верхнего века. (по оси абсцисс: R – справа, L – слева; по оси ординат – масса мышцы, мг).

нервной системы увеличивается по мере усложнения организации животного.

Результаты наших исследований убедительно доказывают несостоятельность этого утверждения. Мы твердо убеждены в том, что нельзя говорить только об асимметрии нервов, так как при этом нарушается один из основных законов морфологии о целостности и неделимости организма. Так мы отмечаем корреляцию между асимметрией мышц и нервов глазного яблока.

Кроме того, асимметрия среди изученных видов хищных животных проявляется по-разному. Наибольшее различие между правой и левой сторонами мы отмечали у песца. Е.И.Година (1993) связывает явления асимметрии тела животных с процессами адаптации популяции к меняющимся условиям жизни. Пушные звери, выращиваемые в условиях клеточного содержания, находятся в неблагоприятных условиях существования, отличных от их жизни в дикой природе.

Одомашнивание пушных зверей началось сравнительно недавно (70-80 лет назад), поэтому они незначительно отличаются от своих диких предков. Высокий уровень асимметрии у песцов связан, на наш взгляд, с нарушением равновесия в популяции. Так, например, дикие песцы, в отличие от других пушных зверей, являются строгими моногамами. Промышленное разведение пушных зверей, безусловно, может быть фактором, влияющим не только на биологию, но и на морфологию, и асимметрию в частности, у представителей этого вида животных. При этом асимметрия отмечается не только в строении глазодвигательного аппарата. Аналогичные изменения отмечаются и в строении подъязычного аппарата А.Н. Калиновский, Г.Г. Левкин (2000).

Анализ результатов собственных исследований показал, во всех случаях отмечалось различие в строении костей, мышц и нервов области головы у изученных животных. Асимметрия функций организма, на наш взгляд, является необходимым условием деятельности организма человека и животных. В природе не встречается полностью симметричных организмов. Первичным для развития морфологической асимметрии следует считать отличие функций полушарий головного мозга. Отличие правого и левого полушарий мозга – это прежде всего разность функций полушарий.

Правое и левое полушарие выполняют принципиально разные функции. Предположим, что левое полушарие регулирует работу

симпатической части вегетативной нервной системы, правое полушарие – парасимпатической части вегетативной нервной системы. В идеале полушария (соответственно, части вегетативной нервной системы) должны работать согласованно. В некоторые периоды жизни у животного может доминировать одно полушарие (к примеру, в период спаривания).

В том случае, если доминирование полушария задерживается, функциональная асимметрия мозга приводит к морфологической асимметрии тела. Заметно изменяются кости, мышцы, нервы, кровеносная система справа и слева. При этом вторично может возникать асимметрия мягких тканей от изменения костей скелета (вторичная асимметрия мышц и нервов). Также и асимметрия мышц может влиять на строение костей. Следовательно, причиной морфологической асимметрии тела может быть функциональная асимметрия головного мозга, которая заложена в структуре самой системы организма. Причину же функциональной асимметрии головного мозга следует искать в особенностях взаимоотношения организма с внешней средой и нарушении внутреннего гомеостаза организма.

При изучении механизмов развития билатеральной асимметрии органов и систем животных, на наш взгляд, необходимо учитывать влияние как внешней среды на организм животных (экологические факторы, адаптационные процессы в популяции), так и взаимоотношения животных внутри популяции (иерархическое построение групп животных).

Таким образом, явление билатеральной асимметрии на анатомическом и гистологическом уровне требует к себе пристального внимания и дальнейших масштабных исследований. Анализ современной литературы показывает, что исследования в этой области в последнее время единичны. Особенно актуальным является, на наш взгляд, определение корреляционных взаимосвязей между выраженной право- или левосторонней асимметрией и патологическими состояниями организма человека и животных, выяснение причин и механизмов развития билатеральной асимметрии. При этом глазодвигательный аппарат в силу особенностей его строения (компактность, парность и др.) представляет собой удобный объект для такого рода исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ отечественной и зарубежной литературы, посвященной морфологии органа зрения, убеждает нас в том, что, несмотря на большое количество работ в этой области, комплексных макромикроморфологических исследований мышц и нервов глазного яблока у млекопитающих, позволяющих выявить особенности их развития и строения, проводилось крайне недостаточно. В доступной литературе нам не удалось встретить работ, где бы одновременно проводилось изучение мышц и нервов глазодвигательного аппарата с соединительнотканными оболочками и костной основой глазницы. Между тем, как отмечал Ю.Ф.Юдичев (1958) «…нет никаких сомнений, что для того, чтобы более ясно понять отдельные морфологические структуры необходимы не отдельные и не отрывочные их исследования, а комплексные – в связи с другими компонентами». Поэтому в своих исследованиях мы не ограничились изучением мышц и нервов глазного яблока, но и уделили внимание строению глазницы и костям скелета головы.

Тщательное изучение глазницы и костей основания черепа в месте расположения глазодвигательного, блокового и отводящего нервов помогло нам выявить дополнительные анатомические образования, ранее не описанные у животных (межглазничное отверстие, общая сухожильная пластинка наружных мышц глазного яблока, специальная костная пластинка каменистой части височной кости, каменисто-клиновидная связка), что позволяет с несколько иных позиций рассматривать сложные филогенетические преобразования области головы позвоночных животных и внести дополнения по этим вопросам в ветеринарную анатомическую номенклатуру.

Сопоставление результатов собственных исследований с данными литературы приводит нас к заключению, что мышцы глазодвигательного аппарата у изученных представителей хищных животных обладают рядом морфологических особенностей. В топографии и особенностях прикрепления мышц глазного яблока у отдельных видов пушных зверей отмечаются как общие признаки, свойственные классу млекопитающих и отряду хищных, так и характерные видовые и индивидуальные особенности. Наибольшие видовые различия наблюдаются в способе прикрепления мышц

глазного яблока к костям глазницы и склере глазного яблока. Билатеральная асимметрия проявляется в топографии, строении и массе мышц глазного яблока.

Результаты сравнительноанатомических исследований глазодвигательного, блокового и отводящего нервов у четырех представителей отряда Хищные (лисица, песец, соболь, норка) показывают, что их строение подчиняется общим закономерностям, свойственным классу млекопитающих, а установленные видовые отличия находят объяснение в степени развития и функциональной значимости иннервируемых ими органов, а также органов, находящихся в непосредственной топографической близости к нерву. Среди последних исключительная роль принадлежит соединительнотканным образованиям и костной основе.

Большое значение на современном этапе развития науки приобретает изучение и выявление причин асимметрии у животных. Это явление заслуживает дальнейшего рассмотрения, так как признаки асимметрии отдельных морфологических систем организма, на наш взгляд, могут быть использованы для анализа адаптогенеза животных в процессе доместикации в условиях клеточного содержания.

Анализ результатов гистологических исследований показал, что во внутренней архитектонике нервов глазодвигательного аппарата у изученных видов животных имеются как сходные черты, так и различия, касающиеся преимущественно качественного состава нервных волокон. Для подразделения их на функциональные группы необходимо проведение не только сравнительноанатомических, но и экспериментальных исследований.

Полученные результаты являются существенным дополнением к тем материалам, которые были получены профессором Ю.Ф.Юдичевым и его учениками в многолетних исследованиях анатомии пушных зверей. Мы надеемся, что выполненная работа в определенной степени дополнит те сведения, которые были получены предыдущими исследователями, занимавшимися изучением глазницы, мышц и нервов глазодвигательного аппарата наземных позвоночных, в том числе и млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

Абдуллаев М.С. Анализ общего числа мякотных волокон нервов наружных мышц глаза на различных участках / М.С.Абдуллаев // Азерб. мед. журн. – 1966. - №9. – С. 15-20.

Абдуллаев М.С. Афферентные проводники нервов глазодвигательного аппарата / М.С.Абдуллаев // Азерб. мед. журн. – 1964. - №11. - С. 9-16.

Абдуллаев М.С. Изучение внутриствольного строения периферических нервов с позиций индивидуальной изменчивости / М.С.Абдуллаев // Вопросы морфологии: Материалы научной конф., посвященной памяти проф. Н.И.Одноралова. – Воронеж, 1974. – С. 11-13.

Абдуллаев М.С. К топографо-анатомическим особенностям глазодвигательного нервного аппарата: Сообщение I / М.С.Абдуллаев // Азерб. мед. журн. – 1960. – №8. - С. 30-35.

Абдуллаев М.С. Нервы двигательного аппарата глаза / М.С.Абдуллаев. – Баку, 1973. - 256 с.

Абдуллаев М.С. О взаимосвязи между нервами глазодвигательного аппарата / М.С.Абдуллаев // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1965. – Т. 48, вып. 1. – С. 70-77.

Абдуллаев М.С. О внутриствольном строении некоторых периферических нервов / М.С.Абдуллаев // Азерб. мед. журн. – 1960. – №1. – С. 22-29.

Абдуллаев М.С. О связях глазного нерва с блоковым и отводящим нервами / М.С.Абдуллаев // Азерб. мед. журн. - 1964. - №8. – С. 27-32.

Абдуллаев М.С. О связях первой ветви тройничного нерва с глазодвигательным нервом / М.С.Абдуллаев // Азерб. мед. журн. – 1964. – №3. - С. 27-32.

Абдуллаев М.С. Принципы классификации миелиновых волокон нервов / М.С.Абдуллаев // Тез. докл. IX Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. – Минск, 1981. – С. 3.

Авроров В.Н. Ветеринарная офтальмология / В.Н.Авроров, А.В.Лебедев. – М.: Агропромиздат, 1985. – С. 8-34.

Аврунин А.С. Асимметрия параметров – основа структуры пространственно-временной организации функций / А.С.Аврунин, Н.В.Корнилов // Морфология. – 2000. – Т. 117, №2. – С. 80-85.

Агарков Г.Б. Морфологические особенности нервной системы китообразных / Г.Б.Агарков, В.Б.Слезин, Б.Г.Хоменко // Вестн. зоологии. – 1975. - №4. – С. 20-31.

Агарков Г.Б. Морфология дельфинов / Г.Б.Агарков, Б.Г.Хоменко, В.Г.Хаджинский. - Киев: Наукова думка, 1974. – С. 30-54.

Агарков Г.Б. Основные морфологические особенности головного мозга и черепномозговых нервов дельфинов и других китообразных: Сообщение I / Г.Б.Агарков, Б.Г.Хоменко, В.Б.Слезин // Вестн. зоологии. – 1973. - №2. – С. 3-12.

Агарков Г.Б. Сравнительная морфология черепно-мозговых нервов и проблема происхождения китообразных / Г.Б.Агарков, Б.Г.Хоменко // Зоол. журн. - 1984. - Т. 63, №5. - С. 760-766.

Акаевский А.И. Анатомия северного оленя / А.И.Акаевский. – Л.: Изд-во Главсевморпути, 1939. - С. 269-271, 306-308.

Акаевский А.И. Мышцы головы северного оленя / А.И.Акаевский // Учен. тр. / Сиб. вет. ин-т. – Омск, 1923. – Вып. 10. - С. 381-395.

Акаевский Н.И. Материалы к вопросу иннервации головы северного оленя с некоторыми топографическими данными / Н.И.Акаевский // Тр. / Урал. гос. вет. зоотехн. ун-т. – Свердловск, 1935. – С. 155-195.

Ан С.В. Межгрупповая изменчивость индексов асимметрии лицевого отдела черепа человека / С.В.Ан // Морфология. – 1993. – Т. 104, №1-2. – С. 112-123.

Анатомия домашних животных / А.И.Акаевский, Ю.Ф.Юдичев, Н.В.Михайлов и др.; под ред. А.И.Акаевского. – 4-е изд., испр. и доп. – М.: Колос, 1984. – С. 59-79, 462-466, 493-494.

Анатомия кролика / В.Н.Жеденов, С.Н.Бигдан, В.П.Лукьянова и др. – М., 1957. – С. 32, 221-226.

Асимметрия в морфологии некоторых отделов периферической нервной системы / В.В.Бобин, Н.М.Плужник, А.А.Миронцова и др. // Актуальные вопросы периферической и сосудистой систем. – Рязань, 1972. – С. 8-11.

Бабенко Н.Г. К вопросу топографии и связей глазодвигательного нерва у новорожденных / Н.Г.Бабенко // Науч. тр. / Куб. мед. ин-т. – 1973. – Т. 37. – С. 74-79.

Бабенко Н.Г. К вопросу топографии и связях отводящего нерва у новорожденных / Н.Г.Бабенко // Вопросы морфологии: Сб. науч. работ. – Фрунзе, 1966. – Т. XXXVII, вып. IV. – С. 12-18.

Бабенко Н.Г. О некоторых особенностях и топографии III, IV и VI черепных нервов у новорожденных / Н.Г.Бабенко // Тр. Кирг. науч. о-ва анатомов, гистологов и эмбриологов. – Фрунзе, 1965. – Вып. 2. – С. 157-160.

Бабенко Н.Г. О топографии и связях глазодвигательного нерва у новорожденных / Н.Г.Бабенко // Материалы 9-й науч. конф. по возрастной морфологии и биохимии. – М., 1969. - Т. 1. – С. 24.

Бабенко Н.Г. Топография III, IV, VI пары черепно-мозговых нервов в пещеристой пазухе у новорожденных и их асимметрия, выявляемая на данном участке / Н.Г.Бабенко // Сб. науч. работ. / Кирг. мед. ин-т. – 1965. – Т. 36. – С. 35-40.

Барчуков М.П. Роль асимметрии организма в локализации несращения губы и неба / М.П.Барчуков // Проблемы хирургической стоматологии. – Киев, 1968. – Вып. 3. – С. 41-43.

Бахтина Н.И. К морфологии глазодвигательного нерва у человека / Н.И.Бахтина // Тез. докл. XIV науч. студ. конф. ВГМИ. – Воронеж, 1955. – С. 53-54.

Беляев М.М. Зоотомия позвоночных / М.М.Беляев. – М.: Учпедгиз, 1947. – С. 62-63, 97-99, 199-201, 246.

Березина М.М. К вопросу о внутриствольном строении III, IV, VI пар черепно-мозговых нервов у позвоночных животных и человека / М.М.Березина // Вопросы морфологии / Тр. / Воронеж. мед. ин-т. – Воронеж, 1980. - Т. XXXVII – С. 5-10.

Березина М.М. К морфологии нервов мышц глазного яблока / М.М.Березина // Тез. докл. II Укр. конф. морфологов. – Харьков, 1956. – С. 18-19.

Березина М.М. К морфологии III, IV, VI пар черепномозговых нервов у человека / М.М.Березина // Тр. II Укр. конф. анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов. – Харьков, 1958. – С. 17-22.

Березина М.М. Некоторые данные о вне- и внутримышечном ветвлении нервов мышц глаза у позвоночных животных и человека / М.М.Березина // Вопросы морфологии / Тр. Воронеж. мед. ин-та. – Т. XXXVII. – Воронеж, 1980. – С. 11-18.

Бернал Дж. Возникновение жизни / Дж. Бернал. – М.: Мир, 1969.

Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных / В.Л.Бианки. – Л., 1985. – 294 с.

Бляхер Л.Я. Проблема морфологии животных: Исторические очерки / Л.Я.Бляхер. – М.: Наука, 1976. – 262 с.

Бобин В.В. Внутриствольное строение некоторых периферических нервов / В.В.Бобин // Сб. науч. тр. / Харьк. мед. ин-т. – 1978. – Вып. 12. – С. 4-13.

Бобринский Н.А. Анатомия кролика / Н.А.Бобринский. - М.: Сов. Азия, 1932. – С. 86-88.

Богданов А.П. Индивидуальные различия в топографии нервов в пределах пещеристого синуса у человека / А.П.Богданов // Функциональная нейроморфология: Фундаментальные и прикладные исследования к 100-летию акад. Д.М.Голуба. – Минск, 2001. – С. 56-58.

Большаков О.П. Особенности внешнего строения пещеристой пазухи / О.П.Большаков // Тр. VI Всес. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. – Киев, 1958. – Т. II. - С. 409-411.

Большаков О.П. Топографо-анатомические особенности пещеристой пазухи / О.П.Большаков // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1960. - Т. XXXIX, №9. – С. 110-115.

Брагина Н.Н. Функциональные асимметрии человека / Н.Н.Брагина, Т.А.Доброхотова. – М.: Медицина, 1998. – 239 с.

Брандт А.Э. Основы сравнительной анатомии / А.Э.Брант. – СПб.: Риккер, 1913. – С.115.

Бромберг Э.Д. Строение n. oculomotorii / Э.Д.Бромберг // Сов. психоневрология. - 1934. - №6. – С. 38-39.

Бромберг Э.Д. Строение n. oculomotorii собаки / Э.Д.Бромберг // Материалы к макромикроскопии вегетативной нервной системы и желез слизистых оболочек и кожи. - М., 1948. - С. 190-195.

Бурнашева Д.В. Некоторые гистохимические данные о частокольных нервных аппаратах наружных глазных мышц у собак / Д.В.Бурнашева // Проблемы морфологии нейротканевых и сосудистотканевых отношений: Сб. работ по материалам заседания о-ва АГЭ. – Казань, 1963. – С. 196-198.

Бючли О. Лекции по сравнительной анатомии. Ч. I. / О.Бючли. - Петроград, 1917. – С. 340-394.

В помощь соискателю: Метод. рекомендации для соискателей, аспирантов и докторантов / Сост.: Н.М.Колычев, Н.А.Королева – Омск, 1997. – 47 с.

Василевская Г.И. Рецепторные нервные образования в экстраокулярной мускулатуре черноморских дельфинов / Г.И.Василевская, Н.И.Роман // Вест. зоологии. – 1983. - №6. – С. 59-63.

Видерсгейм Г. Основания сравнительной анатомии позвоночных животных / Г.Видерсгейм. – Одесса, 1885. – С. 51-82.

Виллигер Э. Периферическая иннервация / Э.Виллигер. – М., 1932. – С. 36-37, 112-113.

Возрастные особенности топографии некоторых периферических нервов / В.В.Бобин, Н.М.Плужник, Л.Н.Киселева и др. // Основные закономерности роста и развития детей и критерий периодизации: Сб. научн. тр. – Одесса, 1975. – С. 141-143.

Воробьев В.П. Атлас анатомии человека / В.П.Воробьев, Р.Д.Синельников. – М. – Л., 1946. – С. 152-155.

Воробьев В.П. Краткий учебник анатомии человека. Т. II / В.П.Воробьев. – М.: Биомедгиз. – С. 721-725, 741.

Гегенбаур К. Основания сравнительной анатомии / К.Гегенбаур. – СПб, 1867. – С. 483.

Гидаятов Ю.Х. Возрастная изменчивость черепа лисиц / Ю.Х.Гидаятов // Тез. 2 Закавк. конф. морфологов и Всесоюз. симпоз. по организации нервных стволов и базальным мембранам. – Баку, 1978. – С. 82-83.

Гиндце Б.К. Анатомия животных / Б.К.Гиндце. – М.: Сельхозгиз, 1937. – С. 136.

Гиппенрейтер Ю.Б. Движения человеческого глаза / Ю.Б.Гиппенрейтер. – М., 1978. – 256 с.

Гиртль И. Руководство к анатомии человеческого тела / И.Гиртль. - СПб, 1869. – С. 692-693.

Гиртль И. Руководство к топографической анатомии / И.Гиртль. – СПб, 1882. – С. 705-715.

Глаголев П.А. Анатомия сельскохозяйственных животных с основами гистологии и эмбриологии / П.А.Глаголев, В.И.Ипполитова. – М., 1962. – С. 427.

Глазные болезни / Под ред. Бочкаревой А.А. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 1989. – 413 с.

Глезер В.Д. К характеристике глаза как следящей системы / В.Д.Глезер // Физиол. журн. СССР. – 1959. – Т. 45. – С. 271-279.

Година Е.Н. Человек, экология, симметрия / Е.Н.Година // Вопросы антропологии. – 1993. - №87. – С. 143-144.

Голуб Д.М. Строение периферической нервной системы в эмбриогенезе человека: Атлас / Д.М.Голуб. – Минск: Изд-во Акад. наук БССР, 1962. – С. 28-74.

Грегори Р.Л. Глаз и мозг. Психология зрительного восприятия Р.Л.Грегори. – М.: Прогресс, 1970. – С. 49, 51-54.

Григорян В.Г. Динамические изменения межполушарных взаимоотношений под влиянием конфликт-индуцирующего фактора / В.Г. Григорян, А.Ю. Степанян, Л.С. Степанян // Асимметрия. – №1 (1). – 2009. – С. 17 – 28.

Гусев А.С. Анатомия / А.С.Гусев, Ю.П.Сергеев. – М., 1966. – С. 304-308.

Дечко В.М. Развитие III, IV, V и VI пар черепно-мозговых нервов, их ядер и иннервируемых мышц в эмбриогенезе / В.М.Дечко, В.М.Островская // Материалы II Белорус. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов. – Минск, 1972. - С. 45-46.

Догель А.С. Окончания чувствительных нервов в глазных мышцах и их сухожилиях у человека и млекопитающих / А.С.Догель // Зап. Императ. акад. наук. - СПб, 1907. – Т. XX, №11. – С.1-20.73.

Дойников Б.С. О чувствительном ганглии n. oculomotorii // Сборник трудов, посвящ. 40-летн. деят. проф. В.Н.Тонкова. – 1937. – С. 293-305.

Ефимов С.И. Взаимоотношения глазничного нерва с ресничным ганглием у пушных зверей / С.И.Ефимов // Экологические аспекты функциональной морфологии пушных зверей: Межвуз. темат. сб. науч. тр. / ОмСХИ. – Омск, 1989. – С. 15-18.

Ефимов С.И. Макро-микроморфология глазного нерва у собаки, песца и норки / С.И.Ефимов // Закономерности морфогенеза и регуляция тканевых процессов в нормальных, экспериментальных и патологических условиях: Всерос. науч. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов. – Тюмень, 1998. – С. 102.

Ефимов С.И. Особенности топографии и ветвления глазничного нерва у пушных зверей / С.И.Ефимов // Макро-микроморфология и гистохимия с.-х. животных в сравнительно-видовом и возрастном аспектах: Сб. науч. тр. / ОГВИ. – Омск, 1987. – С. 12-23.

Ефимов С.И. Морфометрическая характеристика глазодвигательного нерва у пушных зверей из отряда хищных / С.И. Ефимов, Г.Г. Левкин, Г.А. Хонин, В.В. Семченко // Актуальные проблемы экспериментальной и клинической морфологии: Сб. науч. тр. – Томск, 2002. - Вып. 2. – С. 262-263.

Ефимов С.И. Сравнительная макромикроанатомия тройничного нерва и его связей с вегетативными ганглиями головы у собаки и пушных зверей из отряда хищных / С.И.Ефимов. – Омск, 2000. – 190 с.

Жеденов В.Н. Общая анатомия домашних животных / В.Н.Жеденов. – М.: Сов. наука, 1958. – С. 528-530.

Жеденов В.Н. Сравнительная анатомия приматов / В.Н.Жеденов. - М.: Высш. шк., 1962. – С. 572-575.

Жог В.И. Единства симметрии и асимметрии и научное познание / В.И.Жог // Филос. науки. – 1984. - №6. – С. 34-42.

Завалеева М.С. Морфометрия оттягивающей мышцы и отводящего нерва у некоторых млекопитающих / М.С.Завалеева // 5-й съезд Терминологического общества. – М., 1990. – С. 184-185.

Завалеева М.С. Отводящий нерв области глазницы у отдельных млекопитающих / М.С.Завалеева // Экология, морфология, использование и охрана диких млекопитающих и охрана диких копытных: Тез. Всесоюз. совещ. – М., 1989. – С. 318-319.

Зайсанова Т.К. Анатомические особенности лобного нерва и его связей у человека и некоторых животных / Т.К.Зайсанова // Тез. докл. науч. конф. морфологов Вост. Сибири. – Иркутск, 1961. – С. 121-122.

Зайсанова Т.К. К морфологии лобного нерва и его связей у собак / Т.К.Зайсанова // Вопросы морфологии: Сб. науч. работ каф. норм. анатомии, посвящ. 25-летию Кирг. гос. мед. ин-та. – Фрунзе, 1964. – Т. 33, вып. 4. – С. 87-94.

Захаров В.М. Асимметрия животных / В.М.Захаров. – М.: Наука, 1987. – 167 с.

Зеленевский Н.В. Анатомия собаки / Н.В.Зеленевский. – СПб.: Право и управление, 1997. – С. 302-305, 316-325.

Зеленевский Н.В. Анатомия собаки и кошки / Н.В.Зеленевский, Г.А.Хонин. – СПб.: Логос, 2004. – 343 с.

Зернов Д. Руководство по описательной анатомии человека / Д.Зернов. – М.-Л., 1938. – Т. II. – С. 222-231, 280-303.

Иванов Г.Ф. Основы нормальной анатомии человека / Г.Ф.Иванов. – М.: Медгиз, 1949. – Т.2. – С. 196-220.

Иванов Н.С. К вопросу о формировании орбиты у собак / Н.С.Иванов, Б.П.Шевченко // Актуальные вопросы морфологии и хирургии XXI века: Материалы Междунар. науч. конф. – Оренбург, 2001. – Т.1. - С. 156-158.

Иванов Н.С. К морфологии слезной кости собак / Н.С.Иванов // Актуальные вопросы морфологии и хирургии XXI века: Материалы Междунар. науч. конф. – Оренбург, 2001. – Т.1. - С. 153-155.

Иванов Н.С. Морфогенез орбиты у собак / Н.С.Иванов // Актуальные вопросы морфологии и хирургии XXI века: Материалы Междунар. науч. конф. – Оренбург, 2001. – Т. 1. - С. 151-153.

Калиновский А.Н. К вопросу асимметрии строения некоторых мышц глазодвигательного и подъязычного аппаратов у представителей семейства псовые / А.Н. Калиновский, Г.Г. Левкин // Материалы Всерос. науч. - метод. конф. патологоанатомов ветеринарной медицины (20-22 сент. 2000 г.). – Омск, 2000. – С. 202-205.

Кингсли Д.С. Сравнительная анатомия позвоночных животных / Д.С.Кингсли. – М., 1914. – С. 190, 221-229.

Климов А.Ф. Анатомия домашних животных / А.Ф.Климов, А.И.Акаевский. – М., 1955. – Т. 2. – С. 337-355, 347-348.

Козлов В.И. Строение внутримозгового отдела глазодвигательного нерва / В.И.Козлов // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1965. – Т. 48, вып. 6. – С. 69-74.

Козлов В.И. Формирование нервного ствола некоторых черепно-мозговых нервов у человека / В.И.Козлов // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1967. – Т. 52, вып. 2. – С. 54-61.

Кольцов Н.К. К учению о метамерии головы позвоночных / Н.К.Кольцов // Учен. зап. Императ. Моск. ун-та. – М., 1901. – Вып. 16. – С. 1-395.

Корнянский Г.П. К изучению двигательного аппарата глаза в нейрохирургической клинике / Г.П.Корнянский, А.Г.Шахнович // Вопросы нейрохирургии. – М., 1962. - №1. – С. 64-70.

Кораблев П.Н. Об асимметрии черепа млекопитающих / П.Н.Кораблев, Р.И.Лихотон // Вестн. зоологии. – 1990. - №5. – С. 52-58.

Кравков С.В. Взаимодействие органов чувств / С.В.Кравков. – М. – Л., 1948. – 127 с.

Кравков С.В. Глаз и его работа: Психофизиология зрения, гигиена освещения / С.В.Кравков. – М. – Свердловск: Медгиз, 1945. – 355 с.

Кравков С.В. Глаз и его работа / С.В.Кравков. - М. – Л., 1950. – С. 69-74.

Кравков С.В. Очерк общей психофизиологии органов чувств / С.В.Кравков. – М. – Л., 1946. – 71 с.

Крылова Н.В. Анатомия органов чувств (в схемах и рисунках): Атлас-пособие / Н.В.Крылова, Л.В.Наумец. – М., 1991. – С. 3-49.

Кунаков К.А. Эмбриональное развитие ядер отводящего и лицевого нервов у человека / К.А.Кунаков // Онтогенез мозга. – Л., 1949. – Т. 16. – С. 166-175.

Курепина М.М. Анатомия человека / М.М.Курепина, Г.Г.Воккен. – М., 1963. – С. 352-353.

Лавров Н.Н. Об организации труда молодого ученого / Н.Н.Лавров // Тр. / Кирг. научн. о-во анатомов, гистологов и эмбриологов. – Фрунзе, 1965. – Вып. 2. – С. 107-119.

Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф.Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

Левкин Г.Г. Анатомия наружных мышц глаза у песца голубого и лисицы серебристо-черной / Г.Г. Левкин // Материалы Междунар. конф., посвящ. 125-летию академии. Ч. 1. – Казань, 1998. – С. 188-189.

Левкин Г.Г. Топография внутричерепной части глазодвигательного, блокового, глазного и отводящего нервов у песца голубого и лисицы серебристо-черной / Г.Г. Левкин // Диагностика, лечение и профилактика болезней животных: Сб. науч. тр. – Омск, 1999. – С. 73-74.

Левкин Г.Г. Морфометрия и некоторые особенности строения наружных мышц глазного яблока у серебристо-черной лисицы и голубого песца / Г.Г. Левкин, Ю.С. Гайдученко // Актуальные проблемы ветеринарной медицины в современных условиях и пути их разрешения: Сб. науч. работ. – Омск, 2000. – С. 70-72.

Левкин Г.Г. Анатомия и топография мышц глазодвигательного аппарата в каудальной трети глазницы у пушных зверей из отряда хищных / Г.Г. Левкин // Достижения эволюционной, возрастной и экологической морфологии практике медицины и ветеринарии: Материалы Междунар. науч.- практ. конф., посвящ. памяти акад. Ю.Ф.Юдичева (12-14 сент. 2001 г.). – Омск, 2001. – С. 258-261.

Левкин Г.Г. Анатомо-топографические особенности глазодвигательного нерва у соболя / Г.Г. Левкин // Вклад ученых и специалистов в развитие животноводства и ветеринарии: Материалы науч. конф. проф.- преп. состава и аспирантов ИВМ ОмГАУ (1999-2000 гг.). – Омск, 2001. – С. 56-57.

Левкин Г.Г. Особенности прикрепления прямых мышц глаза к склере у пушных зверей из семейства псовых / Г.Г. Левкин // Актуальные проблемы теоретической, экспериментальной и клинической медицины: Материалы XXXV юбил. межвуз. науч. конф. – Тюмень, 2001. – С. 67.

Левкин Г.Г. Гистологическая характеристика блокового нерва у пушных зверей из отряда хищных / Г.Г. Левкин, В.В. Семченко, С.И. Ефимов // Актуальные проблемы экспериментальной и клинической морфологии: Сб. науч. тр. – Томск, 2002. – Вып. 2. – С. 263-264.

Левкин Г.Г. Анатомо-топографическая характеристика наружных мышц глазного яблока у норки американской и соболя / Г.Г. Левкин, Ю.С. Гайдученко // Проблемы и перспективы развития науки в Институте ветеринарной медицины ОмГАУ: Сб. науч. тр. – Омск, 2002. – С. 147-149.

Левкин Г.Г. Анатомо-топографические особенности нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей из отряда хищных / Г.Г. Левкин, С.И. Ефимов, Г.А. Хонин, В.В. Семченко // Тез. докл. IV Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии. – СПб, 2002. – С. 163.

Левкин Г.Г. Макромикроморфология мышц и нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей из отряда хищных / Г.Г.Левкин, Г.А.Хонин, В.В.Семченко // Омский научный вестник (приложение). – «Морфологические науки практической медицине». - №1 (26). - март, 2004. – с. 186

Левкин Г.Г. Афферентная иннервация мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей / Г.Г.Левкин // Омский научный вестник (приложение). – «Морфологические науки практической медицине». - №1 (26). - март, 2004. – с. 184

Левкин Г.Г. Билатеральная асимметрия при содержании животных в неволе / Г.Г. Левкин // Асимметрия. - №1. – март, 2009. – с. 29 – 36.

Лесгафт П.Ф. Избранные труды по анатомии / П.Ф.Лесгафт. – М., 1968. – С. 279-280.

Линдеман К.Э. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных / К.Э.Линдеман. – СПб., 1899. – С. 604-605, 633.

Логунова Э.В. Анализ статистических характеристик миелиновых волокон глазодвигательного, блокового и отводящего нервов у соболя / Э.В.Логунова, С.Е.Горелов, Г.Г.Левкин // Роль ветеринарного образования в подготовке специалистов агропромышленного комплекса: Сб. науч. тр. – Омск, 2003. – С. 147-149.

Г.Г.Лубоцкий Д.Н. Основы топографической анатомии / Д.Н.Лубоцкий. – М.: Медгиз, 1953. – С. 298-301.

Лурия А.Р. К вопросу о механизмах движений глаз в процессе зрительного восприятия и их патологии / А.Р.Лурия, Е.Н.Правдина-Винарская // Вопросы психологии. – 1961. - №5. – С. 159-172.

Люткявичюс Г.Г. Анатомо-топографические особенности глазодвигательных мышц у крупного рогатого скота / Г.Г.Люткявичюс // Актуальные проблемы ветеринарии: Тез. докл. науч. конф. проф. – преп. состава, науч. сотрудников и аспирантов / Ленингр. вет. ин-т - 1991. – С. 65-66.

Лютый А.С. Об иннервации некоторых соединительнотканных оболочек глазницы / А.С.Лютый // Материалы науч.-метод. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов сельскохозяйственных ВУЗОВ. – М., 1963. – Вып. II. – С. 58-59.

Лютый А.С. Экспериментально-морфологическое и гистохимическое изучение иннервации некоторых костей черепа / А.С.Лютый, Л.А.Омельченко // Тр. Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эбриологов. – Тбилиси, 1969. – С. 759-760.

Макашов А.В. Глазные болезни животных / А.В.Макашов. – М.: Сельхозгиз, 1953. – С. 12-27.

Макро-микроскопическое взаимоотношение соматических и вегетативных нервов у представителей наземных позвоночных / Ю.Ф.Юдичев, А.П.Власов, Г.А.Хонин, С.И.Шведов // Тез. докл. VII Укр. респ. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов. – Харьков, 1976. – С. 122-123.

Маловичко Е.Е. Развитие иннервации глазных мышц в онтогенезе человека / Е.Е.Маловичко // Тез. докл. 1 Белорус. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов. – Минск, 1957. – С. 194-195.

Матюшкин Д.П. Глазодвигательный аппарат млекопитающих / Д.П.Матюшкин. – Л.:Медицина, 1972. - С. 3-5.

Махкамова Х.М. Анатомо-топографические особенности наружных мышц глаза / Х.М.Махкамова // Вестн. офтальмологии. – 1970. - №1. – С.78-80.

Маховых Ю.М. Возрастные изменения веса содержимого глазницы у плодов крупного рогатого скота / Ю.М.Маховых, Ю.А.Пряхин // Тр. / Оренбург. с.-х. ин-т. – Саратов, 1969. – Т. 22. – С. 82-90.

Меркулов Г.А. Курс патологоанатомической техники / Г.А.Меркулов. Л.: Медицина, 1969. – 422 с.

Мироненко Н.В. К вопросу асимметрии нервов височных мышц новорожденных / Н.В.Мироненко // Закономерности строения периферической нервной и сосудистой систем: Науч. тр. / Кубан. мед. ин-т. – Краснодар, 1967. – Т. 20. – С. 45-49.

Миронцова А.А. Внутриствольное строение лобного и блокового нервов в месте их постоянной связи / А.А.Миронцова, Н.И.Плужник // Материалы к макро-микроскопической анатомии. – Харьков, 1969. – Т.VI. – С. 20-24.

Миронцова А.А. Топографо-анатомические особенности внутричерепной части первой ветви тройничного нерва с глазодвигательными нервами / А.А.Миронцова, Н.И.Плужник // Тез. докл. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения и 45-летия науч.-пед. деятельности Синельникова Р.Д. – Харьков, 1966. – С. 100-101.

Михайлов С.С. Анатомия человека / С.С.Михайлов. – М.: Медицина, 1984. – С. 675-676.

Михайлов С.С. Нервный аппарат пещеристого венозного синуса / С.С.Михайлов // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. – Л., 1961. – Т. XLI, вып. 10. – С. 61-66.

Морфологические исследования некоторых черепно-мозговых нервов / В.В.Бобин, Л.Н.Киселева, Л.И.Ломакина и др. // Сб. науч. тр. / Харьк. мед. ин-т. – 1969. - Вып. 87. – С.43-45.

Мурат В.Н. О плюрисегментальной иннервации поперечнополосатых мышц глаза кошки / В.Н.Мурат, Н.Ф.Рупасов // Тр. Татар. н.-и. ин-та теорет. и клин. медицины. – Казань, 1937. – Вып. 4. – С. 29-37.

Невская А.А. Асимметрия полушарий головного мозга и опознание зрительных образов / А.А.Невская, Л.И.Леушина. – Л.: Наука, 1990. – 150 с.

Некоторые особенности иннервации мышц головы и шеи / В.В.Бобин, Н.М.Плужник, Л.Н.Киселева и др. // Сб. науч. тр. / Харьк. мед. ин-т. – 1972. - Вып. 101. – С.6-16.

Никитин Б.А. Об асимметрии строения черепа человека и некоторых млекопитающих / Б.А.Никитин // Вопросы антропологии. – 1961. – Вып. 8. – С. 29-47.

Ноздрачев А.Д. Анатомия кошки / А.Д.Ноздрачев. – Л.: Наука, 1973. – С. 212-217.

Одинцов В.П. Курс глазных болезней / В.П.Одинцов. – М.: Медгиз, 1946. – 426 с.

Одноралов Н.И. Внутриствольная структура некоторых периферических нервов / Н.И.Одноралов // Тр. V Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. – М.: Медгиз, 1951. – С. 222-224.

Опарин А.И. Возникновение жизни на земле / А.И.Опарин. – М.: Изд-во АН СССР, 1957.

Пейсахович Г.И. Об асимметрии в распределении вне- и внутриорганных нервов мышц конечностей / Г.И.Пейсахович, В.Д.Зинченко-Гладких // Материалы науч. конф. каф. норм. анатомии. – Харьков, 1970. – Вып. 94. – С. 53-54.

Перлин Б.З. Нервный аппарат намета мозжечка человека / Б.З.Перлин // Морфологические закономерности периферической иннервации / Тр. / Кишинев. гос. мед. ин-т. – 1964. – Т. XXIII. – С. 22-26.

Плиссан О.Г. Материалы к изучению развития тройничного нерва, его вегетативных узлов и их связей / О.Г.Плиссан // Вопросы морфологии периферической нервной системы. – Минск, 1949. – С. 29-62.

Плужник Н.М. Внутриствольное строение блокового и отводящего нервов некоторых животных / Н.М.Плужник // Материалы к макро-микроскопической анатомии – Харьков, 1980. – Т. 13. – С. 20-24.

Плужник Н.М. Внутриствольное строение глазодвигательного нерва некоторых животных / Н.М.Плужник // Сб. науч. тр. / Харьк. мед. ин-т. – 1978. – Вып. 12. – С. 13-17.

Плужник Н.М. Внутриствольное строение глазодвигательного нерва человека / Н.М.Плужник // Сб. науч. тр. / Харьк. мед. ин-т. – 1975. – Вып. 125. – С. 8-10.

Плужник Н.М. Материалы к изучению вне- и внутримышечному ветвлению глазодвигательных нервов у кролика / Н.М.Плужник // Макро- микроскопическая анатомия. – Харьков, 1971. – Т. 7. – С. 37-42.

Плужник Н.М. Материалы к изучению вне- и внутримышечного ветвления глазодвигательного нерва у кошки / Н.М.Плужник // Материалы к макро - микроскопической анатомии: Науч.тр. / Харьк. мед. ин-т. – 1972. – Т. 8, вып. 101. – С. 16-22.

Плужник Н.М. Топографо-анатомическая характеристика отводящего нерва / Н.М.Плужник // Материалы науч. конф. каф. норм. анатомии. - Харьков, 1970. – Вып. 94. – С. 57-58.

Подвигин Н.Ф. Элементы структурно-функциональной организации зрительно-глазодвигательной системы / Н.Ф.Подвигин, Ф.Н.Макаров, Ю.Е.Шелепин. – Л.: Наука, 1986. – С. 70-75.

Полойко Т.В. Различия в строении ретробульбарного нервного сплетения человека и некоторых лабораторных животных / Т.В.Полойко // Рос. морф. ведомости. – 2000. - №1-2. – С. 132-137.

Полойко Т.В. Строение ресничного узла и ретробульбарного сплетения морской свинки / Т.В.Полойко, А.Г.Цыбулькин // Морфология. – 2000. - №3. – С. 97.

Попов Н.Ф. Изменение порога светового восприятия при двусторонней перерезке глазодвигательных нервов / Н.Ф.Попов, В.Я.Кряжев // Проблемы физиологии и патологии органов чувств: Сб. работ отдела физиологии и патологии органов чувств ВИЗМ. – М., 1937. – С. 59-62.

Привес М.Г. Анатомия человека / М.Г.Привес, Н.К.Лысенков. – Л.: Медицина, 1974. – С. 524, 595, 644-645.

Пряхин Ю.А. Варианты артерий наружных мышц глаза крупного рогатого скота / Ю.А.Пряхин // Тез. докл. Всесоюз. конф. по анатомии, гистологии и эмбриологии. с.-х. животных (29 июн. – 4 июл. 1972 г.). - Москва, 1972. – С. 92.

Пряхин Ю.А. Вес тела, содержимого глазницы и глаза крупного рогатого скота в онтогенезе / Ю.А.Пряхин, Г.М.Удовин // Возрастные изменения органов и тканей животных: Сб. науч. работ. – Саратов, 1974. – Вып. 30. – С. 31-34.

Пряхин Ю.А. Длина и диаметр артерий наружных мышц глаза крупного рогатого скота в онтогенезе / Ю.А.Пряхин // Функциональная морфология кровеносной системы животных: Тез. докл. науч. конф., посвящ. 50-летию образования Сов. Союза (21-23 сент. 1972 г.). – Оренбург, 1972. - С. 133-135.

Пряхин Ю.А. Закономерности увеличения диаметра артерий глазницы крупного рогатого скота в онтогенезе / Ю.А.Пряхин // Функциональная морфология кровеносной системы животных: Тез. докл. науч. конф., посвящ. 50-летию образования Сов. Союза (21-23 сент. 1972 г.). – Оренбург,1972. – С. 131-133.

Пэттэн Б.М. Эмбриология человека / Б.М.Пэттен. – М.: Медгиз, 1959. – С. 302-303, 359-363, 386-406.

Разумникова О.М. Индивидуальные особенности полушарной активности, определяющие успешность решения эвристической задачи / О.М. Разумникова // Асимметрия. – №1 (1). – 2009. – с. 37 – 50.

Рахимов Я.А. Очерки по функциональной анатомии / Я.А.Рахимов, М.К.Каримов, Л.Е.Этинген. – Душанбе: Дониш, 1987. – С. 250.

Ромер А. Анатомия позвоночных / А.Ромер, Т.Парсонс. – Т.2. – М.: Мир, 1992. – С. 274.

Сагеева С.А. Взаимосвязи краниального шейного симпатического узла с головными нервами у крупного рогатого скота / С.А.Сагеева // Материалы докладов научной конференции, посвященной 50-летию Великого Октября. – Казань, 1967. – С. 229-230.

Сагеева С.А. Внутриствольное строение III, IV и VI пар черепно-мозговых нервов крупного рогатого скота / С.А.Сагеева // Вопросы морфологии нервной системы животных. – Ульяновск, 1976. – С. 30-32.

Садовский Н.В. Топографическая анатомия домашних животных / Н.В.Садовский. – М., 1960. – С. 52-60.

Садриева Г.И. Результаты микрометрических измерений нервных волокон глазодвигательного, блокового и отводящего нервов лисицы / Г.И.Садриева, Н.Н.Кубрина, Э.В.Логунова // Роль ветеринарного образования в подготовке специалистов агропромышленного комплекса: Сб. науч. тр. – Омск, 2003. – С. 457-459.

Самедов А.А. Нервные пучки и нервно-мышечные отношения двигательного аппарата глаза кролика / А.А.Самедов // Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. науки. - Баку, 1975. - №3-4. – С. 13-20.

Самедов А.А. Особенности внутриствольного строения нервов мышц глаза кошки / А.А.Самедов // Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. науки. - Баку, 1975. – №2. – С.7-15.

Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции / А.Н.Северцов. – М., 1967. – С. 18, 83-84, 105, 106, 109.

Северцов А.Н. Очерки по истории развития головы позвоночных животных: Метамерия головы электрического ската / А.Н.Северцов // Учен. зап. Императ. Моск. ун-та. – М., 1900. – Вып. 15. – С. 1-12.

Сентаготаи Я. Роль отдельных лабиринтных процессов при ориентации глаз и головы в пространстве / Я.Сентаготаи. – Л.: Наука, 1967. – 139 с.

Сепп Е.К. История развития нервной системы позвоночных / Е.К.Сепп. – М.: Медгиз, 1959. – С. 202-203.

Синельников Р.Д. К асимметрии периферической нервной системы у человека и некоторых животных: Сообщ. 1 / Р.Д.Синельников // Науч. тр. / Харьк. мед. ин-т. – Харьков, 1965. – Вып. 65. – С. 4-11.

Смирнова В.В. Хирургическая анатомия мышц глазного яблока / В.В.Смирнова // Рос. морфол. ведомости. – 1999. - №1-2. – С. 136-137.

Смоляр Е.М. Соединительнотканные и невральные компоненты нервов глазницы в постнатальном онтогенезе человека / Е.М.Смоляр, В.А.Иванов, А.Г.Разиньков // Тез. VIII Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. – Ташкент, 1974. – С. 341.

Соколов Б.М. Общая ганглиология / Б.М.Соколов. – Молотов, 1943. – С. 280- 286.

Соколов В.Е. Ламантин. Морфологические адаптации / В.Е.Соколов. – М.: Наука, 1986. – С. 343.

Сперанский В.С. Симметрия и асимметрия в анатомии: понятия, классификация, методика изучения / В.С.Сперанский // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1978. – Т. 74, вып. 2. – С. 109-115.

Спирюхов И.А. К вопросу иннервации m. retractor bulbi / И.А.Спирюхов // Тр. / Бурят. – Монголь. зоовет. ин-т. – 1941. – Вып. 2. – С. 77-80.

Сравнительная анатомия нервной системы пушных зверей / Ю.Ф.Юдичев, Г.А.Хонин, С.И.Шведов, Ю.Е.Баталин. – Омск, 1988. – С. 30-32.

Старшинова В.М. Морфологические изменения рецепторного аппарата внешних мышц глаза позвоночных в ходе филогенеза / В.М.Старшинова // Тр. / Смолен. мед. ин-т. – 1968. – Т. 22. – С. 38-44.

Старшинова В.М. Морфология нервно-мышечных связей внешних мышц глаза человека / В.М.Старшинова // Вопросы морфологии периферической нервной системы: Тр. / Смолен. мед. ин-т. – Смоленск, 1962. - Т.XV. – С. 69-79.

Старшинова В.М. Особенности иннервации глазных мышц млекопитающих / В.М.Старшинова // Тез. докл. 13 науч. конф. Смолен. мед. ин-та. – Смоленск, 1958. – С. 24-25.

Старшинова В.М. Особенности морфологии мионевральных связей глазных мышц различных групп позвоночных / В.М.Старшинова // Тез. докл. 15 науч. конф. Смолен. мед. ин-та. – Смоленск, 1960. – С. 137-138.

Структурная организация некоторых черепных и спинномозговых нервов / В.В.Бобин, Н.М.Плужник, Т.Д.Морозова и др.// Макро-микроскопическая анатомия нервной системы: Сб. научн. тр. – Харьков, 1983. – Т. 14. - С. 5-29.

Суетина Д.А. Особенности нервно-мышечных ворот экстраокулярных мышц плодов, новорожденных и грудных детей / Д.А.Суетина // Сб. науч. работ Кубан. мед. ин-та. – 1968. – Вып. 26. – С. 114-118.

Тайгузин Р.Ш. Гистотопография прямых мышц глаза как анатомическая основа микрохирургических операций при косоглазии / Р.Ш.Тайгузин, С.В.Чемезов // Морфология. – 1999. – Т. 116, №5. – С. 29-31.

Тонков В.Н. Пособие к практическому изучению сосудов и нервов головы / В.Н.Тонков. - Л., 1956. – С. 36-40.

Тонков В.Н. Учебник нормальной анатомии человека / В.Н.Тонков. – М.: Медгиз, 1940. – С. 262, 266, 354, 386-388.

Фениш Х. Карманный атлас анатомии человека на основе международной номенклатуры / Х.Фениш. – Минск: Вышэйшая школа, 1996. – С. 320-321, 364-365, 326.

Фокин В.Ф. Динамическая функциональная асимметрия как отражение функциональных состояний / В.Ф. Фокин // Асимметрия. – №1 (1). – 2007. – с. 4 – 9.

Фомин К.А. Глазные болезни животных / К.А.Фомин. – М., 1968. – С. 1-28.

Функциональная межполушарная асимметрия / под общей ред. акад. Н.Н.Боголепова, д.б.н. В.Ф.Фокина. – М.: Научный мир, 2004. – 727 с.

Хоменко Б.Г. К вопросу морфологии некоторых черепно-мозговых нервов у дельфинов / Б.Г.Хоменко // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по изучению морских млекопитающих. – Махачкала, 1972. – С. 271-275.

Хоменко Б.Г. Особенности морфологии I – VII пар черепно-мозговых нервов у дельфиновых / Б.Г.Хоменко // Зоолог. журнал. – 1973. - №3. - С. 408-415.

Хонин Г.А. Морфологические методы исследования в ветеринарной медицине / Г.А.Хонин, С.А.Барашкова, В.В.Семченко. – Омск. – 2004. – 196 с.

Хромов Б.М. Анатомия собаки / Б.М.Хромов. – М.: Наука, 1972. – С. 198-201, 212-219.

Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение / Д.Хьюбел. – М.: Мир, 1990. – 239 с.

Цветков А.С. О корешковых ветвях и корешковых связях двигательных нервов глаза / А.С.Цветков // Реф. науч. работ Всесоюз. о-ва анатомов, гистологов и эмбриологов. – Молотов, 1956. – С. 109-110.

Цквитинидзе Г.А. Анатомия нервов мышц глазного яблока серебристо-черной лисицы / Г.А.Цквитинидзе // Материалы респ. науч. конф. молодых ученых и аспирантов, посвящ. 60-летию ВЛКСМ. – Тбилиси, 1978. – С. 41-43.

Цквитинидзе Г.А. К вопросу об иннервации век нутрии и куницы / Г.А.Цквитинидзе // Материалы III респ. науч. конф. молодых ученых в области животноводства, ветеринарии и экономики сел. хоз-ва. – Тбилиси, 1986. – С. 238-239.

Цквитинидзе Г.А. К вопросу сравнительной анатомии и зон иннервации глазодвигательного нерва кошки и собаки / Г.А.Цквитинидзе // Материалы респ. науч. конф. молодых ученых и аспирантов, посвящ. 60-летию ВЛКСМ. – Тбилиси, 1978. – С. 166-168.

Цквитинидзе Г.А. Нервы мышц глазного яблока и их связь с другими нервами глазницы у собаки / Г.А.Цквитинидзе // Материалы 1 респ. конф. молодых ученых и специалистов в области животноводства и ветеринарии. – Тбилиси, 1978. - С. 136-140.

Цквитинидзе Г.А. Сравнительная анатомия нервов век некоторых промыслово-пушных зверей и лабораторных млекопитающих / Г.А.Цквитинидзе // Тез. II Закавказ. конф. морфологов и всесоюз. симпоз. по организации нервных стволов и базальных мембран. – Баку, 1978. – С. 280-281.

Цыбулькин А.Г. Особенности морфологии ретробульного нервного сплетения и ресничного узла / А.Г.Цыбулькин, Т.В.Полойко // Функциональная нейроморфология: Фундаментальные и прикладные исследования. – Минск, 2001. – С. 189-192.

Шведов С.И. Морфология автономной нервной системы органов брюшной и тазовой полостей пушных зверей / С.И.Шведов, Г.А.Хонин, В.Н.Теленков, В.В.Семченко. – Омск, 2004. – 140 с.

Шевченко Л.С. Краниометрические показатели обыкновенной лисицы Европейской части СССР / Л.С.Шевченко // Вестн. зоологии. – 1987. - №13. – С. 63-71.

Шимкевич В. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных / В.Шимкевич. – М.-Петроград, 1922. – С. 299-320.

Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии / И.И.Шмальгаузен. – М., 1947. – С. 214-215.

Шумахер Г.Х. К функциональному строению наружных глазных мышц человека / Г.Х.Шумахер, И.Фангхенель, В.Бринкман // Арх. АГЭ. – 1971. – Т. 60, вып. 5. – С. 89-93.

Юдичев Ю.Ф. Анатомия нервной системы домашних животных / Ю.Ф.Юдичев, В.К.Стрижиков. – Троицк-Омск, 1999. – 129 с.

Юдичев Ю.Ф. Макро - микроморфология нервов плечевого сплетения некоторых позвоночных животных / Ю.Ф.Юдичев // Тюменские ученые-биологи школе и производству: Сб. науч. работ / Тюмен. пед. ин-т. – Тюмень, 1969. – Т.92, вып. 4. – С. 64-70.

Юдичев Ю.Ф. О местах вступления нервов в мышцы / Ю.Ф.Юдичев // Уч. зап. Казан. вет. ин-та. – Казань, 1961. – Т. 80. – С. 179-186.

Юдичев Ю.Ф. Скелет головы пушных зверей / Ю.Ф.Юдичев, Ю.Е.Баталин. – Омск, 1987. – 68 с.

Юдичев Ю.Ф. Современное состояние и перспективы макро - и микроскопических исследований периферических нервов / Ю.Ф.Юдичев, Н.В.Михайлов // Науч. тр. / Тюмен. с.- х. ин-т. – Тюмень, 1971. - Т. 10. – С. 5-8.

Юдичев Ю.Ф. Взаимоотношения некоторых черепных нервов у пушных зверей / Ю.Ф. Юдичев, С.И. Ефимов, Э.В. Завелева, Г.Г. Левкин // Новое в изучении пластичности мозга: Материалы конф. – М., 2000. – С. 106.

Яблоков А.В. Киты и дельфины / А.В.Яблоков, В.М.Белькович, В.И.Борисов. – М.: Наука, 1972. – С. 208-209, 281-282.

Янушкевич М.К. К вопросу строения некоторых нервных образований глазниц новорожденных / М.К.Янушкевич // Учен. зап. Петрозавод. ун-та. – 1975. – Т. 21, вып. 4. – С. 44-47.

Ярбус А.Л. Роль движений глаз в процессе зрения / А.Л.Ярбус. – М., 1965. – 166 с.

Abd-el-Malek Shafik. On the localization of the nerve centers of the extrinsic ocular muscles in the oculomotor nucleus // Journ. of Anat. – London, 1938. – Bd. 72. – P. 518-523.

Abdullaev M.S. Moderne Vorstellung der morpho-funktionellen Besonderheiten der motorischen Augenmuskelnerven // Anat. Anz. – 1972. – Bd. 132. - №5. – S. 476-478.

Amonoo-Kuofi H.S., Darwish H.H. Accessory levator muscle of the upper eyelid: case report and review of the literature // Clin. Anat. – 1998. – Bd. 11. - №6. - P. 410-416.

Anderson W.B., Anderson B.G. Atlas of Canine Anatomy. – 1994. – P. 276-290.

Asmussen G., Kiessling A. Hypertrophy and atrophy mammalian extraocular muscle fibres following denervation // Experientia. – 1975. - Bd. 31. - №10. - P. 1186-1188.

Barge M., Champetier J. Fasciculation tronculaire de la troisieme paire cranienne. (Note preliminaire) // Bull. Assoc. anat. – 1966. – Bd. 134. – P. 143-149.

Barone R., Pavaux C., Blin P.C., Cuq P. Atlas D'Anatomie du Lapin. – Paris, 1973. – Bd. 158. - P. 179-181.

Baur E. Einführung in die Vererbungslehre. – Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1930.

Berard – Badier M., Pellissier J.F., Monillak – Gambarelli N., Berard P.V. Electron microscopy of extra – ocular muscles – i: Subsarcolemmal granulofibrillar aggregates // J. Neuropathol. and Exp. Neurol. – 1978. - Bd. 37. - №5. – P. 223-233.

Berardinelli P., Scapolo P.A., Barazzoni A.M., Bortolami R. Nerve fiber composition of the intracranial portion of the oculomotor, trochlear, and abducens nerves in the sheep // Anat. Rec. – 2000. – Bd. 260. - №3. – P. 294.

Bolk L., Goppert E., Kallius E., Lubosch W. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. – Berlin – Wien, 1934. - Bd. 2. – S. 570-605.

Brandt David E., Leeson C.R. Structural defferentes of fast and slow fibers in human extraocular muscle // Amer. J. Ophtalmol. – 1966. – Bd. 62. – №3. - P. 478-487.

Braus H. Anatomie des Menschen. – Berlin, Göttingen, Heidelberg: Springer Verlag, 1960. – Bd. 3. – S. 259-281.

Buisseret-Delmas C. Parcours trigeminal des fibres sensorielles provenant de muscles extrinseqes de l’oeil chez le chat // Arch. ital. biol. – 1976. – Bd. 114. - №4. – P. 341-356.

Büttschli O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie: Z. Lieferung, Allgemeine. Körper und Bewegungsmuskulatur. Elektrische Organe und Nervensystem. – Berlin, 1912. – S. 627-630.

Chan T.K., Demer J.L. Clinical features of congenital absence of the superior oblique muscle as demonstrated by orbital imaging // Jaapos. – 1999. – Bd. 3. - №3. – P. 143-150.

Cherekaev V.A., Schimanskii V.N., Balaban T.N. Microsurgical anatomy of the area of the superior orbital fissure // Zh. – Vopr. – Neirokhir. – Im. – N. – N. – Burdenko. – 1995. – Bd. 4. – P. 22-23.

Cords E. Über die Nervenversorgung von Petromzyon marinus // Anat. Anz. – Bd. 66. - №16/18. – S. 293-295.

Corning H.K. Über die vergleichende Anatomie der Augen-muskulatur // Morph. Jahrb. – 1902. – Bd. 29. – C. 94-140.

Coppini L., Broccoli F. Il tragemino nella innervazione senzitiva dei muscoli oculari estrinseci dell'uomo // Boll. Soc. ital. biol. Sperim. – 1968. – Bd. 44. - №4. - S. 201-202.

Davidowitz J., Philips G., Breinin Goodwin M. Organisation of the orbital surfact layer in rabbit superior rectus // Invest. Ophtalmol. and Visual Sci. – 1977. – Bd. 16. - №8. – S. 711-729.

Dobberstein I., Koch T. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. – Leipzig, 1958. – Bd. IV. – S. 150-159.

Du Bois-Reymond R. Bemerkung über die Innervation des Retractor bulbi // Anat. Anz. – Jena, 1907. – Bd. 31. – S. 56.

Ellenberger W., Baum H. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere . – Berlin, 1921. – S. 931-960.

Ellenberger W., Baum H. Lehrbuch der topographischen Anatomie des Pferdes. – Berlin, 1914. – S. 80-90.

Fraher J.P., O'Sullivan A.W. Interspecies variation in axon-myelin relationships // Cells Tissues Organs. – 2000. – Bd. 167. - №2-3. – P. 206-213.

Frank L. Handbuch der Anatomie der Haustiere. – Stuttgart, 1883. – Bd. II. - S. 720-757, 1025, 1012-1013.

Frewein J., Vollmerhaus B. Anatomie von Hund und Katze. – Berlin: Blachwell Wissenschafts-Verlag, 1994. – 457 s.

Fujita T. Eine Muskelanomalie in der Orbita // Folia anat. jap. – Tokyo, 1938. – Bd. 16. – S. 301-302.

Giersberg H., Rietschell D. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. – Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, 1967. – Bd. 1. - S. 216-224.

Goldschmidt M. Beitrag zur Anatomie des Musculus rectus externus und des Musculus rectus internus bei Hund und Mensch // Ophtalmologica. – 1969. – Bd. 157. - №5. – S. 381-390.

Greene Th., Jampel R. Muscle spindles in the extraocular muscles of the macaque // J. Compar. Neurol. – 1966. – Bd. 126. - №4. – P. 547-549.

Grellier P., Bourgeon A., Tran D.K., Richelme H. Le 3e nerf cranien dans la loge latero-sellaire // Bull. Assoc. anat. – 1974. – Bd. 58. - №160. – S. 115-120.

Göppert E. Der Musculus obliquus superior oculi der Monotremen // Gegenbaurs Morphol. Jahrb. – Leipzig, 1894. – Bd. 21. – S. 278-280.

Haines Duane E., Holmes Kenneth R., Bollert Jol A. Eye-muscles in monkey and man // Mich. Acad. – 1969. – Bd. 1. - №1-2. - P. 13-20.

Heran I. Posnamky k vyskytu sagitalnio hrebene (crista sagittalis externa) u kunovitych selem // Lynx. – 1974(1975). – Bd. 16. – S. 101-111.

Hogg I.D. Observations on the development of the peripheral portion of the oculomotor in man and the albino rat // J. Compar. Neurol. – 1964. – Bd. 122. – №1. - S. 91-111.

Horkins G.S. The innervation of the muscle retractor oculi // Anat. Rec. – Philadelphia, 1916. – Bd. 5. – P. 199-206.

Hosokawa H. On the extrinsic eye muscles of the whale, with special remarcs upon the innervation and function of the musculus retractor bulbi // Sci. Res. Whales Research. Just. – Tokyo, 1951. – Bd. 6. – P. 1-33.

Ihle J.E.W., Kampen Van P.N., Nierstrasz H.F., Versluys J. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. – Berlin, 1927. – S. 457-472.

Isomura, G. Comparative Anatomy of the extrinsic Ocular Muscles in Vertebrates // Anat. Anz. – Jena, 1961. – Bd. 150. – P. 498-515.

Isomura G. Nerve supply for anomalous ocular muscle in man // Anat. Anz. – 1977. – Bd. 142. - №3. – P. 255-265.

Jain K.H. Aberrant roots of the abducent nerve // J. Neurosurg. – 1964. – Bd. 21. - №5. P. 349-351.

Kämpfe L., Kittel R., Klapperstück I. Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. - Jena, 1980. – S. 92.

Kawamura N., Matsumoto K., Wada A., Goto N. Unmyelinated nerve fiber analysis of the human oculomotor nerve // Okajimas Folia Anat. Jpn. – 2000. – Bd. 77. - №2-3. - P. 59-62.

Kehrli P., Maillot C., Wolff-Quenot M.J. Sheats of cranial nerves in the lateral wall of the cavernous sinus. An embryological and anatomical study // Neurochirurgie. – 1995. - Bd. 41. - №6. – P. 403-412.

Key-Äberg H. Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie des Musculus retractor bulbi beim Kaninchen // Sv. Läk. Sällsk. Hdl. – 1934. - Bd. 60. – S. 117-148.

Kikkawa D.O., Lemke B.N., Dortzbach R.K. Relations of the superficial musculoaponeurotic system to the orbit and characterization of the orbitomolar ligament // Ophtal. Plast. Reconstr. Surg. – 1996. – Bd. 12. - №2. – P. 77-78.

Kipping F.S., Pope W.J. Stereochemistry and Vitalism. Nature, 1898. - v. 59. – p. 53.

Klara M. Das Nervensystem des Menschen. – Leipzig, 1959. – S. 346-347, 350-360, 472-475.

Koch T. Lehrbuch der Veterinär-Anatomie. – Jena, 1976. – Bd. III. – S. 428-430, 438-439, 459-464.

Koornneef L., Los, J.A. A new anatomical approach to the human orbit // Mod. Probl. Ophtalmol. – 1975. – Bd. 14. – P. 49-56.

Krahmer R., Schröder L. Anatomie der Haustiere. – Leipzig, 1879. – S. 241.

Kubota M. Ultrastructural Observations on Muscle in Extraocular Muscles of Pig // Anat. Anz. – Jena, 1988. – Bd. 165. – P. 205-228.

Laine F.J. Cranial nerves III, IV and VI // Top. Magh. Reson. Imaging. – 1996. – Bd. 8. - №2. – P. 111-130.

Lang J. Über die Pori durales der Nn III, IV und VI // Verh. Ges. – Jena, 1975. – Bd. 69. - S. 785-791.

Lang J., Reiter U. Über den Verlauf der Hirnnerven in der Seitenwand des Sinus cavernosus // Neurochirurgia. – 1984. - Bd. 27. – S. 93-97.

Land M.F., Furneaux, S. The knowledge base of the oculomotor system // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 1997. – Bd. 352. - №1358. – P. 1231-1239.

Lockwood C.B. The anatomy of the muscles, ligaments and fasciae of the orbit, including an account of Tenon, the check ligaments of recti and of the suspensory ligament of the eye // J. of Anat. Physiol. – 1885. – Bd. 20. – P. 1-25.

Lukas J.R., Blumer R., Denk M., Baumgarter I., Neuhuber W., Mayr R. Innervated myotendinous cylinders in human extraocular muscles // Invest. Ophtalmol. Vis. Sci. – 2000. – Bd. 41. - №9. – P. 2422-2431.

Maklad A., Quin T., Fritzsch B. Intracranial distribution of the sympathetic system in mice: Dil tracing and immunocytochemical labeling // Anat. Rec. – 2000. – Bd. 263. - №1. – P. 99-111.

Manni E., Bortolami R., Pettorissi V.E., Callegari E. Trigeminal afferent fibers in the trunk of the oculomotor nerve of Lambs // Exp. Neurol. – 1976. – Bd. 50. - №2. – P. 465-476.

Marg E., Jampolsky A., Tampler E. Elements of human extraocular electromyography // Arch. Ophtalmol. – 1959. – Bd. 61. - №2. – P. 258-269.

Marinello G., Annecchiarico H., Sardo L., Buonamassa S., Divitiis de, E. Connections of sympathetic fibres inside the cavernous sinus a microanatomical study // Clin. Neurol. Neurosurg. – 2000. - Bd. 102. - №1. – P. 1-5.

Maroti J. The symmetry of living beings. I. The decrease in symmetries and evolution. Acta biol. Szeged., 1980, v. 25, №1, p. 95-107.

Martin P. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. – Stuttgart, 1915. – Bd. II. – S. 264-265, 273.

Martinez A.J., Mc Neer Keith W., Hay Sam H., Watson A. Extraocular muscles: morphogenetic study in humans ligt microscopy and ultrastructural features // Acta neuropathol. - 1977. – Bd. 38. - №2. - P. 87-93.

Matheus S.M., Soares J.C., da-Silva M.M., Seullner G. Anatomical study of the opossum (Didelphis albiventris) extraocular muscles // J. Anat. – 1995. – Bd. 186. - № 2. – P. 423-427.

Mayer A., De Santis M., Eldred E. The occurence of muscle spindles in extraocular muscles of variosus vertebrates // J. Morphol. – 1974. – Bd. 143. - №4. – P.397-408.

Mayr R., Stockinger L., Zenker W. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an unterschiedlich innervierten Muskelfasern der äußeren Augenmuskulatur der Rhesusaffen // Z. Zellforsch. – 1966. – Bd. 75. - №2. – S. 434-452.

Menovsky T., Bartels R.H., van Overbeeke J.J. Surgical approach and histoanatomical aspects of the oculomotor nerve in rats // Microsurgery. – 1999. – Bd. 19. - №8. – P. 351-355.

Miller E.C. Anatomy of the dog. – London, 1964. – P.840.

Nathan H., Ouakine G., Kosary J.Z. The abducens nerve (Anatomical variations in its course) // J. Neurosurg. – 1974. – Bd. 41. – P. 561-566.

Natori Y., Jr Rhoton A.L. Microsurgical anatomy of the superior orbital fissure // Neurosurgery. – 1995. – Bd. 36. - №4. – P. 762-765.

Nickel R., Schummer A., Seiferle E. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. – Berlin und Hamburg: Paul Parey, 1952. – Bd. 1. – S. 251-253.

Nisci S. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. – Berlin - Wien, 1938. – Bd. 5. – S. 453-466.

Nitschke Th. Zur makroskopischen Anatomie der Gehirnnerven des Hausschweines // Anat., Histol., Embriol. – Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey, 1973. – Bd. 2. – S. 78-103.

Nomina anatomica veterinaria, 4-th edition. Nomina histologica, 2-d edition. Nomina embriologica veterinaria. – Zurich and Ithaca, New York, 1994. – P. 4-198.

Nurphy K., Greenfield S. – ATP-sensitive potassing channels counteract anoxia in neurons of the substantia nigra. – Exp. Brain Res

Nussbaum M. Vergleichend-anatomische Beiträge zur Kenntnis der Augenmuskeln // Anat. Anz. – 1893. – Bd. 8. - S. 208-210.

Palmieri G. Sulla presenza di Fusi neuromuscolari nei muscoli oculari estrinseci di alcuni mammiferi ed ucelli // Biochim. E biol. sperim. – 1965. – Bd. 4. - №1-2. – S. 65-72.

Palmieri G., Asole A., Panu R. Sulla structura dei propriocettori fusali dei muscoli oculari estrinseci di vitello // Arch. ital. anat. e embriol. – 1976. – Bd. 81. - №2. – S. 115-121.

Palmieri G., Bo Minelli L., Acone F., Corriero A., Sazza M., Ztdda M., Panu K., De Metrio G.D. Further observations on the ganglion cells in the oculomotor nerves of mammals and fish: number, origin and probable functions // Anat., Histol., Embryol. – 1999. – Bd. 28. - №2. - P. 109-113.

Piffer C.P., Zorzetto N.L. Course and Relations of the Abducens Nerve // Anat. Anz. – 1980. - Bd. 147. – P. 42-48.

Pilar G., Hess A. Differens in internal structure and nerve terminals of the slow and twitch muscle fibers in the cat superior oblique // Anat. Rec. – 1966. – Bd. 154. - №2. – P. 243-251.

Plate L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. – Jena, 1922. – S. 582-585.

Poole F.S. The relations of the superior oblique muscle of the eye in the mammals // J. of Anat. Physiol. – 1905. – Bd. 39. - P. 154-160.

Rex H. Über einen obnormen Augenmuskel (Musc. obliqus accessorius inferior) // Anat. Anz. – Jena, 1887. – Bd. 2. – S. 624-630.

Rochon-Duvigneaud A.J. L'oeil et la vision // Traite Zool. – Paris, 1972. – T. 16. - №4. – P. 607-703.

Roman I.S. Recherches histjchimiques sur le diaphragme et les muscles extrinseques du globe oculaire du cobaye // Acta histochem. – 1969. – T. 33. - №1. – P. 30-34.

Saban R. Musculature de la tete // Traite zool. – Paris, 1968. – T. 16. - №2. – P. 229-472.

Sabussow G.H., Maslow A.P., Burnaschewa D.W. Vergleichend-morphologische und einige histochemiche Beobachtungen an besonderen Rezeptoren der Augenmuskeln bei Wirbeltieren // Anat. Anz. – 1964. - Bd. 114. – S. 27-37.

Sawaya P., de Sousa O.M., de Aquino Th., Sainati F.J. Duas anomalias musculares (M. Chondroepitrochleano e M. accessorio da Cawidade orbitaria) // Revista med. – 1926. – T. 39. - №8. – P. 12.

Schubel A.L., Schubel B. Grundriß der Anatomie. – Berlin: Veb Verlag Volk und Gesundheit, 1988. – S. 215.

Schwarze E. Kompendium der Veterinär-Anatomie. – Jena, 1965. – Bd. IV. – S. 89-94, 165-169.

Serafini M.T., Rolandi Patrassi N., Cordioli G.P. Contributio allo studio delle strutture deputate alla sensibilita propriocettiva della muscolatura oculare estrinseca: dimostrazione di cellule omeopode gagliari nella radice del nervo trochleare // Anat. Anz. – 1969. – Bd. 124. - №3. – S. 326-341.

Shall M.S., Sorg P.J., McClung J.R., Gilliam E.E., Goldberg S.J. Relationship of the mechanical properties of the cat oblique muscle to the anatomy of its motoneurons and nerve branches // Acta Anat. – Basel, 1995. – Bd. 153. - №2. – P. 151-160.

Sivanandasingham P. Peripheral pathway of proprioceptive fibres from feline extraocular muscles. 1. A histological study // Acta anat. – 1978. – Bd. 100. - №2. – P. 173-184.

Sivanandasingham P. Somata of feline extraocular muscle proprioceptos // Acta anat. – 1977. – Bd. 99. - №2. – P. 152-159.

Smaltz R. Anatomie des Pferdes. – Berlin, 1919. – S. 317-318, 340.

Stubbe H. Genetik und Zytologie von *Antirrhinum* L. sect. *Antirrhinum.* – Jena: G. Fisher, 1966.

Sturtevant A.H., Beadle G.W. An Introduction to Genetics. - London: W.B. Saunders, 1940. - P. 327 – 331.

Szyszka-Mroz J. Development of the trochlear nerv in the human embryos // Folia Morphol. (Warsz). – 2000. – Bd. 58. - №4. – P. 307-313.

Talesara C.L., Kumar P. Histochemical characterization of the physiological heterogeneity of fibre types in the rhesus extraocular muscle // Curr. Sci. – 1973. – Bd. 42. - №16. – P. 559-561.

Tarkhan A.A. The innervation of the extrinsic ocular muscles // J. Anat. – 1934. – Bd. 68. – P. 293-313.

Tilgner S. Anatomie der äußeren Augenmuskeln und des Oberlidhebers der Ratte (Rattus norvegicus Berkenhout 1769) // Anat. Anz. – 1969. – Bd. 125. – S. 496-511.

Tretjakoff, D. Der Oculomotorius vom Neunauge // Anat. Anz. – 1929. - Bd. 68. - №11/14. – S. 225-242.

Tschabitscher M., Doskar K. Eine Lagebeziehung zwischen Nervus abducens und Kleinhirnarterien // Anat. Anz. – 1973. – Bd. 134. - №3. – S. 211-214.

Tuccar E., Uz A., Tekdemir I., Elhan A., Ersou M., Deda H. Anatomical study of the lateral wall of the cavernous sinus, emphasizing dural construction and neural relations // Neurosurg. Rev. – 2000. – Bd. 23. - №1. - P. 45-48.

Valu L. Über die normale Struktur und Altersveränderungen der Bindegewebsfasern der äußeren Augenmuskeln // Graefes Arch. Ophtalmol. – 1966. – Bd. 169. - №3. – S. 272-284.

Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. - 1962. - V. 16. - №2. - P. 125 – 142.

Vermeij-Keeps C. Spatial aspects of the orbital muscle // Z. Anat. und Entwicklungsgesch. – 1973. – Bd. 141. - №1. – S. 77-87.

Verschuer O.V. Zur Frage der Asymmetrie des menschlichen Körpers // Z. Morph. Anthrop. – 1929. – Bd. 27. - №2. - S. 171-178.

Wallenberg A. Beitrag zur Lehre vom Ursprung des Levator palpebrae superioris // Neurol. Zbl. – 1898. – Bd. 29. – S. 402-406.

Wasano T., Tagawa T., Uehara Y., Oda K., Miyake A., Okabe T., Koga S. Fiber analytical studies on the peripheral motor nerves // Kyushu J. Med. Sci. - Bd. 13. - №1. – P. 1-22.

Weber M. Die Säugetiere. – Jena, 1927. – Bd. 1. – S. 183-194.

Welt K., Zacharias K. Über die Entwicklung der Periorbita beim Menschen // Anat. Anz. – 1970. – Bd. 127. - №3. – S. 511-526.

Whithall S.E. Some abnormal muscles of the orbita // Anat. Rec. – Philadelphia, 1921. – Bd. 21. – P. 143-152.

Wiedersheim R. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. – Jena, 1886. – S. 336-337, 429-432.

Winckler G. Le muscle retractor bulbi. Etude d'anatomie comparee // Arch. d' Anat. – 1933/34. – Bd. 17. – S. 131-180.

Wojtowicz Z., Sadowski T., Kurek D. The external ocular muscles in Makakus rhesus // Folia Morph. – 1969. - Bd. 28. - №3. – P. 263-268.

Yousry I., Camelio S., Wiesmann M., Schmid U.D., Morigl B., Bruckmann H., Yousry T.A. Detailed magnetic resonance imaging anatomy of the cisternal segment of the abducent nerve: Dorello's canal and neurovascular relationship and landmarks // J. Neurosurg. – 1999. – Bd. 91. - №2. – P. 276-283.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ……. 4
ВВЕДЕНИЕ……... …… 5
Глава 1. АНАТОМО-ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЛАЗНИЦЫ……... 8
1.1. Формирование глазницы у млекопитающих…….. 8
1.2. Анатомо-топографические особенности глазницы у пушных зверей…… 9
ГЛАВА 2. СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА…… 15
2.1 Общая морфологическая характеристика мышц глазодвигательного аппарата у млекопитающих……. 15
2.2 Анатомо-топографические особенности мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей….. 17
2.3 Топография дистальных сухожилий мышц глазодвигательного аппарата у пушных зверей..... 32
Глава 3. АНАТОМО-ТОПОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРВОВ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА… 40
3.1 Общая морфологическая характеристика нервов глазодвигательного аппарата у млекопитающих… 40
3.2. Анатомия и топография нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей…. 52
Глава 4. ВНУТРИСТВОЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ НЕРВОВ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА…… 64
4.1 Внутриствольная архитектоника нервов глазодвигательного аппарата млекопитающих… 64

4.2 Внутриствольное строение нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей… 66
4.3 Сравнительная микроархитектоника нервов глазодвигательного аппарата…….. 75
4.4. Анализ морфометрических характеристик миелиновых волокон нервов глазодвигательного аппарата у пушных зверей……. 79
Глава 5. БИЛАТЕРАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ В СТРОЕНИИ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ 87
ЗАКЛЮЧЕНИЕ……. 93
ЛИТЕРАТУРА……... 95

Хонин Г.А.
Левкин Г.Г.
Семченко В.В.

МОРФОЛОГИЯ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ

Монография

Компьютерная верстка:
Левкин Г.Г.

Формат 60×90/16
Печать цифровая. Бумага офсетная.
Объем 7,75 п.л. Тираж 100 экз.
644001, г. Омск, ул. Ленина,12
Издатель ИП Погорелова Е.В.
ISBN