

- Дробышев В. И. Развитие иннервации крупных суставов конечностей в антенатальном онтогенезе человека: Автореф. дис. ... докт. мед. наук.— Воронеж, 1969.— 30 с.
- Дробышев В. И., Макаров В. В., Петрухин С. В. Состояние интрамурального нервного аппарата крупных суставов конечностей черепах при сочетанном действии невесомости и ионизирующей радиации.— В кн.: Нервный аппарат суставов в норме и при действии экстремальных факторов.— Воронеж, 1978, с. 61—65.
- Дробышев В. И., Макаров В. В., Гайдамакин Н. А. К вопросу о влиянии невесомости на состояние суставного рецепторного аппарата черепах.— В кн.: Нервный аппарат суставов в норме и при действии экстремальных факторов.— Воронеж, 1978, с. 58—61.
- Ильенко М. М. Влияние змении навантаження на інтраорганну іннервацію суглобів собаки.— Довод. АН УРСР. Сер. Б., 1971, № 9, с. 841—843.
- Макаров В. В. Состояние рецепторного нервного аппарата крупных суставов конечностей крыс при экспериментальной гипокинезии.— В кн.: Нервный аппарат суставов в норме и при действии экстремальных факторов.— Воронеж, 1978, с. 65—72.
- Оганесян Т. Г. Функциональные изменения иннервации синовиальной оболочки колленного сустава, особенно ее ворсин в нормальных условиях.— Архив анат., гистол. и эмбриол., 1952, № 6, с. 60—67.
- Приходько А. Н. К вопросу о состоянии интраорганного нервного аппарата крупных суставов конечностей крыс при повышенных функциональных нагрузках в эксперименте.— В кн.: Нервный аппарат суставов в норме и при действии экстремальных факторов.— Воронеж, 1978, с. 73—75.
- Федоров В. П., Гайдамакин Н. А., Петрухин С. В., Углова Н. Н. Состояние суставного нервного аппарата крыс при сочетанном воздействии гипокинезии и гипертермии.— В кн.: Нервный аппарат суставов в норме и при действии экстремальных факторов. Воронеж, 1978, с. 75—83.
- Poláček P. Morfológické změny v kloubní inervaci za pokusných podmínek funkčních i patologických u laboratorních zvířat.— Acta chir., orthop. et traumatol. čs., 1956, 23, N 6, S. 286—292.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
9.X 1979 г.

УДК 598.617: (591.483:591.471.375)

В. Ф. Сыч

СЕГМЕНТНАЯ СТРУКТУРА ПЛЕЧЕВОГО СПЛЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ GALLIFORMES

Морфологии и источникам формирования плечевого нервного сплетения (*plexus brachialis neuralis*) птиц, производными которого являются нервы плечевого пояса и свободной грудной конечности, посвящен ряд работ (Fürbringer, 1888; Абашидзе, 1961; Канатова, 1950; Бобин, 1958; Buchholz, 1960; Юдичев, 1967; Кахиани и др., 1970; Гаджиев, 1970; Баранщикова, 1971; Канделаки, 1977 и др.). Авторами приведены данные об исходных спинномозговых сегментах, принимающих участие в образовании плечевого сплетения, о топографии и анатомических особенностях последнего, а также о формировании и отхождении его нервов у представителей различных классов позвоночных.

Особой фундаментальностью отличается работа М. Фюрбрингера, в которой описана морфология плечевого сплетения у отдельных представителей всех отрядов птиц. Автор считает, что количество и толщина исходных сегментов сплетения обусловлены особенностями строения крыла и прежде всего его мускулатуры. Вместе с тем, Фюрбрингер отрицает существование какой-либо связи между степенью развития указанных признаков и систематическим положением видов. Автор впервые

выделяет у птиц два сплетения: основное (plexus brachialis) и придаточное (segratus-plexus).

В результате изучения источников формирования плечевого сплетения у представителей 8 отрядов птиц (Манзій, Sytsch, 1975) нами описан трех-, четырех- и пятиsegmentный типы сплетения, установлено его смещение вдоль позвоночного столба, определен segmentный состав основных нервов крыла и высказано предположение о возможной зависимости степени полиsegmentности плечевого сплетения и его нервов от выраженности признаков статической структуры мышц грудной конечности.

В настоящем сообщении рассматривается segmentная структура плечевого сплетения и его основных нервов куриных в сравнении с таковой представителей других отрядов птиц, в частности представителей отряда воробьиных. Методами макро-микроскопического препарирования по В. П. Воробьеву и распучковывания нервных стволов на составляющие пучки под контролем бинокулярной лупы МБС-2 изучены ventральные ветви спинномозговых нервов, плечевое сплетение и отходящие от него нервы у 5 видов куриных (семейства Phasianidae и Tetraonidae), а также у 3 видов воробьинообразных и одного вида поганкообразных (табл. 1).

Таблица 1

Источники формирования плечевого сплетения

Вид	n	Источники формирования сплетения
Фазан (<i>Phasianus colchicus</i>)	4	$C_{n-3}-C_{n-2}^{**}-C_{n-1}^*-C_n^{**}$
Серая куропатка (<i>Perdix perdix</i>)	4	$C_{n-3}-C_{n-2}^{**}-C_{n-1}^*-C_n^{**}$
Перепел (<i>Coturnix coturnix</i>)	2	$C_{n-2}-C_{n-1}^{**}-C_n^*-Th_1$
Немой перепел (<i>Coturnix japonica</i>)	5	$C_{n-2}-C_{n-1}^{**}-C_n^*-Th_1^{**}$
Рябчик (<i>Tetrastes bonasia</i>)	3	$C_{n-3}-C_{n-2}-C_{n-1}^*-C_n^*$
Чомга (<i>Podiceps cristatus</i>)	2	$C_{n-3}-C_{n-2}^{**}-C_{n-1}^*-C_n^*-Th_1$
Грач (<i>Corvus frugilegus</i>)	8	$(C_{n-3})-C_{n-2}-C_{n-1}^{**}-C_n^*-Th_1$
Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	2	$C_{n-2}-C_{n-1}^*-C_n^*$
Щегол (<i>Carduelis carduelis</i>)	3	$C_{n-2}-C_{n-1}^*-C_n^*-Th_1$

Примечание: С* — осевые; С*, С** — основные нервы сплетения; (С_{n-3}) — у отдельных особей segment не входит в состав сплетения.

У исследованных Galliformes основное плечевое сплетение (plexus brachialis) четырехsegmentное. Его образуют ventральные ветви четырех спинномозговых нервов (рис. 1, 2): $C_{n-3}-C_{n-2}-C_{n-1}-C_n^*$ или $C_{n-2}-C_{n-1}-C_n-Th_1$. В сравнении с трех-, четырех- и пятиsegmentным сплетением представителей других отрядов птиц (Манзій и др., 1975) сплетение куриных может быть отнесено к среднему количественному типу. Однако несмотря на однотипность количественного состава в формировании сплетения куриных участвуют только три гомологичные спинномозговые

* С — последний, С_{n-1} — предпоследний и т. д. шейные спинномозговые segmentы.

сегмента: у представителей рода *Coturnix* вместо вентральной ветви C_{n-3} в состав сплетения входит вентральная ветвь первого грудного сегмента. Осевым нервом сплетения у рода *Coturnix*, как и у представителей других отрядов, является шейный сегмент, а у фазана, серой куропатки и рябчика осевой нерв сплетения смещен на один сегмент краниально (табл. 1).

Среди нервов плечевого сплетения стабильностью количества исходных сегментов отличаются п. *suprascoracoideus*, *scapulo-humeralis* и

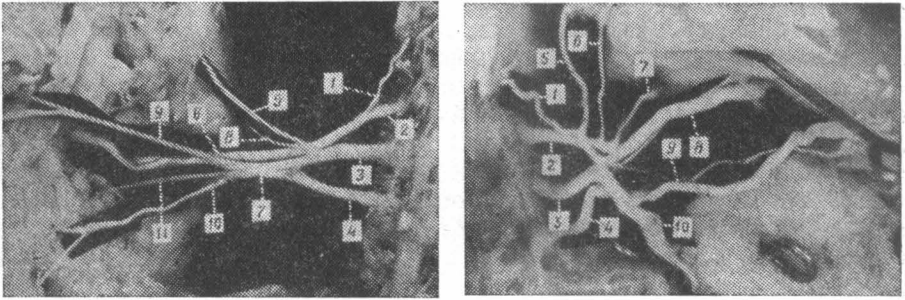


Рис. 1. Вентральная поверхность плечевого сплетения правой конечности *Phasianus colchicus* ($\times 1,6$):

1—4 — вентральные ветви XI, XII, XIV шейных спинномозговых нервов; 5 — п. *suprascoracoideus*; 6 — п. *radialis*; 7 — вентральный ствол плечевого сплетения; 8 — п. *subcoracoideus*; каудальная (10) ветвь п. *pectoralis* искусственно отделена от краниальной ветви (9) п. *pectoralis* и п. *medio-ulnaris* (11)

Рис. 2. Вентральная поверхность плечевого сплетения левой конечности *Coturnix japonica* ($\times 3,7$):

1—3 — вентральные ветви II, XII и XIII шейных спинномозговых нервов; 4 — вентральная ветвь I грудного нерва; 5 — п. *suprascoracoideus*; 6 — п. *subcoracoideus*; 7 — п. *scapulo-humeralis*; 8 — п. *radialis*; 9 — п. *medio-ulnaris*; 10 — п. *pectoralis*.

radialis: первые два включают волокна двух, а последний — четырех спинномозговых нервов. При этом различие источников формирования сплетения у рода *Coturnix*, с одной стороны, и представителей Galliformes с другой, непосредственно отразилось на структуре упомянутых нервов: у фазана, серой куропатки и рябчика в состав п. *suprascoracoideus* и *scapulo-humeralis* вместо волокон сегмента C_{n-1} (перепел и представители других отрядов птиц) входят таковые сегмента C_{n-3} ; на один сегмент краниально смещены у этих видов и исходные сегменты для п. *radialis* (табл. 2).

Из приведенных данных следует, что производным дорсального нервного ствола (п. *scapulo-humeralis* и *radialis*), а также п. *suprascoracoideus* куриных свойственна стабильность количественного состава. При этом общими для указанных нервов куриных (а также представителей других отрядов) являются следующие сегменты: для п. *scapulo-humeralis* и *suprascoracoideus* — C_{n-2} ; для п. *radialis* — C_{n-2} , C_{n-1} и C_n .

Н. *subscoracoscapularis* у исследованных куриных двухсегментный и лишь у серой куропатки он включает волокна трех краниальных сегментов сплетения (C_{n-3} , C_{n-2} и C_{n-1}). Общим исходным сегментом для п. *subscoracoscapularis*, подобно другим упомянутым нервам дорсального ствола, является C_{n-2} .

Различия количества исходных сегментов отмечены для нервов вентрального ствола плечевого сплетения: п. *pectoralis* включает у серой куропатки и перепела волокна двух, а у остальных видов — трех послед-

Т а б л и ц а 2

Сегментный состав некоторых нервов плечевого сплетения

Вид	N. supra- coraco- deus	N. subcora- coscapula- ris	N. scapulo- humeralis	N. radialis	N. medio-ul- naris	N. pectoralis
<i>Phasianus colchicus</i>	C_{n-3} — — C_{n-2}	C_{n-3} — — C_{n-2}	C_{n-3} — C_{n-2}	C_{n-3} — C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n	C_{n-1} — C_n	C_{n-2} — C_{n-1} — — C_n
<i>Perdix perdix</i>	C_{n-3} — — C_{n-2}	C_{n-3} — — C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-3} — C_{n-2}	C_{n-3} — C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n	C_{n-2} — C_{n-1} — — C_n	C_{n-1} — C_n
<i>Coturnix coturnix</i>	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1} — — C_n —Th ₁	C_{n-1} — C_n — —Th ₁	C_n —Th ₁
<i>Coturnix japonica</i>	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1} — — C_n —Th ₁	C_{n-1} — C_n — —Th ₁	C_{n-1} — C_n — —Th ₁
<i>Tetrastes bonasia</i>	C_{n-3} — — C_{n-2}	C_{n-3} — — C_{n-2}	C_{n-3} — C_{n-2}	C_{n-3} — C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n	C_{n-1} — C_n	C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n
<i>Podiceps cristatus</i>	C_{n-3} — C_{n-2}	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1}	C_{n-3} — C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n	C_n —Th ₁	C_{n-2} — C_{n-1} — — C_n —Th ₁
<i>Corvus frugilegus</i>	(C_{n-3})— — C_{n-2} — — C_{n-1}	(C_{n-3})— — C_{n-2} — — C_{n-1}	(C_{n-3})— — C_{n-2} — — C_{n-1}	(C_{n-3})— — C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n	C_{n-1} — C_n — —Th ₁	C_n —Th ₁
<i>Turdus merula</i>	C_{n-2}	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1} — — C_n	C_{n-1} — C_n	C_{n-1} — C_n
<i>Carduella carduella</i>	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — — C_{n-1}	C_{n-2} — C_{n-1}	C_{n-2} — — C_{n-1} — C_n — —Th ₁	C — C_n — —Th ₁	C_{n-1} — C_n — —Th ₁

них сегментов сплетения; n. medio-ulnaris может состоять из волокон двух (фазан, рябчик), либо трех (серая куропатка, обыкновенный и японский перепелы) последних шейных спинномозговых нервов. Общим для этих нервов у куриных и у представителей других отрядов птиц (Манзий и др., 1975) является последний шейный сегмент, а отдельно у куриных общим является еще и предпоследний шейный сегмент (табл. 2).

Существенные различия в источниках формирования n. medio-ulnaris и n. pectoralis можно объяснить, на наш взгляд, двумя причинами. Минимальное количество гомологичных сегментов, формирующих эти нервы, обусловлено краниальным смещением плечевого сплетения у фазана, серой куропатки и рябчика. Кроме того, различия в морфологии и сегментном составе этих нервов следует рассматривать как результат имевшего место в эволюции куриных вторичного слияния этих нервов в единый нервный ствол. В пределах отряда прослеживаются переходные формы от раздельного отхождения к формированию в составе единого ствола.

Так, у обыкновенного перепела, как и большинства представителей других отрядов птиц (чомга, обыкновенная каменка, щегол, городская ласточка), раздельно формируются не только срединно-локтевой и грудной нервы, но и краниальная и каудальная ветви последнего. У рябчика каудальная ветвь n. pectoralis отходит самостоятельно от C_n и лишь краниальная ветвь формируется совместно с n. medio-ulnaris из C_{n-1} и C_n . Обе ветви n. pectoralis у серой куропатки отходят единым нервом от вентрального ствола сплетения незначительной длины (5—6 мм). Наиболее выражено слияние грудного и срединно-локтевого нервов в еди-

ный ствол у фазана: длина общего ствола здесь достигает 10—15 мм и разделить указанные нервы, не нарушив целостности составляющих их пучков, не удастся (рис. 1).

Придаточное нервное сплетение (*serratus-plexus* по терминологии Фюрбрингера) характеризуется относительной стабильностью источников формирования и образуется у всех куриных (включая перепела)

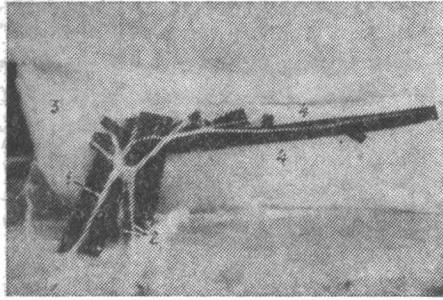


Рис. 3. Вентральная поверхность дополнительного плечевого сплетения левой конечности *Perdix perdix*, образованного дорсальными (1, 2) ветвями XI и XII шейных спинномозговых нервов; ветви дополнительного плечевого сплетения к поверхностной (3) и глубокой (4) ромбовидным мышцам ($\times 5,1$).

сегментами C_{n-3} и C_{n-2} (рис. 3). Ветвями этого сплетения иннервируются поверхностные и глубокие ромбовидные и зубчатые мышцы. Поверхностная ромбовидная мышца (*m. rhomboideus superficialis*), получая двухсегментные нервы от *serratus-plexus*, иннервируется также ответвлениями дорсальных ветвей спинномозговых нервов C_{n-4} и C_{n-5} .

Приведенные данные о сегментной структуре плечевого сплетения некоторых Galliformes, а также результаты выполненных нами ранее исследований (Сыч, 1974а; Манзий и др., 1975) позволяют сделать следующее заключение.

В эволюционном плане плечевое сплетение куриных относится к среднему количественному типу. По сравнению с пятисегментным сплетением рептилий (Лесиги, 1968) и представителей других отрядов птиц оно сужено за счет выхода из его состава первого грудного сегмента, а его осевой нерв смещен краниально. У рода *Coturnix* в формировании плечевого сплетения участвует первый грудной сегмент и, как у представителей других отрядов птиц, осевым нервом сплетения является последний шейный сегмент.

Стабильность сегментной структуры нервов дорсального ствола плечевого сплетения и ее существенные различия у нервов вентрального ствола (средино-локтевого и грудного), а также анатомические особенности последних дают основание утверждать, что становление морфологии и сегментного состава *p. medio-ulnaris* и *p. pectoralis* происходило на более поздних этапах эволюции отряда, в период формирования видов. Причиной этого, возможно, явились морфо-функциональные корреляции этих нервов с иннервируемой ими мускулатурой, претерпевавшей также значительную перестройку (Сыч и др., 1977).

Идентичность морфологии и сегментного состава придаточного плечевого сплетения (*serratus-plexus*) свидетельствует о том, что это сплетение формировалось на ранних стадиях эволюции Tetraonidae вообще и Phasianidae в частности. Примечательно, что смещение основного плечевого сплетения вдоль позвоночного столба на один сегмент не повлияло на источники формирования придаточного плечевого сплетения. Сходство морфологии придаточного сплетения у всех куриных можно объяснить слабым развитием и поразительным сходством структуры иннервируемых им ромбовидных и зубчатых мышц.

SUMMARY

The same type of the brachial plexus quantitative composition was determined in five *Galliformes* species. Cranial displacement of the plexus and its axial segment along the spine was found in *Phasianus colchicus*, *Perdix perdix* and *Coturnix coturnix*. N. supracoracoideus, n. scapulo-humeralis and n. radialis are characterized by stability in the number of initial segments. Homologous nerves of the brachial plexus ventral trunk are rather different in segment composition. These differences are partially explained by the secondary fusion of n. medio-ulnaris and n. pectoralis into a single trunk.

- А б а ш и д з е В. С. К сравнительной анатомии спинномозговых нервных сплетений и симпатических стволов позвоночных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.—Тбилиси, 1961.—31 с.
- Б а р а б а н ш и к о в а Г. И. Макро- и микроморфология плечевого сплетения и нервов грудных конечностей некоторых птиц.—В кн.: Вопросы видовой, породной и возрастной морфологии животных.—Тюмень, 1971, с. 19—25.
- Б о б и н В. В. Материалы к сравнительной анатомии длинных ветвей плечевого сплетения.—В кн.: Тр. II Украин. конф. анатомов, гистологов, эмбриологов и топографоанатомов.—Харьков, 1958, с. 35—41.
- Г а д ж и е в Г. А. К устройству плечевого сплетения у птиц.—В кн.: Материалы науч. конф. лечебно-профилактического ф-та Азербайджан. мед. ин-та, посвященной 50-летию установления Советской власти в Азербайджане.—Баку, 1970.—с. 80—82.
- К а н а т о в а К. И. Нервы крыла птиц.—Уч. зап./Казан. вет. ин-т, 1950, 57, вып. 1, с. 15—21.
- К а н д е л а к и Г. Д. Нервы крыла птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.—Тбилиси, 1977.—28 с.
- К а х и а н и С. Н., А с а т и а н и Д. Л. Сравнительная анатомия плечевого сплетения.—Тбилиси: Сабчота Сакартвело, 1970.—93 с.
- С ы ч В. Ф., П и ц Т. А. Морфологические типы и функциональное значение мышечных комплексов крыла у *Phasianus colchicus*.—В кн.: Тез. докл. VII Всесоюз. орнит. конф.—Киев, 1977, ч. 1, с. 168—169.
- Ю д и ч е в Ю. Ф. Особенности формирования плечевого сплетения у некоторых позвоночных животных.—Тр. Тюмен. отд-ния Всесоюз. о-ва анатомов, гистологов и эмбриологов, 1967, вып. 2, с. 52—58.
- B u c h h o l z V. Beitrag zur makroskopischen Anatomie des Armgeflechts und der Beckennerven beim Haushuhn (*Gallus domesticus*).—Wiss. Z. Humboldt. Univ. Math.-Nat. R. 1960, 9, S. 566—594.
- F ü r b r i n g e r M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.—Amsterdam, Jena, 1888, Bd. 1—2.—1751 S.
- L e c u r u S. Myologie et innervation du membre anterieux des Lacertilies.—Memoires du museum National D'histoire Naturelle. Nouvella Serie. Serie A., Zoologie, 1968, 48, 3.—215 p.
- M o n z i j S. F., S y t s c h W. F. Morphologie und Innervation der Flügelmuskeln bei einigen Vögeln.—Zool. Jahrbücher. Anat. Abt., 1975, 94, N 1, S. 1—66.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
19.VII 1979 г.