

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МОРДОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. Н.П. ОГАРЁВА»

На правах рукописи

Вечканова Наталья Александровна

**РАЗВИТИЕ МЕЖМЫШЕЧНЫХ НЕРВНЫХ ГАНГЛИЕВ
МНОГОКАМЕРНОГО ЖЕЛУДКА ОВЕЦ
ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ВЫРАЩИВАНИИ**

06.02.01 – Диагностика болезней и терапия животных, патология,
онкология и морфология животных

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор ветеринарных наук,
доцент О.С. Бушукина

Саранск – 2015

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

NO – оксид азота

АХЭ – ацетилхолинэстераза

В (%) – коэффициент по Майноту

Гн – ганглии

ГЭР – гранулярная эндоплазматическая сеть

ЖКТ – желудочно-кишечный тракт

ЗОМ – заменитель овечьего молока

ЛДГ – лактатдегидрогеназа

МНС – метасимпатическая нервная система

НГИ – нейро-глиальный индекс

НК – нуклеиновые кислоты

СДГ – сукцинатдегидрогеназа

Ув. – увеличение

ус. ед. – единица измерения концентрации НК

ХЭ – холинэстераза

ЦНС – центральная нервная система

ЯЦО – ядерно-цитоплазматическое отношение

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ.....	9
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1. Морфогенез интрамуральной нервной системы органов пищеварения...	9
1.2. Влияние факторов внешней среды на структурно-функциональную организацию нервной ткани.....	15
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	28
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	32
3.1. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании.....	32
3.2. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения сетки овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании.....	54
3.3. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения книжки овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании.....	76
3.4. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения сычуга овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании.....	98
ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ.....	119
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	147
ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ.....	150
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	151
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	176

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность избранной темы. Одной из актуальных проблем современной нейробиологии является выяснение закономерностей адапционно-компенсаторной реорганизации нервной ткани к действию факторов внешней среды (Шакирова Д.М., 2004; Емелева Т.Ф., 2005; Косицын Н.С., 2006; Сосунов А.А., 2006; Порсева В.В., 2006; Сгибнева Н.В., 2012; Маслов Н.В., 2012; Mense S., Hoheisel U., 2001; Dussor G.O., et al 2005). Впервые вопрос о влиянии внешних факторов на интенсивность морфогенеза в интрамуральной нервной системе был поднят А.А. Милохиным (1955). У животных приспособление к характеру корма детерминировано взаимоотношениями между органами пищеварения и пищевым субстратом, обменом веществ организма, а также определяется особенностями регуляторных систем (Козловская С.Г., Григоров Ю.Г., Семсько Т.М., 1986). В целом органы пищеварения обеспечивают рост и функции всего организма. Органы пищеварительного тракта обладают автоматизмом, где важную роль в этом механизме отводят метасимпатической нервной системе. Центральная нервная система выполняет лишь регулирующую роль в её деятельности (Ноздрачѐв А.Д., 2004). Установлено, что в постнатальный период, особенно на ранних этапах, происходит окончательное формирование нервной ткани многокамерного желудка овец (Бушукина О.С., 2008). Этап новорожденности у животных относится к критической фазе онтогенеза, когда чувствительность организма к повреждающим факторам внешней среды повышена (Здоровинин В.А., 2007; Тельцов Л.П., Столяров В.А., 2009; Романова Т.А., 2010; Тельцов Л.П., Семченко В.В., Зайцева Е.В., 2014 и др.). В связи с этим большой интерес, у специалистов разного профиля, вызывает выяснение закономерностей адапционно-компенсаторной перестройки нервной ткани многокамерного желудка жвачных животных к характеру искусственного вскармливания.

Степень разработанности. Изучение особенностей морфологии нервной ткани стенки многокамерного желудка находит отражение в работах отечественных (Миндубаев Ю.Х., 1961; Ильин П.А., 1964; Блинова И.И., 1978; Абдильманов-

ва А.З., 1972; Рябиков А.Я., 1978; Ефремов Г.Г., 1988; Перфильева Н.П., 1998; Зими́на Т.Е., 2005 и др.) и зарубежных исследователей (Baluk P., 1983; Lolova I., 1981, 1983; Gabella G. 1981, 1990 и др.). Обосновано положение, что интрамуральные ганглии являются удобным и доступным объектом для скрининга биологически активных веществ (Малашко В.В., 1993). Научных исследований о влиянии микроокружения, внешних факторов, в частности, особенностей кормления заменителем овечьего молока на морфологическую перестройку нервной ткани стенки многокамерного желудка овец в процессе онтогенетического развития, не проводилось. Изучение основных закономерностей развития структурной организации межмышечных ганглиев многокамерного желудка, анализ их адаптивных перестроек при искусственном кормлении ягнят, в сочетании с традиционным способом их содержания и кормления, поможет в выяснении механизмов прогрессивного и регрессивного развития, максимальной реализации биологических возможностей организма жвачных животных.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы являлось изучение развития межмышечных нервных ганглиев многокамерного желудка овец при искусственном выращивании.

В соответствии с целью поставлены следующие задачи:

1. Выявить общие закономерности и особенности морфогенеза ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца, сетки, книжки и сычуга в раннем постнатальном онтогенезе при искусственном кормлении ягнят заменителем овечьего молока Кольво-Старт.

2. Изучить динамику морфометрических показателей нервно-клеточной популяции ганглиев рубца, сетки, книжки и сычуга ягнят от рождения и до 4,5-месячного возраста.

3. Изучить влияние искусственного вскармливания на динамику обмена нуклеиновых кислот нервных клеток ганглиев рубца, сетки, книжки и сычуга в сравнительном аспекте с естественным кормлением ягнят овцематками.

4. Провести сравнительно-морфологический анализ постнатального нейрогенеза ганглиев многокамерного желудка овец в связи с особенностями кормления.

Научная новизна. Впервые в условиях эксперимента с использованием классических нейроморфологических, морфометрических и гистохимических исследований установлены морфологические показатели структурной адаптации нервной ткани многокамерного желудка для овец эдильбаевской породы при искусственном выращивании с применением заменителя овечьего молока Кольво-Старт. Получены сравнительные данные морфогенеза ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца, сетки, книжки и сычуга у ягнят в возрасте 15-суток, 2,5- и 4,5-месяца, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании. Впервые представлена динамика морфометрических показателей с морфофункциональной характеристикой нервных клеток, находившихся на разных стадиях морфогенеза в ганглиях многокамерного желудка овец эдильбаевской породы от рождения и до 4,5-месячного возраста, в связи с характером вскармливания. Показана морфологическая пластичность нервной ткани многокамерного желудка, проявившаяся в способности нервных клеток, находившихся на разных этапах морфогенеза, к адаптивным преобразованиям. Впервые обнаружено, что среди исследуемой нервно-клеточной популяции ганглиев желудка овец от рождения и до 4,5-месячного возраста, наиболее чувствительны к искусственному выращиванию являются активно дифференцирующиеся клетки (клетки средних размеров) сетки и сычуга. Отмечается вовлечение в компенсаторный процесс крупных нейронов и их отростков.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные новые данные, освещающие адапционно-компенсаторную перестройку нервной ткани многокамерного желудка овец эдильбаевской породы при искусственном выращивании с применением заменителя овечьего молока, которые дополняют научную информацию раннего постнатального онтогенеза межмышечных нервных ганглиев. Установленные морфологические показатели структурной адаптации необходимы для понимания механизма максимальной реализации генетического потенциала

овец, что необходимо для научного обоснования новых технологий в животноводстве. Результаты исследований могут служить теоретической основой при разработке более рациональных рецептур заменителей овечьего молока, приближённых по составу к молоку овцематок. Данные исследования дополняют сведения по видовой, породной и сравнительной морфологии у представителей жвачных животных. Полученные данные представляют интерес для морфологов и клиницистов при объяснении этиологии структурных нарушений в нервной системе.

Материалы исследований используются в учебном процессе в области анатомии, гистологии, физиологии, сравнительной морфологии животных и применяются в научных исследованиях на биологических, ветеринарных и зооинженерных специальностях в ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва», ФГБОУ ВПО «Ивановская государственная сельскохозяйственная академия им. академика Д.К. Беляева», ФГБОУ ВПО «Чувашская государственная сельскохозяйственная академия», ФГБОУ ВПО «Пензенская государственная сельскохозяйственная академия», ФГБОУ ВПО «Оренбургский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВПО «Костромская государственная сельскохозяйственная академия».

Методология и методы исследования. Методологической основой нашего исследования является изучение в сравнительном аспекте, морфофункциональных и морфометрических особенностей межмышечных нервных ганглиев многокамерного желудка овец, выращенных с применением технологии искусственного кормления заменителем овечьего молока Кольво-Старт и находившихся на естественном вскармливании с овцематками, в период раннего постнатального онтогенеза. В работе использован комплексный подход, включающий гистологические, нейроморфологические, морфометрические, гистохимические методы исследования и статистическую обработку результатов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Морфологические показатели раннего постнатального морфогенеза ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца, сетки, книжки и сычуга, отра-

жающие особенности адаптивных преобразований при искусственном кормлении овец заменителем овечьего молока Кольво-Старт.

2. Искусственное вскармливание вызывает адаптационно-компенсаторные изменения в нервной ткани многокамерного желудка овец в период раннего постнатального онтогенеза, которые проявляются структурно-метаболическими изменениями нервных клеток ганглиев.

3. Адаптационно-компенсаторные изменения в нервной ткани многокамерного желудка развиваются гетерохронно в различных его отделах.

Степень достоверности и апробация результатов. Основные положения и результаты исследования доложены, обсуждены и получили положительную оценку: на ежегодной научно – практической конференции молодых ученых (Саранск, 2010, 2011, 2012); на II Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых, аспирантов и студентов «Актуальные проблемы медико-биологических дисциплин» (Саранск, 2013); на IX Международной научно-практической конференции «Ресурсосберегающие экологически безопасные технологии производства и переработки сельскохозяйственной продукции» (Саранск, 2013); на III Международной конференции «Морфоклинические аспекты безопасности жизнедеятельности» (Воронеж, 2015).

Личный вклад. Диссертация является результатом самостоятельного исследования автора, которым поставлена цель и определены задачи, а также план проводимых исследований по изучению адаптационно-компенсаторной перестройки нервной ткани многокамерного желудка, проведен анализ и обобщение полученных результатов.

Публикации. Основные положения диссертации опубликованы в 6 научных работах, в том числе 4 из них в журналах, входящих в перечень рекомендованных ВАК Министерства образования и науки РФ («Морфология», «Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана», «Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание»).

Объём и структура диссертации. Работа изложена на 176 страницах компьютерного текста и включает введение, обзор литературы, материал и методы

исследования, результаты исследований, обсуждение полученных результатов, заключение, выводы, практические предложения, список литературы и приложения. Иллюстрирована 80 рисунками, 4 таблицами и одной схемой опыта. Список литературы включает 236 источников, в том числе 68 зарубежных.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Морфогенез интрамуральной нервной системы

органов пищеварения

Из анализа литературных данных следует, что ганглии вегетативной нервной системы (включая интрамуральные ганглии органов пищеварения) имеют общий источник развития – нервный гребень (НГ) (Кнорре А.Г., 1984; Сосунов А.А., Швалёв В.Н., 1988; Швалёв В.Н., 1989; Кругляков П.П., 2001; Newgreen D.F., 1980; Le Douarin N.M., 1986; Krotoski D., 1986; Duband J.L., Thiery J.P., 1990; Gershon D.M., 1991; Perris R., Krotoski D., Bronner-Fraser M., 1991; Fukiishi Y., Morriss-Kay G.M., 1992).

Объектом исследования большого количества оригинальных работ являлось выяснение механизмов и причин миграции по строго специфичному для каждого типа клеток, выделившихся из НГ в кранио-каудальном направлении (Weston J.A., 1970; Le Douarin N.M., 1986; 1993; Levi G., 1990; Gershon D.M., 1991; Fukiishi Y., 1992; Voger K.S., 1993; Bronner-Fraser M., 1993). Обращают внимание на то, что клетки НГ после миграции начинают дифференцироваться в зависимости от локализации ганглиев в зрелые клеточные типы разного нейропептидного и нейромедиаторного фенотипа (Hansen J.T., 1989; Paivarinta H., 1989; Gershon D.M., 1990; Ross S., 1990; Yomamori T., 1991; Rao M.S., 1993). Отмечают, что большое значение для реализации структурного и «поддержания» определённого медиаторного фенотипа, а также на начало специфической дифференцировки влияют, подрастающие преганглионарные волокна (Кругляков П.П., 2001 и др.; Смирнова Г.В., 2001; Wu K., 1988; Duband J.L., Thiery J.P., 1990). Это положение согласуется с данными о влиянии местных факторов микроокружения на дифференцировку, на

ранних стадиях развития ганглиев (Adler J.E., 1986; Seilheimer B., 1989; Clendening B., 1990).

Согласно классической схеме периодизации развития вегетативного нейрона установлено, что нервные клетки интрамуральных ганглиев проходят определённые стадии: аполярный нейробласт, моно-униполярный нейробласт, мультиполярный нейробласт, зрелый нейрон (Кнорре А.Г., 1984). Нейробласты отличаются значительно меньшей величиной от нейронов, отсутствием в цитоплазме субстанции Ниссля, дендритов, синаптических связей (Кнорре А.Г., 1984). В центральной и в периферической нервной системе характерной общей закономерностью процесса дифференцировки нервных клеток, является появление у одного из полюсов клетки сети нейрофибрилл, первичное образование аксона и вторичное – дендритов (Гапеев И.А., 1963; Колосов Н.Г., 1976; Завалишина О.А., 1977; Кнорре А.Г., 1984). Считают, что одним из критериев созревания и функционирования нейронов является рост ядра (Ильдудова В.Н., 1986). Процесс дифференцировки нервных клеток сопряжён с увеличением массы клеточных тел и связанным с ним изменением ядерно-цитоплазматического отношения (Щелкунов С.И., 1977).

Достаточно объективно суждение, что объёмы ядра, цитоплазмы, величину ядерно-цитоплазматического отношения можно принять за критерии морфогенеза и морфофункциональной активности нейрона. Это неоднократно отмечалось в исследованиях морфогенеза нервных клеток интрамуральных ганглиев желудочно-кишечного тракта у плотоядных, свиней и крупного рогатого скота (Жеребцов Н.А., 1987; Ильдудова В.Н., 1989; Перфильева Н.П., 1998; Хохлова С.Н., 2007).

Большинство исследователей к важнейшему этапу дифференцировки относят рост и ветвление отростков нервных клеток. Отмечают, что переход нейробласта в зрелый нейрон сопровождается разветвлением дендро-аксонального дерева (Исраилов Б.И., 1975; Кнорре А.Г., 1984; Будко К.П., Гладкович Н.К., Максимова Е.В., 1985; Ильдудова В.Н., 1989; Перфильева Н.П., 1997). Установлено, что специфический тип нервных клеток Догеля в интрамуральной нервной системе формируется в процессе роста и терминального ветвления аксонов и дендритов (Шульпин Г.В., 1968; Куропаткин Н.А., 1974; Пономаренко А.И., 1977; Кнорре

А.Г., 1984). Ряд исследователей уделяют большое внимание изучению строения и развития системы дендритов (Skoff R.P., 1974; Hammer R.P., Linday R.D., Scheibel A.V., 1981).

Разноречивые мнения имеются относительно сроков дифференцировки нейробластов в нейроны I и II типа по Догелю. По мнению И.А. Гапеева (1963), происходит одновременное появление клеток I и II типа Догеля в тонком отделе кишечника человека и кошек. Другие учёные склонны считать, что в пищеварительном тракте чувствительные нейроны дифференцируются раньше двигательных (Баженов Д.В., 1975). В ганглиях кишечника лабораторных животных, сердца в эмбриогенезе, установлено первичное развитие эфферентных клеток (Ершова В.П., 1973; Банецкая Н.В., 1987). Такое же предположение высказывают и другие учёные (Колосов Н.Г., 1976; Куропаткин Н.А., 1974; Бабминдра В.П., 1982).

Имеются разноречивые мнения о том, что стимулирует развитие нервных клеток I и II типа Догеля. Согласно данным Л.И. Корочкина (1966), нейробласты оставшиеся автономными, развиваются по Догелю в клетки II типа, а вступившие в контакт с преганглионарными волокнами, дифференцируются в мотонейроны. В исследованиях морфогенеза интрамуральных ганглиев пищеварительной системы было установлено наличие периода, (когда все нейроны развиваются в одном направлении), предшествующего в цитоплазме клеток обоих типов Догеля биохимической перестройке (Соловьёва И.А., 1975).

В научной литературе ведется дискуссия – с одной стороны под дифференцировкой следует понимать непрерывный процесс развития и изменения клеточных структур, протекающих в течение всей жизни организма (Щелкунов С.И., 1972; Туманишвили Г.Д., 1977). Однако эту точку зрения не все разделяют. Есть мнение, что дифференцировка – это лишь одна из стадий гистогенеза, следующая за детерминацией (Клишов А.А., 1983). Общепризнано, что довольно медленно происходит в интрамуральных ганглиях желудочно-кишечного тракта развитие и созревание нервных клеток. Согласно данным, полученным С.И. Щелкуновым (1972), одним из основных принципов клеточной дифференцировки является гетерохрония постнатального нейрогенеза. Зрелые интрамуральные ганглии отли-

чает от других автономных ганглиев, структурная гетерохрония и связана с постепенным расширением функционального поля иннервации (Жеребцов Н.А., 1983). Указывают на кранио-каудальный градиент гетерохронного созревания нервных клеток по длине пищеварительного тракта (Корочкин Л.И., 1966; Мельман Е.П., 1970; Кнорре А.Г., 1984).

В морфологических работах, посвящённых исследованию ганглиев органов пищеварения, отмечают, что дифференцировка клеток в направлении глиальных и нервных происходит неравномерно и, возможно, определяется степенью зрелости нервных клеток, первоначально выделяются предшественники нейронов, развитие глиальных клеток отстаёт (Ледяйкина Л.В., Шелестюк П.И., Сосунов А.А., 1996; Гущина С.В., 2000; Кругляков П.П., 2001). В то же время нейроглиальные взаимоотношения являются важным фактором развития и функционирования как в центральной, так и вегетативной нервной системе (Seilheimer В., Persohn E., Schachner M., 1989; Muller С.М., 1992).

Морфогенез нервной ткани сопровождается клеточной гибелью, что принято считать естественным процессом (Williams R.W., Herrup K., 1988). Полагают, что в основе процесса «запрограммированной эмбриональной смерти» клеток, лежит отсутствие «адекватной» связи с иннервируемым субстратом (Clarke Peter G.H., 1990). Ряд исследователей это рассматривают как апоптоз (Williams R.W., Herrup K., 1988; Altman J., 1992). Однако не все признают единство апоптоза в «запрограммированной смерти» (Martin S.J., 1993).

Согласно исследованиям Л.П. Тельцова (2001), в каждый период жизни скорость роста и дифференцировки тканей, органов и систем зависит от функционального значения. Это послужило основанием выявить критические фазы развития в морфогенезе нервной ткани стенки многокамерного желудка жвачных животных. Установлено, что у крупного рогатого скота интенсивное развитие нервного аппарата желудочно-кишечного тракта начинается со второй половины беременности, и в дальнейшем, с нарастанием функциональной активности этих органов, коррелирует в онтогенезе (Перфильева Н.П., 1997). Эти сведения согласуются с мнением В.В. Вшивцевой (1979), что дифференцировка клеточных элемен-

тов ганглиев пищевода у овец происходит параллельно с дифференцировкой стенки органа. Автор обращает внимание на то, что быстро развивающиеся к трёхмесячному возрасту ягнят нейроны ганглиев пищевода, затем замедляют свою дифференцировку. Межнейрональные связи усложняются в постэмбриональный период. Однако, наряду с высокодифференцированными мультиполярными нейронами I типа Догеля имеются и нейробласты.

Была описана активизация процесса дифференцировки нервных клеток перед рождением в сетке крупного рогатого скота (Перфильева Н.П., 1998). Однако, как отмечает исследователь нервные клетки ганглиев сетки к моменту рождения, морфологической зрелости не достигают. У шестимесячных телят нейробласты составляют около 50% всех клеток, а имеющиеся нейроны малоотросчаты. У трёхлетних животных нейробласты единичны.

При изучении специфической дифференцировки нейронов книжки овец в онтогенезе установлено, что развитие нервного аппарата книжки к моменту рождения животного не заканчивается, а продолжается в постнатальной жизни. Развитие в этот период идёт по пути увеличения, усложнения межнейрональных связей, и количества дифференцированных нейронов (Киселёва Р.Е., 1985). В исследованиях дифференцировки интрамуральных ганглиев книжки овец в постнатальный период показано, что к рождению в них преобладают индифферентные формы нейробластов (Абрамова Л.Н., 1967). Согласно данным А.З. Абдильмановой (1972), к трёхнедельному возрасту в ганглиях сплетения Ауэрбаха желудка овец процессы дифференцировки активизируются: в цитоплазме скопление глыбок Ниссля появляется не только в перинуклеарной зоне нейронов, но и на периферии; наблюдается увеличение количества хроматофильного вещества. Нервные клетки достигают наивысшего развития к трём годам жизни животного.

Подобные сведения встречаются в работах, изучавших в постнатальном онтогенезе развитие межмышечных нервных сплетений рубца овец (Блинова И.И., 1978). Показано, что у новорождённых животных в ганглиях основная масса нейронов недифференцированная. На путь дифференцировки становятся только некоторые клетки, приобретая небольшое количество коротких отростков. У трёх и

семисуточных животных имеются только единичные дифференцированные нейроны. Признаки клеток I типа Догеля отчетливо проявляются в трёхнедельном возрасте. Период бурной дифференцировки основной массы малодифференцированных клеточных форм начинается с двух месяцев. Последнее не противоречит результатам большинства исследователей, установивших, что развитие нервного аппарата многокамерного желудка в постнатальном периоде происходит в направлении увеличения количества дифференцированных нейронов (Шеянова Г.М., 1984; Перфильева Н.П., 1998; Зимина Т.Е., 2005).

В постнатальном морфогенезе сплетения Ауэрбаха двенадцатиперстной кишки овец, указывают, что у трёхсуточных ягнят встречаются клетки с признаками дифференцировки, выражающейся в изменении их формы и появлении отростков. Наивысшего развития нейроны достигают у четырёхлетних овец (Зайцева В.Б., 1979).

Длительный период времени в литературе дискуссировался вопрос о наличии клеток II типа Догеля в ганглиях многокамерного желудка овец. Существовало две противоречивые точки зрения. Согласно одной, по длине пищеварительного тракта овец – классическая схема распределения клеток I и II типа находит подтверждение. В нервных сплетениях преджелудков овец клетки II типа отсутствуют (Миндубаев Ю.Х., 1961). Согласно второму мнению, в цитоархитектонике межмышечных ганглиев желудка овец преобладают мультиполярные, двигательные нейроны Догеля, а клетки II типа, представляющие афферентное звено, встречаются в небольшом количестве (Шеянова Г.М., 1984; Baluk P., 1983). В настоящее время вторая точка зрения широко признана.

Анализ нейрогистологической литературы показывает, что до сих пор не сложилось полной, исчерпывающей картины видового морфогенеза интрамуральных ганглиев многокамерного желудка жвачных животных. Имеющиеся сведения недостаточны, чтобы охарактеризовать породные особенности их строения и развития.

Возникла необходимость уточнения и дополнения существующих данных о влиянии микроокружения, внешнего фактора, в частности, особенностей кормле-

ния, содержания на морфологическую перестройку нервной ткани стенки многокамерного желудка в процессе онтогенетического развития.

1.2. Влияние факторов внешней среды на структурно-функциональную организацию нервной ткани

Имеет большое значение в настоящее время изучение адаптации у ряда млекопитающих, человека и животных к воздействию различных факторов внешней среды. Характер внешних факторов среды, оказывающих выраженный эффект на живые системы, очень разнообразен. Однако, нет единства взглядов относительно проявления механизмов адаптации, что поддерживает неослабевающий интерес к данной проблеме. Нервная система является одной из наиболее уязвимых и в то же время, одной из первых включается в механизмы адаптации (Саркисов С.А., 1987; Вовенко Е.П., 1997; Фомин Н.А., 2003; Tsigos C. et al., 1995)

Это определяется координационной ролью нервной системы в обеспечении существования организма, как единого целого и уравнивании его взаимоотношений с окружающей средой. На организм животных внешняя среда оказывает как позитивное, так и негативное влияние. В основе этих влияний лежат химические и механические факторы воздействия (Гаркави Л.Х., 1990; Кононский А.И., 1992; Нужный В.П., 1995).

Как отмечается в ряде работ, нервно-рефлекторный механизм обусловлен раздражением химическими веществами периферических рецепторов слизистых оболочек (Blum К., 1989; Kasprzak К.S., 1992). Развитию патологических состояний или болезней, способствуют негативные факторы внешней среды. Показано, что местные дистрофические изменения в тканях обусловлены, в основном, за счёт нарушения иннервации и кровообращения (Акаевский А.И., 1984; Голиков С.Н., 1986; Агаджанян Н.А., 1996; Вовенко Е.П., Соколов И.Б., 1998 и др.).

В настоящее время за развитием и адаптацией нервной ткани к различным факторам внешней среды, разработано много новых методов прижизненного контроля.

Перерезка преганглионарных нервных волокон, прерывающая нервные связи ганглиев (симпатических) с вышележащими отделами ЦНС, значительно задерживает дифференцировку и созревание нейронов (Арчакова Л.И., и др. 2006).

Апоптоз нейронов ЦНС, развивающийся при острой интоксикации, как правило, не сопряжен с изначальной активизацией апоптогенов, чем коренным образом отличается от такового при хронических патологических состояниях и при естественной убыли клеток. Лимитирующими факторами реализации программы апоптоза в данном случае является запас АТФ и состояние мембран митохондрий (Быков В.Н., 2006).

Изучая компоненты интрамурального нервного сплетения сердца собаки и их структурные особенности после максимальной физической нагрузки, было отмечено, что максимальная физическая нагрузка (бег) меняет взаимоотношения между нервными волокнами и швановскими клетками. Данные изменения сопровождаются увеличением относительного объёма глиального компонента пучка в среднем на 30%. Проведенное исследование выявило ряд адаптивных перестроек в нервных пучках после максимальной однократной физической нагрузки в виде бега (Васягина Т.И., 2006).

Анализ верхнего шейного ганглия крысы показал, что основные гистологические элементы периферического нервного центра: нейроны и преганглионарные волокна, находятся в определённом количественном соотношении, которое является специфичным для данного вида животного (в норме оно равно 1:174). С возрастом это соотношение меняется в сторону увеличения количества миелиновых волокон. Пережатие преганглионарного нервного ствола приводит к значительному уменьшению количества миелиновых нервных волокон (Гретен А.Г., и др. 2006).

Установлено, что полноценное формирование функции и структуры головного мозга зависит от адекватности экологических раздражителей. Существует зависимость изменений размеров нейронов от продолжительности и интенсивности таких воздействий: их кратковременное влияние вызывает увеличение объёма

ядра и цитоплазмы нейронов, а более длительное – ведёт к их уменьшению (Жданова Н.Б., и др. 2006).

Низкоинтенсивное лазерное излучение предотвращает развитие деструктивных процессов нейронов коры большого мозга, но и активизирует репаративные резервы клеток, после ишемии, стимулируя процессы регенерации (Жук О.Н., и др. 2006).

Установлено, что формирование мозга продолжается в раннем постнатальном онтогенезе. Известно, что воздействие патологических факторов в этот период может приводить к нарушению формирования нервной системы на всем протяжении онтогенеза (Журавин И.А., и соавт. 2001 – 2005; Отеллин В.А., и соавт. 2002; Nagata T. et al., 1996).

Автором при сравнительном изучении структуры нервной ткани мозга крысы установлено, что в постнатальном онтогенезе у крыс, перенесших пренатальное гипоксическое воздействие, в течение 1-го месяца постнатального развития увеличивается число нейронов, дегенерирующих по типу хроматолиза (набухание тела клеток и их отростков, лизис органелл), происходит увеличение глиальных элементов. После двадцати суток постнатального развития, помимо хроматолиза наблюдается другой тип дегенерации – темные пикноморфные нейроны небольших размеров (Журавин И.А., и соавт. 2006).

Изменения структуры нервного аппарата поджелудочной железы отмечали при остром и хроническом воздействии гравитационных перегрузок (вращение крыс на центрифуге). После острого воздействия гравитационных перегрузок в структуре нервного аппарата органа наблюдаются реактивные изменения. Так, в миелиновых волокнах появляются локальные расширения между слоями миелина. В цитоплазме осевых цилиндров изменения заключаются в гипертрофии митохондрий, расширении промежутков между кристами. В цитоплазме швановских клеток встречаются единичные светлые вакуоли, а также расширение просвета цистерн ГЭР. Систематическое воздействие перегрузок вызывает дисциркуляторные расстройства в поджелудочной железе, что обуславливает нарушение трофической функции глии и приводит к полной деструкции безмиелиновых нервных

волокон. Изменённые нервные волокна и клетки глии находятся в непосредственной близости с капиллярами, в просвете которых отмечен «сладж» эритроцитов (Захаров И.В., 2006).

Пренатальный стресс приводит к нарушению (угнетению) постнатального морфогенеза нейронов гипоталамуса (Колесник Ю.М., и др. 2006)

Считают, что при умеренной гипоксии происходит перераспределение белка из цитоплазмы нейрона в их примембранную область. Предполагают, что эти процессы приводят к возникновению неспецифической эндогенной потенциации синапсов. Эти перестройки являются универсальными, возникают при действии различных экстремальных факторов и могут рассматриваться как отражение неспецифической активации мозга в ряду известных компонентов адаптационной реакции (Косицын Н.С., 2006).

Изучали влияние препарата полидония (стимулятор гемопоэза) на морфофункциональную перестройку в нейронах неокортекса и гиппокампа мозга крысы. Было выделено 4 типа нейронов, различающихся по окрашиванию ядра и цитоплазмы. Нейроны выделенных типов отличаются по размерам и количеству ядрышек в ядрах. При действии разных схем полидония происходит перераспределение количества нейронов этих типов, которое могло свидетельствовать об усилении синтетических процессов. Полученные результаты свидетельствуют об усилении процессов белкового синтеза и энергетического метаболизма в нейронах под влиянием полидония (Курская О.В., 2006).

Ионизирующее излучение даже в небольших дозах вызывает изменения морфофункционального состояния нейронов, как на ранних стадиях после облучения, так и в отдалённом пострadiационном периоде. Отмечено у животных увеличение количества деструктивно изменённых нейронов (Сгибнева Н.В., 2012), а также содержание РНК в цитоплазме и ядрышках нейронов в средних слоях коры головного мозга крыс было повышенным (Маслов Н.В., 2012).

Установлены структурно-функциональные изменения организации энтеральной нервной системы телят и поросят под воздействием низко-интенсивного лазерного излучения. Наблюдала признаки повышения функциональной активно-

сти нейронов энтеральной нервной системы тонкой кишки, о чём свидетельствовали гистохимические показатели (СДГ, ЛДГ). (Малашко В.В., 2006).

Истощение синаптической передачи происходит в условиях хронического воздействия на организм гравитационных перегрузок. Данный экстремальный фактор, вызывает не только компенсаторно-приспособительные, но и деструктивные изменения в синапсах различных отделов нервной системы (симпатическом и парасимпатическом отделах вегетативной нервной системы, так и ЦНС), что свидетельствует о системном их развитии. Получены результаты, свидетельствующие, что после вызванной кратковременной ишемии мозга, прослеживается связь между степенью морфологических изменений нейрональных клеток и уровнем активации глиоцитов, что отражает динамику повреждения нейронов гиппокампа после ишемии (Пивнева Т.А., 2006).

При изучении характера ответной реакции нейронов, перинейрональных глиоцитов при воздействии стрессовых факторов на мозг крыс установлено, что действие комбинированного стресса (акустического раздражителя) не вызывает значимых изменений плотности расположения нейронов, однако размеры большинства нейронов уменьшаются. При окраске по Нисслию выявлялся гиперхроматоз, вакуолизация цитоплазмы. Среди нейронов появлялись «клетки-тени», отмечался перицеллюлярный отёк. Дистрофические повреждения нейронов сопровождались увеличением перинейрональных глиоцитов (на 22%, $p \leq 0,02$). Действие комбинированного стресса приводит к развитию дистрофических изменений нейронов, увеличению глио-нейронального индекса (Романова Т.П., и др. 2006).

При дуоденальных язвах у людей продолжительностью от шести до десяти лет установлена умеренная активность ацетилхолинэстеразы нейронов интрамуральных ганглиев и волокон подслизистого и мышечно-кишечного сплетений. При язвенной болезни двенадцатиперстной кишки свыше десяти лет выявлена низкая активность ацетилхолинэстеразы нервных элементов желудка. Установлен факт, касающийся проявления защитной реакции со стороны глиоцитов по отношению к нейронам (Самосудова Н.В., и др. 2006). Это соответствует современ-

ным представлениям о существовании тесного взаимодействия нейрона и глии, как интегральной единицы (Fellin T., Carmignoto G., 2004).

При ишемии мозга пластическая перестройка выражалась в изменении соотношения различных форм синаптических контактов. Структурные изменения синаптического аппарата возрастают с увеличением времени воздействия, что, вероятно, может быть одной из причин отсроченной гибели нейронов (Скибо Г.П., и др. 2006).

Изучение особенностей структурных нарушений спинномозговых ганглиев, возникающих под влиянием малых доз соединений ртути показало, что кратковременная интоксикация приводит к мозаичному просветлению цитоплазмы в результате уменьшения структур ЭПС, свидетельствующему о нарушении синтетических процессов в нейронах (Сокуренок Л.М., и др. 2006).

Получены данные, показывающие, что усиление продукции оксида азота (NO) в разных отделах головного мозга происходит при хроническом стрессе. В последнее время в развитии патологии нейронов и глиоцитов большое значение придаётся NO (Сосунов А.А., и др. 2006).

В головном мозге при гипоксии, ишемии и травме происходит значительное закисление межклеточной и внутриклеточной среды. По морфологическим признакам (фрагментация ядра, отсутствие набухания) тип гибели нейронов, вызванный внешним ацидозом, может быть охарактеризован как апоптоз.

Известно, что в зрелых нейронах основной механизм их гибели обусловлен глутаматной токсичностью. Однако, в результате недостаточной нейрохимической дифференцировки незрелых нейронов этот механизм, связанный с индукцией глутаматного каскада, полностью реализоваться не может. Автор делает вывод, что вызванная ацидозом гибель нейронов не связана с глутаматной токсичностью, а может быть обусловлена другими факторами, такими, как: нарушение энергетики, ионного баланса клеток или увеличением генерации перекисных соединений (Стельмашук Е.В., и др. 2006).

В головном мозге, при остром ишемическом набухании отмечалось просветление нуклеоплазмы и цитоплазмы нейронов из-за редукции рибонуклеопр-

теинов, увеличение объёма ядра и цитоплазмы. В эти же сроки отмечено снижение ядерно-цитоплазматического отношения в нейронах из-за уменьшения объёмов ядер. В эти сроки активируется гибель нейронов путём апоптоза, морфологической особенностью которого является коллапс ядра (Туманский В.А., и др. 2006).

Изучение механизмов компенсаторно-восстановительных процессов в нервной системе занимало одно из основных мест в нейрогистологических исследованиях (Рачинов И.С., и др. 2002; Челышев Ю.А., 2002; Алексеева Е.Б., 2003; Величанская А.Г., 2004; Румянцева Т.А., 2004; Ермолин И.Л., 2006).

Согласно известной концепции, нейроны обладают достаточно выраженной структурной пластичностью и способны образовывать новые отростки (в условиях деафферентации) с восстановлением связей (Бабминдра В.П., 1983; Карлсон Б.М., 1986).

Реализация этой потенции зависит от типа нейрона, его микроокружения и трофики, изменение которой связано с нарушением гемодинамики. Установлено, что при частичной деафферентации (достигаемая перерезкой) основной вклад в элиминацию нервных клеток спинномозговых узлов у крысы вносят мелкие нейроны, а большие и средние нейроны имеют менее значимые показатели элиминации (Ермолин И.Л., 2006).

К настоящему времени достоверно установлено наличие нитрооксидергических нейронов в интрамуральных нервных сплетениях пищеварительного тракта животных и человека (Проскураков С.Я., и др. 1999; Чусовитина С.В., 2005; Gregg A.R., 2003; Madsen T., 2003; Mungrue I.N., et. al. 2003; Pellegrino D., et. al. 2003). Оксид азота является уникальным по своей природе и участвует в нейротрансмиссии регуляции тонуса гладких мышц. Доказано, что он вызывает адаптивную релаксацию желудка (Hansen M.B., 2003 a,b,c; Takahashi T., 2003; Shah V., et. al. 2004).

Детальной оценки компенсаторно-приспособительных изменений как в центральной, так и в периферических отделах нервной системы при действии различных внешних факторов, не проводилось. Одной из серьёзных проблем совре-

менной нейроморфологии остаётся изучение изменений нервных клеток и компенсаторных процессов в них, которые становятся мишенями нейродистрофического процесса при нарушении межнейрональных связей (или при постнатальном повреждении нервной системы) (Порсева В.В., 2006; Mense S., Hoheisel U., 2001; Dussor G.O., et. al. 2005).

Данные, полученные при гистохимических исследованиях, показывают, что во время жизни нейрона интрамуральных ганглиев и спинномозговых, выявляются не одинаково, трансмиттеры или связанные с трансмиттерами нейропептиды. Некоторые выявляются лишь только после экспериментальных повреждений (Nakajima K., et. al. 2000; Rhelms P., 2000; Ma Q.P., et. al. 2001).

По утверждению Н.Ф. Светлова (1978), полного постоянства размеров нервных клеток не существует. Под влиянием внешних условий, клетки изменяются в размерах, а также на поздних этапах жизненного цикла. Введение нейротоксина (капсаицина) приводит в спинномозговых ганглиях и ядер спинного мозга к изменениям возрастной динамики и задержке роста нейроцитов (Порсева В.В., 2006).

Эти данные согласуются с результатами исследований В.В. Шилкина, Т.А. Румянцевой (1999); Т.А. Румянцевой, Т.Р. Ковригиной (1999); Т.А. Румянцевой, О.Б. Воробьёвой (2000), которые отмечают нарушение морфометрических и энзимохимических характеристик нейроцитов после неонатального введения капсаицина не только в спинномозговых ганглиях, но и в интрамуральных ганглиях глотки, желудка, двенадцатиперстной кишки.

В единичных работах показано влияние химической десимпатизации на нейроциты интрамуральных ганглиев сердца и матки у мышей (Волкова О.В., 1978); химической денервации на нейроциты интрамуральных ганглиев желудка, двенадцатиперстной кишки белых крыс (Румянцева Т.А., 2001; Воробьёва О.Б., 2005).

Вывод о преимущественной гибели мелких нейроцитов в спинномозговых ганглиях был сделан после введения нейротоксина (капсаицина) белым крысам, большинством исследователей на том основании, что сохранившиеся нейроциты

имели большие размеры. Они однако, не учитывали ни возможности развития компенсаторной гипертрофии клеток, ни дистрофических изменений (Arbuckle J.B., Dockerty R. J., 1995; Chard P.S., Bleakman D., 1995).

Другие изменения наблюдаются в ЦНС (Пивченко П.Г., 1993) у деафферентированных крыс. Автор отмечает задержку роста клеток на один месяц, средние размеры нейроцитов меньше в течение этого периода. В условиях деафферентации в отдалённые сроки, размеры нейроцитов превышают контрольные значения, как следствие дефицита афферентных влияний.

Впервые показано, что деафферентация, моделируемая путём неонатального введения капсаицина белым крысам, приводит к гибели части нервных клеток интрамуральных ганглиев двенадцатиперстной кишки, к задержке роста нервных клеток, снижению активности ферментов (ХЭ; НАДФ-диафоразы, МАО), плотности АХЭ – позитивного сплетения уже в 14 – 30 сутки. Компенсаторные процессы наблюдаются в отдалённые сроки в ганглиях: уменьшение «дистрофического индекса», положительная динамика роста нервных клеток, повышение активности ферментов (ХЭ, МАО, НАДФ-диафоразы). В результате исследования удалось доказать зависимость показателей моторики двенадцатиперстной кишки от состояния нервного аппарата, доказана, что степень нарушения системы двигательной активности двенадцатиперстной кишки определяется выраженностью дистрофических изменений в интрамуральных ганглиях (Воробьёва О.Б., 2005).

Показано, что развитие хронического эндотоксикоза у крыс сопровождается комплексом изменений со стороны интрамуральных нервных элементов внутренних органов, где регистрировалось уменьшение нейронной плотности и размеров ядер нейронов, их перикарионов, при увеличении коэффициента глиоцит/нейрон более чем в 3 раза (Фролов В.И., 2004).

Установлено в нейронном компоненте коры мозжечка физиологические и адаптационные формы морфологической изменчивости, которые преобладают при действии негативных факторов внешней среды (гиподинамии, алкоголя, гипотермии) по отдельности в течение 30 суток, а деструктивные процессы – при

суммарном воздействии исследуемых факторов в этот же срок эксперимента (30-суток) (Емелева Т.Ф., 2005).

Структурной организации латеральной гипоталамической области, которой принадлежит ведущее место в регуляции потребления пищи организмом, посвящены лишь единичные работы (Боголепов И.Н., 1968; Леонтович Т.А., 1972). Выявлены существенные нарушения функциональной деятельности гипоталамуса, морфологические изменения нейронов, в условиях пищевой депривации (Садыхова Э.Р., 1982; Абушов Б.М., 1984). Обнаружено, что в гипоталамической области крупные нейроны и аксо-дендритные синапсы к состоянию голода наиболее чувствительны. В условиях увеличения длительности пищевой депривации происходят изменения структур нейронов и межнейрональных связей. Отмечаются нейроны, вовлечённые в деструктивный процесс. В ходе голодания, несмотря на наличие, увеличение дистрофически измененных нейронов, а также гибели части нервных клеток и межнейрональных связей, после отмены пищевой депривации показана гетерохрония восстановительных процессов (Абушов Б.М., 1984).

В процессе изучения состояния интрамурального аппарата желудка после воздействия общей непрерывной вертикальной вибрации, пыли железной руды, а также их совместного влияния установлено, что в процессе компенсаторно-приспособительной перестройки нервных элементов желудка крысы на вибрационно-пылевое воздействие первоначально изменяется активность ацетилхолинэстеразы и уровень содержания катехоламинов. В дальнейшем наблюдаются реактивные изменения нервных окончаний и осевых цилиндров. Позднее появляются реактивно-деструктивные изменения тел нервных клеток (Иванов А.В., 1989).

С помощью комплекса нейрогистологических методов исследования показана динамика изменений нейронов и межнейрональных связей сенсорной коры мозга крыс при длительном ограничении двигательной активности. Установлен полиморфизм изменений нейронов и межнейрональных связей в ходе гипокинезии, определяемый разным соотношением легко обратимых дистрофических и деструктивных, а также репаративных сдвигов (Семенченко И.И., 1984).

При изучении влияния десимпатизации и деафферентации в интрамуральных ганглиях прямой кишки белой крысы установлена гибель афферентных нейронов, это приводит в изученных ганглиях к задержке роста остальных клеток и к нарушению нормальной возрастной динамики активности НАДФ-Н, ХЭ и МАО (Фоканова О.А., 2006).

Сравнительный морфометрический и цитохимический анализ в популяциях нейронов спинного мозга и спинномозговых узлов у представителей отряда Грызунов, различающихся средой обитания показал, что адаптация животных на популяционно-клеточном уровне происходила путём изменения численной плотности и линейных параметров нейронов, формированием цитохимических различий по содержанию и концентрации структурных белков (Яценко А.Д., 2010).

В условиях птицефабрики интенсивная технология содержания кур, ускоряет морфогенез интрамуральных нейронов тонкого отдела кишечника, наступление их дегенеративных изменений по сравнению с экстенсивной технологией содержания в условиях личного подсобного хозяйства (Батраков В.В., 1984).

Впервые А.А. Милохиным (1955), был поднят вопрос в интрамуральной нервной системе о влиянии внешних факторов на интенсивность морфогенеза.

Изучены компенсаторно-адаптационные пластические преобразования нейронов, нейроглиальных отношений, синаптических связей и несинаптических коммуникаций в трансплантатах разных типов и в мозге реципиента. Установлено, что трансплантированная нервная ткань при развитии в мозге, с одной стороны реализует многие морфо-специфические характеристики структуры-донора, демонстрируя высокую степень детерминированности развития, с другой – проявляет значительные способности к пластическим адаптационно-компенсаторным перестройкам (Журавлёва З.Н., 1999).

При изучении состояния интрамурального нервного аппарата кишечника при портальной гипертензии установлено, что компенсаторные изменения структуры нервного аппарата в процессе долговременной адаптации направлены на увеличение роста дендритов (появляются гиперотростчатые нейроны), на повышение ретрактильной подвижности нейритов и отдельных нейронов, на фор-

мирование авезикулярных мембранных контактов между нейронами, нейритами, а также между нейроцитами и глиальными клетками. К числу компенсаторно-приспособительных (реактивных) изменений относятся появление многоядерных нейронов и около-ядерный гиперхроматоз, а также увеличение содержания рибонуклеопротеидов в нервных клетках (Чепур С.В., 1994).

Поражение нервной системы продуктами нарушенного метаболизма эндогенных субстратов и ксенобиотиков при заболеваниях печени приводят к патологическим изменениям регуляции множества органов (Kluwe W.M., Page J.G., Toft J.D., et. al., 1990; Yan G.M., Irwin R.P., Lin S.Z., et. al. 1993). Исследование изменений нервных структур при патологических состояниях достаточно традиционно для отечественной нейроморфологии (Малашко В.В., 1993; Чепур С.В., 2003; Шакирова Д.М., 2004; Сгибнева Н.В., 2012). Показано, что нарушение функций печени определяет развитие множественных повреждений нервных структур. Гетероморфность нервных и глиальных клеток, многообразие межклеточных связей, а также особенности межтканевых отношений в структурах нервной системы определяют направления адаптационных изменений и степень устойчивости нервных структур к нарушениям состава внутренних сред организма.

Основу повреждений клеток нервной системы составляют процессы свободнорадикального окисления. Его развитие приводит к модификации структуры мембран, повреждению мембранных и цитозольных белков. Наиболее значимыми источниками свободных радикалов в клетках нервной системы при эндотоксическом воздействии являются процессы митохондриального окисления и синтеза оксида азота (Чепур С.В., 2003).

Подострое пероральное отравление крыс гербицидом 2,4-Д вызывает некробиотические изменения в чревном сплетении: значительное сокращение количества нейронов, их хроматофобия, лизис мембран ГЭР, уменьшение числа рибосом, накопление остаточных телец, осмиофилия осевых цилиндров нервных волокон (Шакирова Д.М., 2004).

Истошающая физическая нагрузка вызывает выраженные дистрофические изменения в интрамуральном нервном аппарате сердца. Наибольшие морфологи-

ческие изменения отмечаются в ганглиях: в виде хроматолиза, кариоцитолита, кариоцитопикноза нервных клеток. Незначительные и умеренные изменения выявляются в преганглионарных и постганглионарных нервных адренергических волокнах, характеризующихся отёком периневрия и эндоневрия, очаговой демиелинизации его, набуханием нервных волокон и терминальных рецепторных площадок (Зенкина С.И., 2002).

При изучении морфогенеза нейроцитов интрамуральных ганглиев тонкого отдела кишечника свиней при использовании ростовых факторов установлено, что наибольшей пластичностью обладают синаптический аппарат, дендриты, цитоскелет и мембраны нейронов. Эти структуры могут служить основой для оценки действия экзо- и эндогенных веществ. Сформулировано положение о том, что интрамуральные ганглии являются удобным и доступным объектом для скрининга биологически активных веществ. Впервые дана рациональная оценка компенсаторно-приспособительной реакции нейронов в ходе применения эрготропных средств. Важным фактором нейрогенеза является морфогенетическая пластичность, способствующая развивающимся и зрелым нейронам к адаптивным преобразованиям на введение стимулирующих препаратов (Малашко В.В., 1993).

Богатый анатомический, гистологический, экспериментально-физиологический и клинический материал на протяжении ряда лет свидетельствует об участии энтеральной нервной системы в регуляции сложных жизненно важных функций органов желудочно-кишечного тракта. Однако, не обнаружено работ, показывающих морфологические изменения интрамуральной нервной системы на пищевой эффект.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнялась на кафедре морфологии и физиологии животных ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарёва» в соответствии с темой научно-исследовательской работы «Влияние различных факторов внешней среды на энергоинформационную изменчивость, морфофункциональную характеристику органов и тканей сельскохозяйственных животных и птиц», регистрационный номер № 01201251144. Обработку материала проводили в научно-исследовательской лаборатории «Гистофизиология». Научно-хозяйственные опыты и сбор материала проводили в производственных условиях фермерского хозяйства ЧП «Перякин А.Д.» Краснослободского района Республики Мордовия. Экспериментальная часть работы искусственного выращивания ягнят с применением ЗОМ Кольво-Старт, выполнялась совместно с аспиранткой кафедры В.В. Вальковой. На момент взятия материала хозяйство было благополучно по инвазионным и инфекционным заболеваниям. Животные содержались в зимне-стойловый период в типовых животноводческих помещениях на сбалансированных по зоотехническим нормам кормовых рационах, а в летний период – на выпасах. Контрольные и опытные группы формировали из клинически здоровых ягнят эдильбаевской породы (мужские особи) по принципу аналогов с учётом происхождения, пола, возраста и живой массы. Для опыта было отобрано 35 голов животных, которых разделили на группы по 5 ягнят в каждой. Согласно схеме опыта 5 голов животных было убито сразу после рождения. Остальных распределили на контрольные и опытные группы. Ягнята контрольных групп кормились естественным методом овцематками. Ягнята опытных групп кормились заменителем овечьего молока (ЗОМ) Кольво-Старт согласно наставления (приложение). Интенсивность роста молодняка в учётный период определяли путём индивидуального взвешивания в начале и в конце опыта. Убой контрольных и опытных животных проводили в следующие сроки: новорожденные, 15-е сутки, 2,5 месяца, 4,5 месяца (согласно периодам: новорожденный, молочный, переходный, период адаптации к дефинитивному рациону). После убоя животных выполняли осмотр

органов и тканей. Объектом исследования являлась стенка рубца, сетки, книжки и сычуга четырёх возрастных периодов. Для исследования брали кусочки стенок вентрального мешка рубца, большой кривизны сетки, основания книжки, фундального отдела сычуга.

Схема опыта

Возраст ягнят	Количество убитых (гол)	Опыт	Контроль
Новорожденные	5	Исходные данные	Исходные данные
Молочный период (15 суток)	5/5	С 2 суток до 15 суток выпаивание ЗОМ 5 раз в сутки по 200-300 гр. за одно кормление. С 15 суток до 30 суток выпаивают ЗОМ 4 раза по 400-500 гр. за одно кормление. С 7 суток свободный доступ к сену, зерну, воде.	Содержание с овцематкой. С 7 суток свободный доступ к сену, зерну, воде.
Переходный период (2,5 месяца)	5/5	С 30 суток до 2,5 месяцев выпаивание ЗОМ 3 раза в сутки по 650-700 гр. за одно кормление. Свободный доступ к сену, зерну, воде.	Содержание с овцематкой. Свободный доступ к сену, зерну, воде.
Период адаптации к дефинитивному рациону (4,5 месяца)	5/5	С 2,5- до 4,5 месяцев перевод на основной рацион: комбикорм, сено, солома, соль, микроэлементы.	Перевод на основной рацион.

Для выполнения поставленных задач были использованы методы классической гистологии, морфометрические и гистохимические исследования. Для светомикроскопических исследований материал фиксировали в жидкости Карнуа, 12-процентном растворе формалина, спирт-формоле. Заливку материала в парафин осуществляли по общепринятым методам. Для изучения структуры межмышечных нервных ганглиев, общей характеристики их нервно-клеточной популяции, особенностей нейро-глиальных взаимоотношений изготавливали серийные парафиновые срезы с последующей окраской гематоксилином и эозином, по Доминичи-Кедровскому (Меркулов Г.А., 1969). Цитоархитектонику ганглиев, их формы, размеры, расстояние между ними, клеточную типизацию по Догелю, размеры нервных клеток и ядер, состояние нейрофибрилярного аппарата, характер отростков, глиальные клетки изучали на импрегнированных препаратах, обработан-

ных азотнокислым серебром по Бильшовскому-Грос и окрашенных по методу Ниссля (Пирс Э., 1962). При описании совокупности всех нервных клеток ганглиев, составляющих данную линию дифференцировки – от наименее дифференцированных (нейробласты) до наиболее зрелых дифференцированных (клеток Догеля), нами использован термин клеточной популяции согласно принадлежности нервной ткани к группе тканей, состоящей из стабильной клеточной популяции (по уровню обновления клеток) (Быков В.Л., 2003). Для определения внутриклеточной локализации нуклеиновых кислот и их количественного анализа срезы окрашивали галлоцианин-хромовыми квасцами по методу Эйнарсона (Семченко В.В., 2006). Количественную оценку результатов гистохимических исследований, с построением спектральной кривой светопоглощения проводили на спектрофотометре Lambda 950 производства Perkin Elmer в научной лаборатории оптической спектроскопии лазерных материалов Мордовского госуниверситета им. Н.П. Огарева. Цитофотометрическая характеристика оптической плотности, обусловленная концентрацией содержания нуклеиновых кислот, выражалась в условных единицах (ус. ед.).

Все морфометрические операции были выполнены с помощью окуляр-микрометра МОВ-1-15Х (Гост-151-50-69) с использованием объект-микрометра. Для проведения морфометрического анализа руководствовались указаниями, изложенными Г.Г. Автандиловым (1990).

Измерение длины и ширины ганглиев проводили в поле зрения микроскопа МБИ – (ЛОМО, Россия) при увеличении Ок. 5. × Об. 40.

Для вычисления объема тел и ядер нейронов измеряли малый и большой диаметр цитоплазмы и ядра нейронов. По полученным цифровым данным вычисляли объем тел нейронов и их ядер по формуле объема эллипсоида вращения:

$$V=\pi/6 \times A \times b^2,$$

где А – большой диаметр, b – малый диаметр измеряемого объекта.

На основании морфометрических измерений провели классификацию по величине объема: на мелкие, средние и крупные клетки в соответствии с геометрической прогрессией (Перфильева Н.П., 1997).

Показатели ядерно-цитоплазматического отношения вычисляли по формуле:

$$\text{ЯЦО} = V_{\text{я}} / V_{\text{к}} - V_{\text{я}},$$

где $V_{\text{я}}$ и $V_{\text{к}}$ – соответственно объёмы ядра и клетки.

Относительный прирост, который показывает энергию роста, его напряженность измеряемого объекта, вычисляли по формуле:

$$B = (V_1 - V_0 / V_0) \times 100\%,$$

(B – коэффициент по Майноту), где V_1 – конечный показатель, V_0 – начальный показатель (Красота В.Ф., Лобанов В.Т., Джапаридзе Г.Г., 1990).

Для изучения характера нейроглиальных отношений проводился расчёт нейроглиального индекса (НГИ), как среднее число глиоцитов, приходившихся на один нейрон.

Основные элементы вариационной статистики среднеарифметическая (M), ошибка среднеарифметической ($\pm m$), которая показывает насколько истинная средняя величина не совпадает с найденной средней. На основании M , $\pm m$ вычисляли степень достоверности различий (P) с учётом критерия Стьюдента. Достоверными считаются различия при $p \leq 0,05$. В оценке результатов исследования руководствовались указаниями Г.Ф. Лакина (1990). Обработка данных и оформление результатов исследования осуществлялись на персональном компьютере при помощи пакета Microsoft Office Word 2007. Статистическая обработка проводилась на ПК с использованием программы Статистический Анализ, Версия 2.6. Автор: Торопов В.А. г. Йошкар-Ола ИВЦ МарГУ. Микросъёмку препаратов проводили на микроскопе Микрон 400 М (фирмы «Петролайзер»). Обозначения на рисунках увеличений микрофотографий, соответствуют тем увеличениям при которых проводили микросъёмку.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании

В данном разделе представлены результаты исследований выполненных совместно с О.С. Бушукиной и В.А. Здоровининым (Вечканова Н.А., 2013; 2014; 2015) которые расширены, уточнены и дополнены. Морфологическое исследование нервной ткани стенки многокамерного желудка овец эдильбаевской породы в раннем постнатальном онтогенезе (от рождения и до 4,5-месячного возраста) показало, что одновременно, по мере развития и становления его пищеварительных функций происходит развитие его интрамуральной нервной системы. Она представлена четырьмя связанными между собой сплетениями: собственнослизистым, подслизистым, межмышечным и подсерозным. Межмышечное нервное сплетение выделяется более совершенной степенью развития, поэтому наши сравнительно-морфологические исследования проведены на нем. У ягнят эдильбаевской породы межмышечное нервное сплетение желудка располагается в мышечной оболочке между её слоями и образовано нервными пучками. Толщина пучков нервных волокон межмышечного нервного сплетения рубца, сетки, книжки и сычуга у ягнят имеет некоторые особенности, связанные, в то же время, с возрастными периодами. В местах пересечения нервных стволов располагаются нервные ганглии (рисунок 1). По принципиальным позициям строение межмышечных нервных ганглиев рубца ягнят эдильбаевской породы, имеет сходство с аналогичными ганглиями рубца ягнят советского мериноса, что было установлено, при проведении совместных исследований с О.С. Бушукиной (2006; 2007).

На основании морфометрических исследований (таблица 1, приложение) у новорожденных ягнят эдильбаевской породы в рубце линейные размеры ганглиев составили $60,4 \pm 2,37$ мкм \times $136,0 \pm 0,48$ мкм, в связи с чем имеют несколько вытянутую по длине желудка форму. Средний показатель расстояния между ганглиями в стенке рубца равен $148,0 \pm 0,48$ мкм (рисунок 2). В структуре межмышечных

ганглиев рубца в новорожденный период легко различаются нервноклеточные группы. Они располагаются неравномерно вокруг входящих в ганглий пучков нервных волокон, имеют компактную локализацию, размеры их сильно варьируют. Нервные пучки в основном безмиелиновые состоят из волокон разной толщины. Они входят в ганглий и оплетают ганглиозные клетки, образуя между ними межклеточное сплетение. В результате сравнения изменений толщины пучков нервных волокон, межмышечных ганглиев разных отделов многокамерного желудка овец эдильбаевской породы было установлено, что в рубце эта величина у новорожденных превышает данный показатель других отделов. Следует отметить, что с учётом возрастных особенностей толщина нервных пучков межмышечного нервного сплетения рубца на протяжении всех исследованных периодов увеличивается. Установлено, что нервный аппарат стенки рубца у новорожденных ягнят ещё полностью не сформирован. Об этом свидетельствует не завершенность процесса дифференцировки основных структур ганглиев рубца. У новорожденных ягнят эдильбаевской породы цитоархитектоника ганглиев рубца представлена в основном нейробластами, их переходными формами, а также небольшим количеством юных нейронов и глиальными клетками. На гистологических препаратах импрегнированных по Бильшовскому-Грос обращает внимание сочетание размера тела нервных клеток, их форма с различной интенсивностью импрегнации. Данное обстоятельство обуславливает пестроту нервноклеточных скоплений. В новорожденный период в нервных ганглиях рубца доминируют клетки, обладающие пониженной восприимчивостью к серебру. Они представляют собой нейробласты, находящиеся на разных этапах развития. Среди них можно легко различить округлые по форме клетки, имеющие крупное ядро, занимающее почти всю цитоплазму. У некоторых ганглиозных клеток мы отметили смещение ядра к одному из полюсов в качестве признаков дифференцировки, в связи с чем они принимают монополярную форму. Для них характерно появление сбоку слабо развитого нейрофибрилярного аппарата. Аксонный холмик вместе с нейтроплазмой пока ещё аргерофобен. Следует отметить, что во всех ганглиях данного возрастного периода имеются юные нейроны. Они выделяются значительной аргерофилией, вслед-

ствие интенсивной восприимчивости к серебру. Они имеют мультиполярную форму, светлое, эксцентрично расположенное пузырьковидное ядро с одним или двумя ядрышками. Нейрофибриллы в них становятся грубее, расположены в центральной и околядерной зоне цитоплазмы, а также проникают в отростки. На основании морфометрических исследований нервные клетки были классифицированы на мелкие, средние и крупные, имеющие соответственно объём тела и ядра: мелкие – $63,9 \pm 0,48$ мкм³ и $20,0 \pm 0,30$ мкм³; средние – $258,0 \pm 4,77$ мкм³ и $65,0 \pm 1,60$ мкм³; крупные – $438,0 \pm 4,80$ мкм³ и $70,0 \pm 2,30$ мкм³. Средний показатель ядерно-цитоплазматического отношения составил: мелкие клетки – 0,46; средние клетки – 0,33; крупные клетки – 0,19. На основании детального анализа морфологических, морфометрических показателей, ядерно-цитоплазматического отношения можно предположить, что в процесс активной дифференцировки вступили мелкие клетки этапа нейробласта, тогда как крупные – в процесс роста, что отражает в них глубокие процессы дифференцировки. При анализе содержания в составе ганглиев клеток, имеющих разные морфометрические характеристики, было установлено, что основная популяция представлена клетками средних размеров (54%), мелкие клетки содержатся в пределах 33%, а крупные – самые малочисленные (13%). От тела крупных клеток отходит несколько отростков, которые располагаются либо в пределах ганглия, либо вступают в рядом расположенные нервные пучки и выходят за пределы нервного узла. Аксоны отличаются от дендритов длиной, отсутствием коллатералей. Средний показатель толщины аксона в новорожденный период составил – $1,92 \pm 0,012$ мкм. От тела крупных клеток отходит, в среднем, $1,27 \pm 0,106$ шт. коротких дендрита. Показатель дихотомического ветвления дендритов в данном возрастном периоде равен $1,00 \pm 0,001$ шт. Это дает основание отнести крупные клетки к нейронам I типа Догеля. В большинстве случаев в ганглиях наблюдается усиленное развитие межнейрональной глиии и синаптического аппарата. У новорожденных ягнят в межмышечных ганглиях рубца средний показатель НГИ составил: мелких клеток – $6,50 \pm 0,20$ шт.; средних клеток – $3,20 \pm 0,22$ шт.; крупных клеток – $3,90 \pm 0,20$ шт. Количественная оценка содержания нуклеиновых кислот показала: в средних клетках $15,00 \pm 0,20$ ус. ед.; в круп-

ных клетках $69,00 \pm 0,30$ ус. ед. Нами впервые проведён, в сравнительном аспекте, морфологический анализ раннего постнатального онтогенеза (от рождения и до 4,5-месячного возраста) ганглиев межмышечного нервного сплетения в разных отделах многокамерного желудка ягнят эдильбаевской породы, как находившихся на естественном вскармливании с овцематками, так и при искусственном выращивании с применением заменителя овечьего молока (ЗОМ) Кольво-Старт.

Исследования показали, что рост и развитие межмышечных ганглиев продолжается у ягнят на молочном этапе их развития, как в контрольной, так и опытной группах животных. Так у 15-суточных ягнят контрольной группы размеры ганглиев рубца составили $158,0 \pm 0,49$ мкм \times $75,0 \pm 1,86$ мкм. У животных опытной группы в данный возрастной период этот показатель отличался и был равен $138,0 \pm 0,66$ мкм \times $70,0 \pm 1,73$ мкм. Более высокие темпы роста ганглиев у животных контрольной группы, по нашему мнению, повлияли на изменение расстояния между ними, где к этому времени данный показатель составил $162,9 \pm 2,25$ мкм, против $186,0 \pm 2,26$ мкм в опыте. Если рассматривать более детально относительный прирост ганглиев в группах сравнения, то можно отметить опережающий рост в ширину по отношению к длине. Это является общей закономерностью, как в контроле ($V=24\%$), так и в опыте ($V=16\%$). Однако, относительный прирост ганглиев в длину соответственно составил 16% и 2% . Данная особенность морфогенеза ганглиев рубца согласуется с особенностями роста органа на молочном этапе развития в группах сравнения. Установлено, что размеры ганглиев увеличиваются за счёт роста объёмов нейронов, их отростков, дифференцировки глиальных элементов и синаптических терминалей. В целом от рождения и до 15-суточного возраста в межмышечных ганглиях рубца у животных сравниваемых групп происходит ряд структурных преобразований (рисунок 3, 4). При изучении процентного соотношения содержания в составе ганглиев клеток, имеющих разные морфометрические параметры было установлено, что основная популяция у 15-суточных животных представлена клетками средних размеров в контроле – 68% , в опыте – 60% ; соответственно, мелкие клетки находятся в пределах 25% и 35% ; доля крупных клеток составляет 7% и 5% (рисунок 5). Сравнительный анализ показывает,

что у 15-суточных ягнят, находившихся на искусственном кормлении ЗОМ Кольво-Старт в составе ганглиев рубца увеличивается количество мелких клеток, тогда как в контроле – клеток средних размеров. При морфометрическом изучении изменений размеров мелких, средних и крупных клеток было установлено, соответственно объём тела и ядра, в контроле: мелкие клетки – $132,9 \pm 0,48$ мкм³ и $34,5 \pm 0,33$ мкм³; средние – $352,9 \pm 0,75$ мкм³ и $70,0 \pm 0,24$ мкм³; крупные – $837,9 \pm 1,17$ мкм³ и $133,0 \pm 0,60$ мкм³; в опыте: мелкие клетки – $116,0 \pm 0,47$ мкм³ и $36,0 \pm 0,19$ мкм³; средние – $315,0 \pm 1,11$ мкм³ и $79,0 \pm 0,28$ мкм³; крупные – $906,0 \pm 1,91$ мкм³ и $105,0 \pm 0,52$ мкм³ (рисунок 6). Сравнительный анализ показывает, что у 15-суточных ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в составе ганглиев рубца происходит замедление роста мелких и средних клеток, тогда как относительный прирост крупных клеток составил 107%, против 91% в контроле. Средний показатель ядерно-цитоплазматического отношения составил в контроле: мелкие клетки – 0,35; средние клетки – 0,25; крупные клетки – 0,18; в опыте: мелкие клетки – 0,45; средние клетки – 0,33; крупные клетки – 0,13. Анализ сравнительных данных свидетельствует, что в ганглиях у разных типов клеток величина ядерно-цитоплазматического отношения не одинаковая. В мелких по объёму клетках она наибольшая, в крупных клетках – наименьшая. Из этого следует, что в мелких клетках наиболее интенсивны процессы роста ядра по сравнению с большей по объёму цитоплазмой крупных клеток. Эта закономерность поддерживается в сравниваемых группах. Однако, при детальном анализе установлено, что на фоне общей закономерности происходит замедление дифференцировки мелких и средних по объёму клеток в ганглиях рубца у животных опытной группы. Об этом свидетельствуют их более высокие (по сравнению с контролем) показатели ядерно-цитоплазматического отношения. От рождения и до 15-суточного возраста ядерно-цитоплазматическое отношение мелких и средних клеток в ганглиях рубца животных опытной группы не претерпевает существенных изменений. Принимая во внимание невысокий относительный прирост тела клеток мелких и средних размеров, можно предположить, что это является следствием снижения в них метаболических процессов. Одновременно в группе крупных клеток наблюдается

снижение, по сравнению с контролем, показателя ядерно-цитоплазматического отношения и увеличение относительного прироста их тела. Те и другие показатели демонстрируют интенсивные процессы роста цитоплазмы крупных клеток по отношению к ядру в опыте и, по-видимому, связано с их адаптационно-компенсаторной перестройкой в связи с характером кормления. Аксоны крупных нейронов отходят от тела клетки в виде слабозаметного конусовидного утолщения и по диаметру превышают дендриты. Толщина аксона крупных по размеру клеток ганглиев 15-суточных животных равна: в контроле – $2,16 \pm 0,013$ мкм; в опыте – $2,26 \pm 0,068$ мкм. На одну такую клетку в среднем приходится $3,00 \pm 0,214$ шт. дендритов в контроле, против – $3,50 \pm 0,208$ шт. в опыте. Каждый из дендритов имеет (в контроле $1,00 \pm 0,001$ шт.; в опыте – $1,25 \pm 0,250$ шт.) ответвлений, отходящих под углом рядом с цитоплазмой клетки. Сравнительный анализ показывает, что в ганглиях рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в группе клеток крупных размеров на молочном этапе отмечается тенденция к усиленному росту дендро-аксонального дерева (рисунок 7, 8). Рассматривая изменения величины НГИ нервных клеток в ганглиях рубца ягнят 15-суточного возраста, нельзя не обратить внимание на увеличение данного показателя у клеток крупных и средних размеров, соответственно, в контроле – $4,50 \pm 0,14$ шт.; $5,00 \pm 1,02$ шт. и в опыте – $6,30 \pm 0,36$ шт.; $4,30 \pm 0,30$ шт. Более заметно изменение показателя НГИ происходит в группе крупных клеток в опыте, что, возможно, является следствием их адаптационно-компенсаторной перестройки. Одновременно происходит закономерное понижение НГИ мелких клеток сравниваемых групп. Однако уменьшение НГИ мелких клеток в ганглиях рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт имеет более стремительный характер. Цитофотометрия содержания нуклеиновых кислот составила: в средних клетках в контроле – $13,00 \pm 0,20$ ус. ед., в опыте – $12,00 \pm 0,25$ ус. ед.; в крупных клетках в контроле – $75,00 \pm 0,20$ ус. ед., в опыте – $82,00 \pm 0,10$ ус. ед. (таблица 1 приложение; рисунок 9).

Сложнейшие изменения межмышечное нервное сплетение рубца претерпевает, начиная с рождения и до 2,5-месячного возраста. В переходный период всё сплетение рубца представляет обильную сеть нервных волокон, в пересечении ко-

торых лежат ганглии, становится мощным (рисунок 10). К периоду перехода ягнят на поедание грубого корма расстояние между ганглиями рубца увеличивается и составляет в контроле $257,6 \pm 1,83$ мкм, а в опыте – $301,9 \pm 1,72$ мкм. Это связано с ростом органа, который в переходный период превышая даже сычуг, становится самой крупной камерой желудка. Линейные размеры, достигаемые одним ганглием в рубце животных контрольной группы $100,0 \pm 2,88$ мкм \times $192,9 \pm 0,84$ мкм уступают аналогичным показателям в опыте – $124,0 \pm 0,71$ мкм \times $205,0 \pm 0,48$ мкм. При детальном анализе роста ганглиев рассматриваемых групп животных установлена общая закономерность данного процесса в переходный период, которая заключается в доминировании роста их ширины, по отношению к длине. Относительный прирост метрических параметров линейных размеров ганглиев в контрольной группе был соответственно равен 33% и 22%, против 77% и 49% опытной группы. Строение ганглиев рубца переходного периода отличается от того, что они имели у 15-суточных животных. Нервные клетки размещаются относительно, рыхло, то есть утрачивают компактную локализацию. Однако в составе некоторых ганглиев можно отметить наличие крупных клеточных скоплений. Основная масса клеток приобретает признаки вполне дифференцированных нейронов, которые по основным морфологическим признакам можно легко отнести к классическим клеткам I типа Догеля (рисунок 11). Они чаще всего на импрегнированных препаратах имеют светлое пузырьковидное ядро, смещённое на периферию клетки и овальной формы тело, от которого отходят как короткие, так и длинные ветвящиеся дендриты и один длинный аксон. Аксон, как правило, уходит за пределы ганглия. Клетки, которые мы относим к I типу Догеля, хорошо импрегнируются и имеют выраженную нейрофибрилярную сеть. Они отличаются довольно крупными размерами и имеют большую вариабельность по форме. Обращает на себя внимание факт, что их дендриты отходят, как правило, от всей поверхности тела. Среди них могут быть короткие дендриты и длинные. Короткие отростки оканчиваются около тела клетки и имеют малый диаметр. Длинные дендриты, имея большой калибр, уходят за пределы ганглия и следуют на значительном протяжении в стенке органа. Однако, среди дифференцированных нейронов в составе

ганглиев рубца ягнят 2,5-месячного возраста имеется некоторое количество клеток нейробластического типа, мелких малодифференцированных и растущих нейронов. Последние отличаются наличием крупного ядра, вокруг которого имеется узкий ободок цитоплазмы, отсутствием отросткового аппарата и они проявляют слабую восприимчивость к серебру на импрегнированных по Бильшовскому-Грос гистологических препаратах. Для малодифференцированных нервных клеток характерна униполярная форма тела, в связи с эксцентричным смещением ядра. Рост и развитие отросткового аппарата придаёт униполярным клеткам мультиполярную форму тела. Однако показателем незавершённости их дифференцировки при светомикроскопическом исследовании является слабое развитие нейрофибрилярного аппарата, в результате чего они имеют слабо импрегнируемую цитоплазму. При сравнительном морфологическом анализе установлена структурная гетерохрония ганглиев рубца ягнят 2,5-месячного возраста, обусловленная наличием в их составе различных переходных форм нервных клеток среди дифференцированных растущих нейронов. Это закономерно, как для контрольных, так и опытных групп (рисунок 12). Основную массу ганглиев 2,5-месячных животных контрольной группы составляют нервные клетки средних размеров (60%), имеющие объём тела $977,0 \pm 4,84 \text{ мкм}^3$ и ядра $154,0 \pm 0,55 \text{ мкм}^3$. Среди них имеются мелкие клетки с объёмом тела $282,0 \pm 2,13 \text{ мкм}^3$ и ядра $71,0 \pm 0,36 \text{ мкм}^3$, которые содержатся в количестве 22%. Число крупных клеток увеличилось (по сравнению с предыдущим периодом) до 18%. Они имеют размер клеточного тела $2023,0 \pm 10,46 \text{ мкм}^3$ и ядра $193,0 \pm 1,20 \text{ мкм}^3$. Рассматриваемые показатели в ганглиях рубца 2,5-месячных животных опытной группы имеют иные значения. Так содержание клеток средних размеров больше, чем в контроле (65%). Они отличаются размером тела – $1142,0 \pm 7,29 \text{ мкм}^3$ и ядра – $160,0 \pm 2,20 \text{ мкм}^3$. Содержание крупных клеток по-прежнему невелико – 10%. Однако в группе крупных клеток заметно увеличиваются размеры клеточного тела и ядра: $2434,0 \pm 11,50 \text{ мкм}^3$; $160,0 \pm 1,34 \text{ мкм}^3$. Следует отметить, что в составе ганглиев рубца животных, рассматриваемого периода и получавших ЗОМ Кольво-Старт сохраняется высокое содержание мелких клеток (25%), имеющих размеры клеточного тела и ядра: $335,0 \pm 5,04 \text{ мкм}^3$;

$66,5 \pm 0,47$ мкм³. Сравнительный анализ метрических параметров клеток показал, что относительный прирост их в ганглиях рубца искусственно вскармливаемых животных в переходный период был выше и составил: мелких клеток – 189%; средних – 263%; крупных – 168%; против соответственно: мелких клеток – 112%; средних – 177%; крупных – 142%, в контроле. Показатель ядерно-цитоплазматического отношения всех размерных групп клеток ганглиев рубца животных опытной группы, по сравнению с предыдущим периодом значительно уменьшился и составил: мелких клеток – 0,25; средних – 0,16; крупных – 0,07. Следует отметить, что контрольные показатели ядерно-цитоплазматического отношения по сравнению с опытом были несколько выше: мелких клеток – 0,33; средних – 0,19; крупных – 0,11 (рисунок 13). Сравнительный анализ свидетельствует об интенсивности процесса дифференцировки основного клеточного состава ганглиев рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, к периоду перехода к поеданию грубого корма, что отражает адаптационно-компенсаторную перестройку нервной ткани стенки рубца в связи с характером кормления на молочном этапе. В результате сравнительного морфометрического исследования НГИ в ганглиях рубца 2,5-месячных животных установлено, что его величина неуклонно растёт в группе клеток, имеющих средние и крупные размеры, что свидетельствует об их активной функциональной позиции в переходный период. Количество глиальных клеток на один средний и крупный нейрон соответственно составляет: в контроле – $5,50 \pm 0,70$ шт.; $7,60 \pm 0,24$ шт.; в опыте – $6,50 \pm 0,33$ шт.; $8,50 \pm 0,11$ шт. Величина НГИ мелких клеток ганглиев закономерно наименьшая, как в контроле – $3,20 \pm 0,10$ шт., так и в опыте – $2,40 \pm 0,11$ шт., что, вероятно, обусловлено невысокой их функциональной активностью в качестве резервного фонда. Сравнительный анализ показывает, что изменения величины НГИ основных нейронов ганглиев рубца животных опытной группы демонстрирует направление адаптационно-компенсаторной перестройки нервной ткани стенки органа, в связи с особенностью кормления на молочном этапе. Обращает внимание, что нейроны крупных размеров в составе ганглиев локализируются отдельными группами. Их морфологические признаки указывают, что это клетки I типа Догеля. Они имеют развиваю-

щуюся систему отростков, которые принимают участие в образовании интерцеллюлярного сплетения. При морфометрическом исследовании было установлено, что дендро-аксональное дерево крупных нейронов ганглиев рубца животных опытной группы имеет более усиленное развитие по сравнению с контрольными. Для последних характерны следующие показатели: толщина аксона – $2,60 \pm 0,051$ мкм; количество дендритов – $5,80 \pm 0,182$ шт.; разветвление дендритов – $2,00 \pm 0,152$ шт. Отростковый аппарат крупных нейронов ганглиев рубца животных опытной группы в переходный период отличается увеличением основных параметров не только от контрольных, но и резким скачком от предыдущего возрастного периода. Так толщина аксона составила $2,84 \pm 0,011$ мкм, количество дендритов – $8,00 \pm 0,152$ шт., разветвление дендритов – $2,67 \pm 0,088$ шт. Относительный прирост рассматриваемых параметров соответственно был равен: 26%; 129%; 114%. Сравнительный анализ развития дендро-аксонального дерева свидетельствует, что в переходный период происходит расширение поля функциональной иннервации крупных нейронов ганглиев рубца животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт (рисунок 14). Установлено, что концентрация нуклеиновых кислот на единицу площади составила: в средних клетках в контроле – $42,00 \pm 0,33$ ус. ед., в опыте – $45,00 \pm 0,35$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $97,00 \pm 0,33$ ус. ед., в опыте – $101,00 \pm 0,20$ ус. ед. (рисунок 15).

В период адаптации ягнят к дефинитивному рациону (в 4,5 месяца) нервные ганглии межмышечного нервного сплетения рубца по топографии, особенности размещения в них ганглиозных элементов соответствуют, в основном, предыдущему периоду раннего постнатального онтогенеза. Расстояние между ганглиями увеличилось и составило: в контроле – $387,0 \pm 2,26$ мкм; в опыте – $436,0 \pm 2,63$ мкм. Ганглии сравниваемых групп отличаются по размерам и интенсивности их роста. Линейные параметры ганглиев рубца животных в контрольной группе составили $136,0 \pm 2,26$ мкм \times $235,0 \pm 1,89$ мкм, против аналогичных показателей в опытной группе – $146,9 \pm 2,62$ мкм \times $271,0 \pm 2,26$ мкм. Относительный прирост ганглиев в ширину и длину соответственно равен: в контроле – 36%; 22%; в опыте – 19%; 32%. Сравнительный анализ показывает, что в 4,5-месячном возрасте ганглии

межмышечного нервного сплетения рубца у животных опытной группы крупнее, они больше растут в длину, в отличие от контрольных животных у которых рост ганглиев в ширину доминирует над ростом их в длину. Однако это не согласуется с изменением расстояния между ганглиями в сравниваемых группах и, возможно, обусловлено особенностями роста органа в контроле и опыте. На основании проведённых исследований установлено, что рост ганглиев происходит за счёт нервных клеток, их отростков, усложнения структуры интерцеллюлярного сплетения и укрупнения нервных стволов, входящих в ганглий. Установлено, что в период адаптации животных к дефинитивному рациону в ганглиях рубца сохраняется большое клеточное разнообразие. Эта закономерность была установлена ещё на ранних этапах развития. Основная масса нейронов является клетками I типа Догеля. Клетки II типа Догеля встречаются редко. Пока ещё большое место в ганглиях занимают малодифференцированные нервные клетки и нейробласты. В период адаптации в составе ганглиев по-прежнему нервные клетки по размеру тела можно легко классифицировать на мелкие, средние и крупные. Основная масса клеток имеет средний размер, их количество увеличивается (в сравнении с предыдущим периодом) и составляет: в контроле 63%; в опыте – 70%. Они имеют средний объём тела и ядра соответственно по группам: $1409,0 \pm 14,33 \text{ мкм}^3$ и $170,0 \pm 1,30 \text{ мкм}^3$; $1651,0 \pm 11,85 \text{ мкм}^3$ и $231,0 \pm 0,68 \text{ мкм}^3$. Более крупные клетки в ганглиях рубца животных контрольной группы составляют 19%, против 13%, в опыте. Однако в группе крупных клеток заметно увеличиваются размеры клеточного тела и ядра: в контроле – $3227,0 \pm 14,86 \text{ мкм}^3$; $287,0 \pm 3,40 \text{ мкм}^3$; в опыте – $3771,0 \pm 13,86 \text{ мкм}^3$; $247,0 \pm 2,40 \text{ мкм}^3$. Наряду с крупными высокодифференцированными нейронами, в ганглиях рубца 4,5-месячных ягнят различаются и мелкие клетки. В данном возрасте их содержание в ганглиях сравниваемых групп мало различается и равно 18% и 17%. Однако их морфометрические показатели тела и ядра имеют иную закономерность: в контроле – $373,0 \pm 1,63 \text{ мкм}^3$ и $78,0 \pm 0,33 \text{ мкм}^3$; в опыте – $445,0 \pm 2,29 \text{ мкм}^3$ и $116,0 \pm 1,26 \text{ мкм}^3$. На основании сравнительного анализа установлено, что в период адаптации животных к дефинитивному рациону нервные клетки, всех размерных групп по морфометрическим показателям больше в ганг-

лиях рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, чем у находившихся на естественном вскармливании с овцематками. Следует отметить, что в данном возрастном периоде интенсивность относительного роста нервных клеток ганглиев рубца у животных, как в контроле, так и в опыте не имеет больших различий. Показатели ядерно-цитоплазматического отношения средних и крупных клеток соответственно имели близкие значения в сравниваемых группах: в контроле – 0,13 и 0,09; в опыте – 0,16 и 0,07. Это, по-видимому, является результатом стабильности взаимоотношений между ядром и цитоплазмой, и свидетельствует о завершении для большей части нейронов ганглиев этапа дифференцировки. В ганглиях рубца 4,5-месячных животных величина НГИ мелких клеток закономерно меньше, чем у клеток, имеющих большие размеры и отличается незначительно в контроле ($2,00 \pm 0,09$ шт.) и опыте ($2,20 \pm 0,10$ шт.). Очевидно, некоторое преимущество последних определялось их размерами. Морфометрическое исследование НГИ средних и крупных клеток в ганглиях рубца позволило получить соответственно следующие результаты: в контроле – $6,54 \pm 0,11$ шт. и $10,60 \pm 0,22$ шт.; в опыте – $5,90 \pm 0,20$ шт. и $8,80 \pm 0,30$ шт. Детальный сравнительный анализ позволил установить, что более раннее (в 2,5 месяца) завершение дифференцировки для большинства нейронов ганглиев рубца у животных опытной группы сопровождается уменьшением (по сравнению с контролем) НГИ средних и крупных клеток в 4,5-месячном возрасте (рисунок 16). Интерцеллюлярное сплетение ганглиев рубца животных в период адаптации к дефинитивному корму представлено ещё более сложным переплетением отростков близлежащих нейронов. Аксоны отличаются от дендритов своими размерами и значительной протяженностью. В рассматриваемом возрастном периоде толщина аксона достигает: в контроле – $2,89 \pm 0,051$ мкм; в опыте – $2,96 \pm 0,012$ мкм. Установлено усложнение системы дендритов крупных клеток. В среднем от их тела отходит в контрольной группе до $10,00 \pm 0,336$ шт. дендритических отростков, против – $12,00 \pm 0,235$ шт., в опыте. Большинство дендритических отростков древовидно ветвиться. В ганглиях рубца 4,5-месячных животных установлен средний показатель разветвления дендритов: в контроле – $3,50 \pm 0,115$ шт.; в опыте – $4,27 \pm 0,117$ шт. Сравнительный анализ по-

зволил установить, что искусственное вскармливание ягнят ЗОМ Кольво-Старт способствовало формированию более мощного дендро-аксонального дерева в группе крупных нейронов ганглиев рубца ягнят к периоду их адаптации к дефинитивному рациону (рисунок 17). На основании цитофотометрических исследований установлено, что содержание нуклеиновых кислот равно: в средних клетках в контроле – $22,00 \pm 0,22$ ус. ед., в опыте $20,00 \pm 0,11$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $77,00 \pm 0,40$ ус. ед., в опыте – $63,00 \pm 0,40$ ус. ед. (рисунок 18,19).

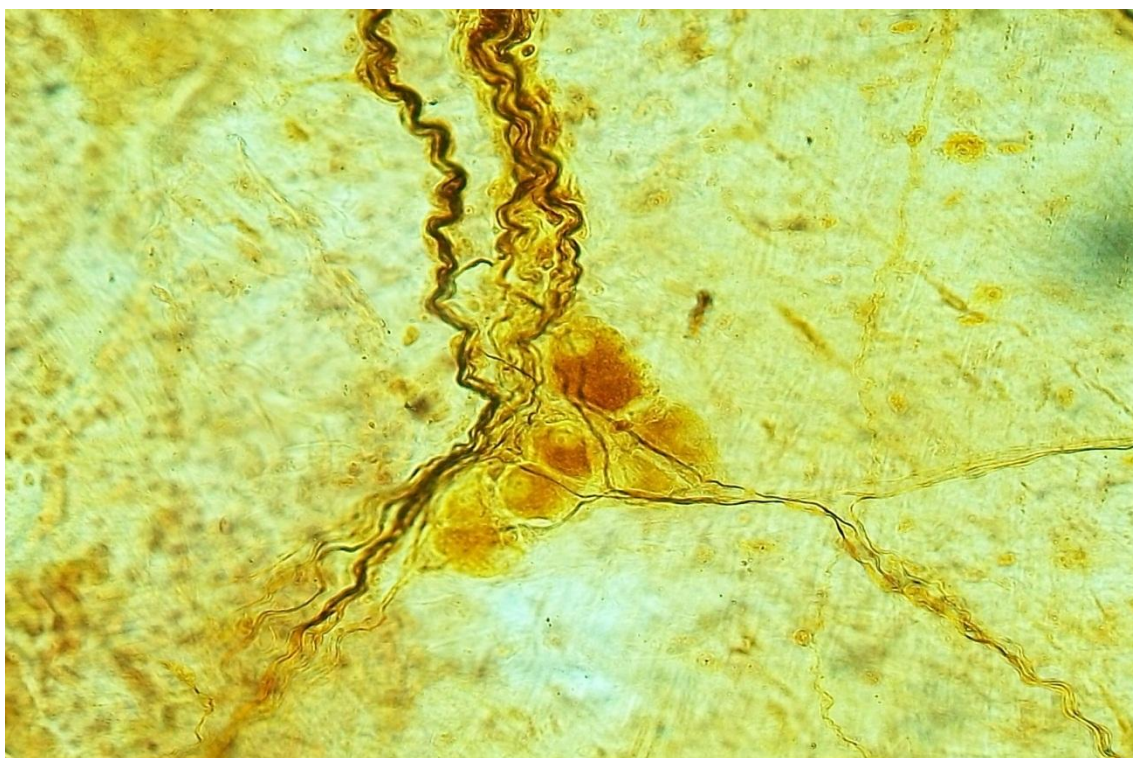


Рисунок 1. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца новорожденного ягнёнка. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 10.

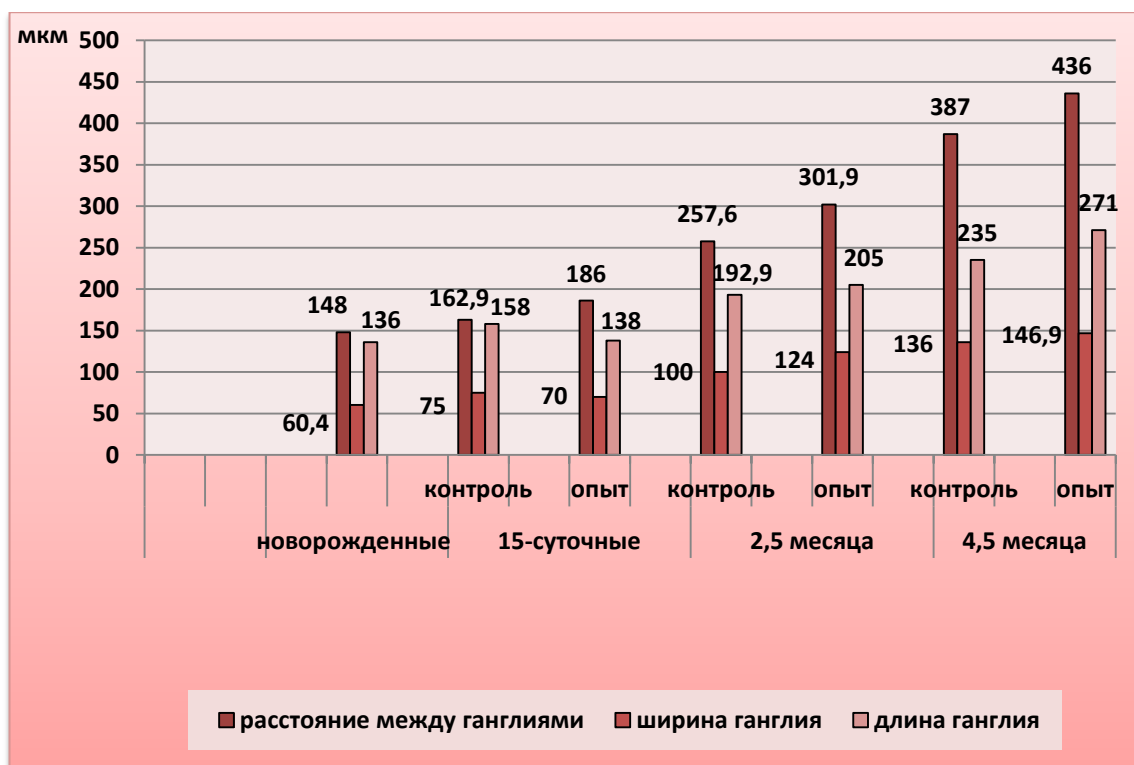


Рисунок 2. Динамика изменения размеров ганглиев рубца и расстояния между ними в постнатальном онтогенезе

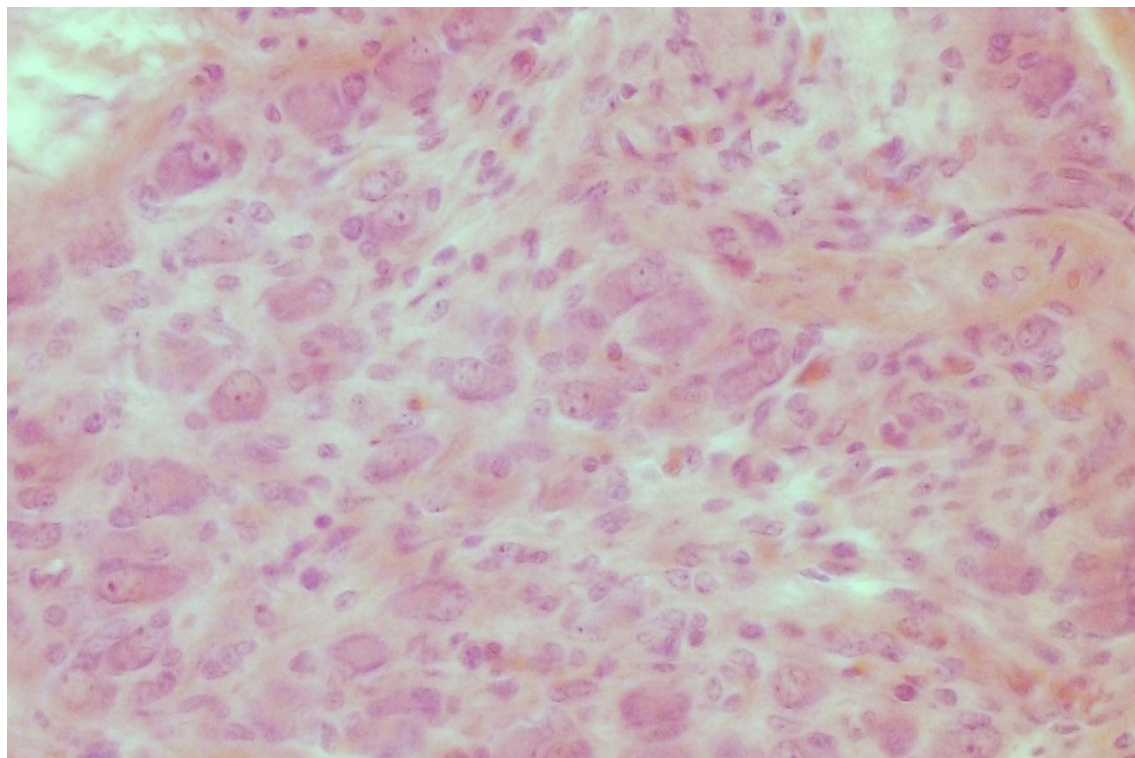


Рисунок 3. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 15-суточного ягнёнка. Контрольная группа. Доминичи – Кедровский. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

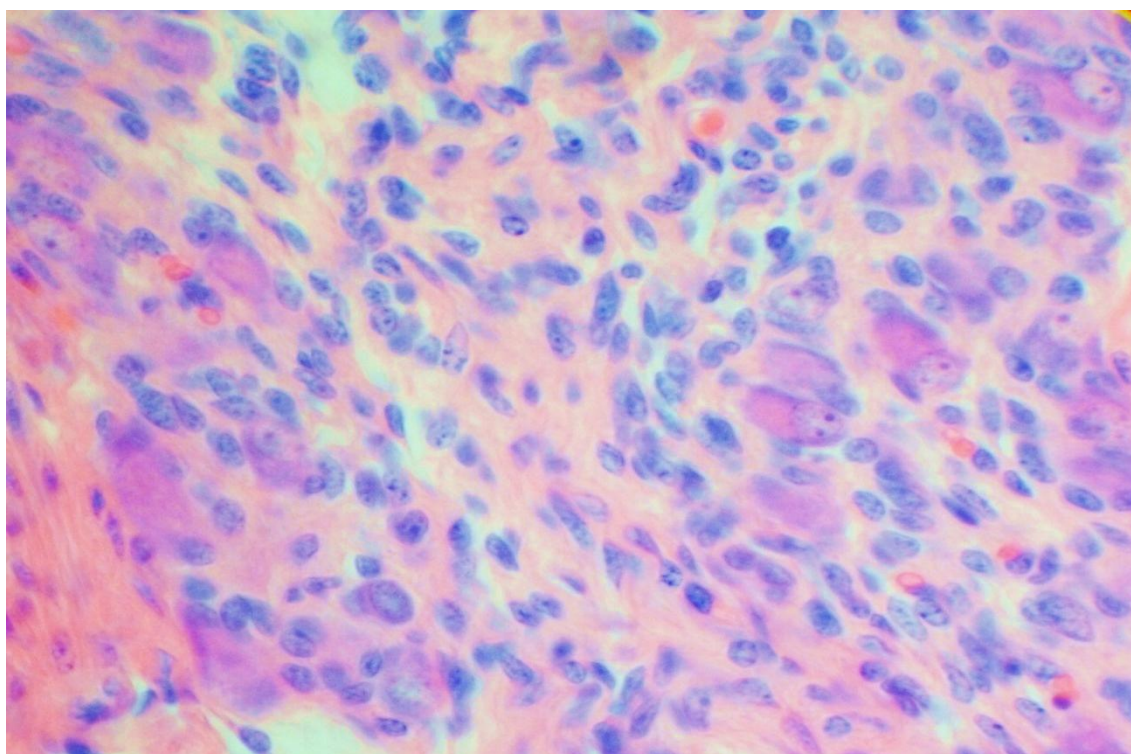


Рисунок 4. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Гематоксилин, эозин. Ув.: Ок. 5. × Об. 20.

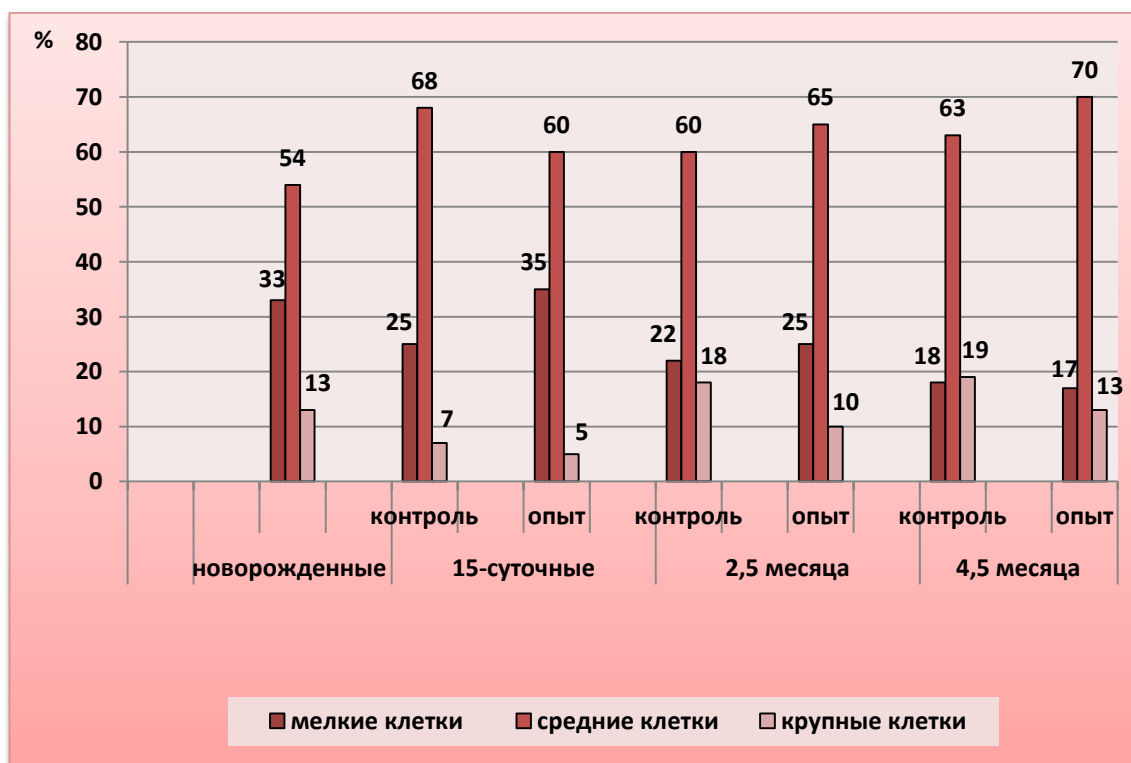


Рисунок 5. Изменения процентного соотношения нервно-клеточной популяции ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца в постнатальном онтогенезе



Рисунок 6. Динамика изменения объёма нервных клеток ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца в постнатальном онтогенезе

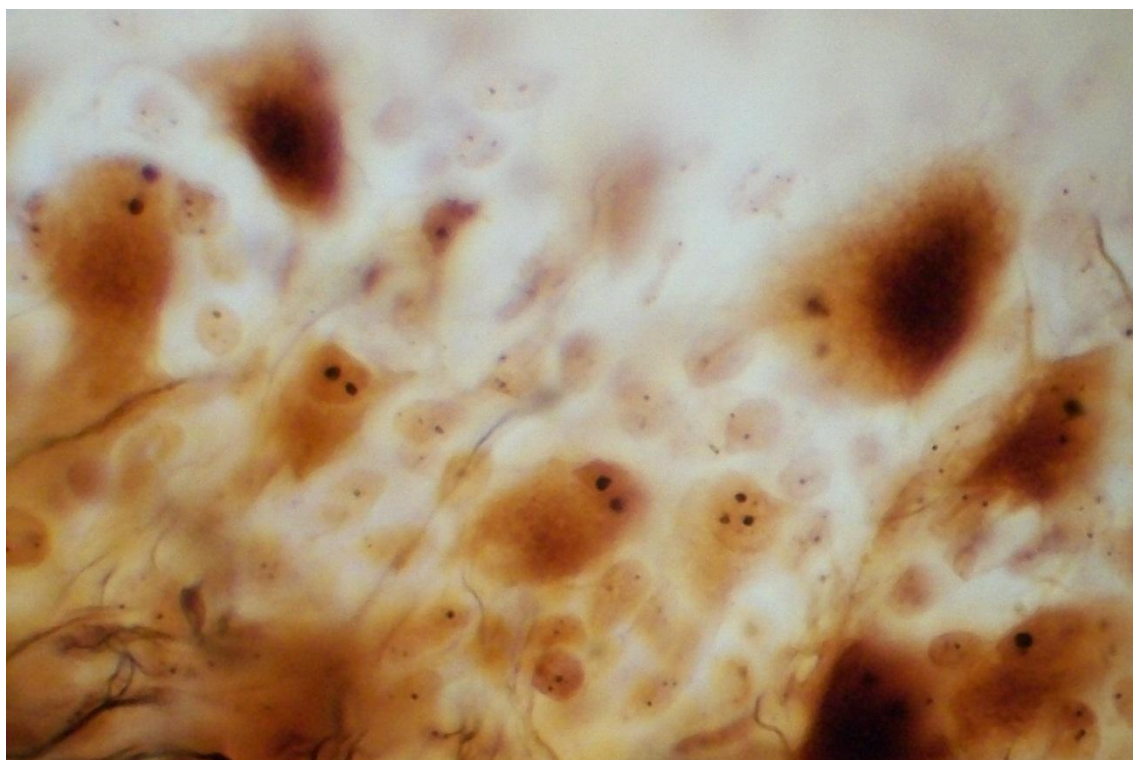


Рисунок 7. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 15-суточного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 20.

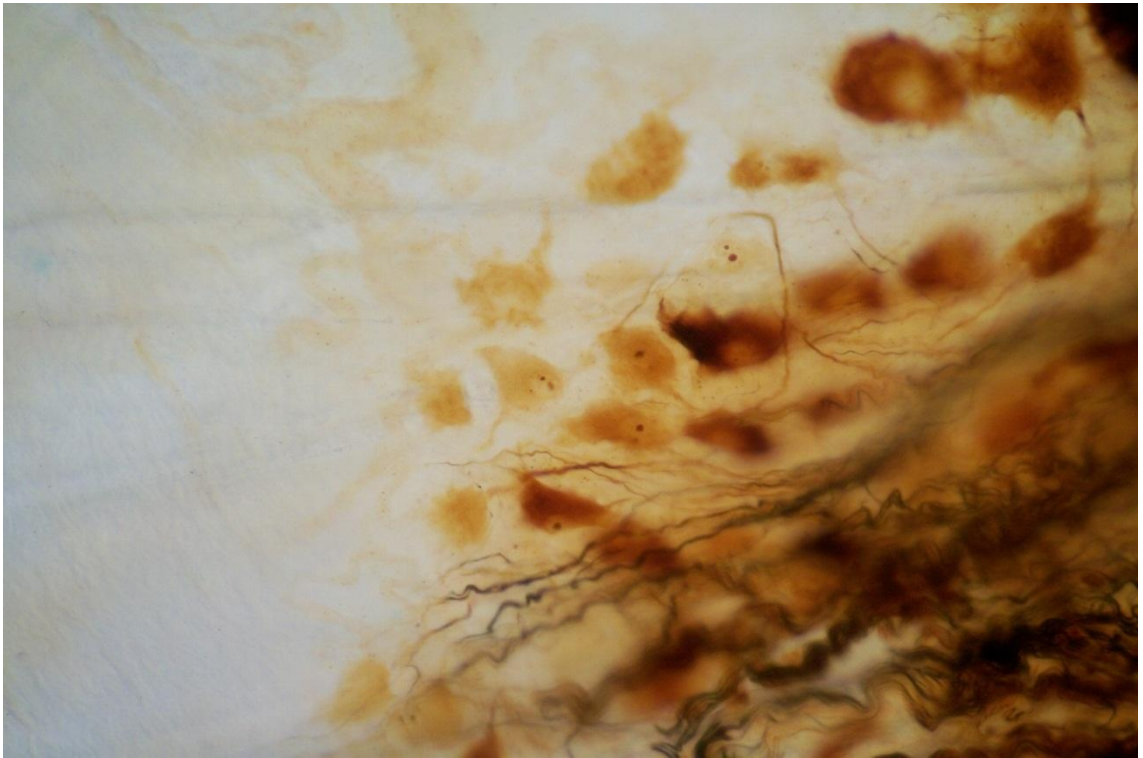


Рисунок 8. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.

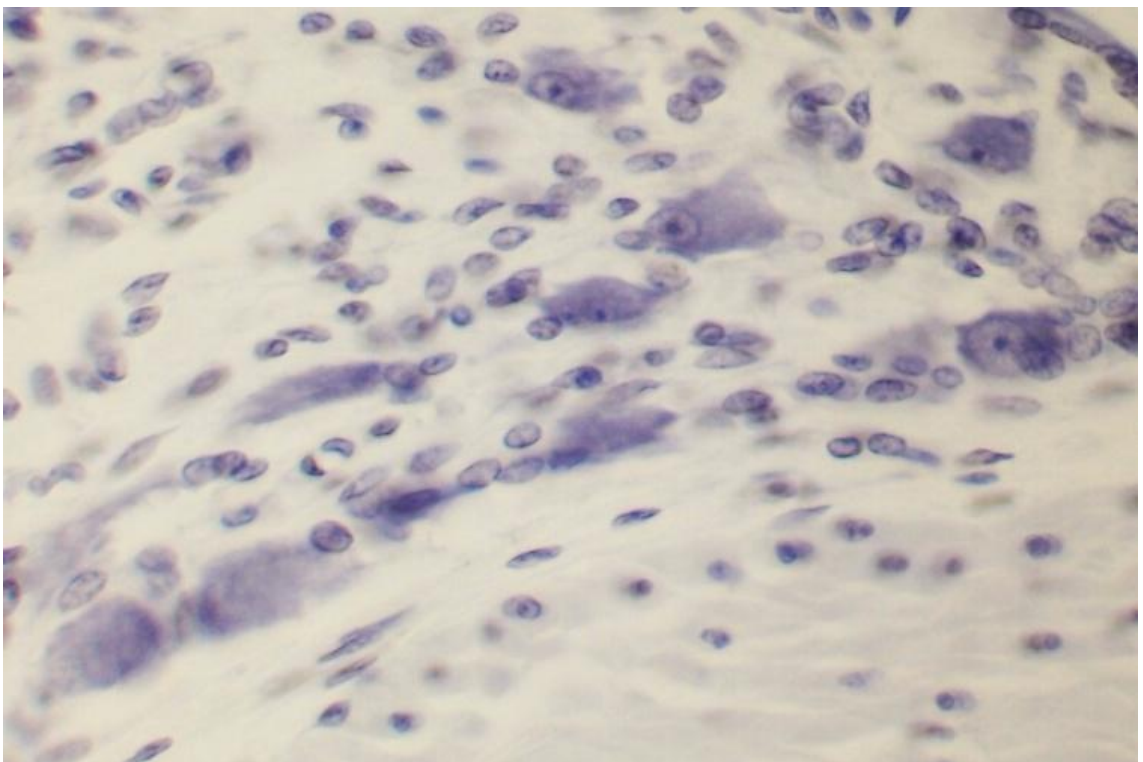


Рисунок 9. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 15-суточного ягнёнка. Контрольная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.



Рисунок 10. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 5.

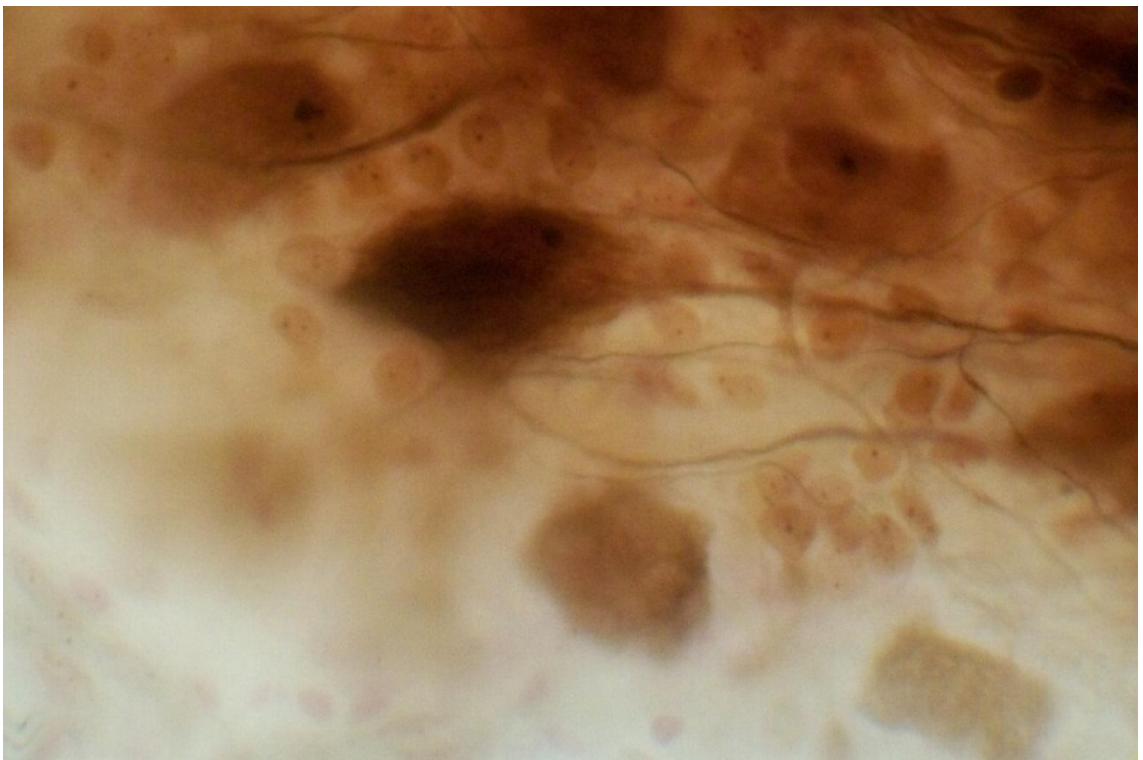


Рисунок 11. Мультиполярный нейрон I типа Догеля. Ганглий рубца 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

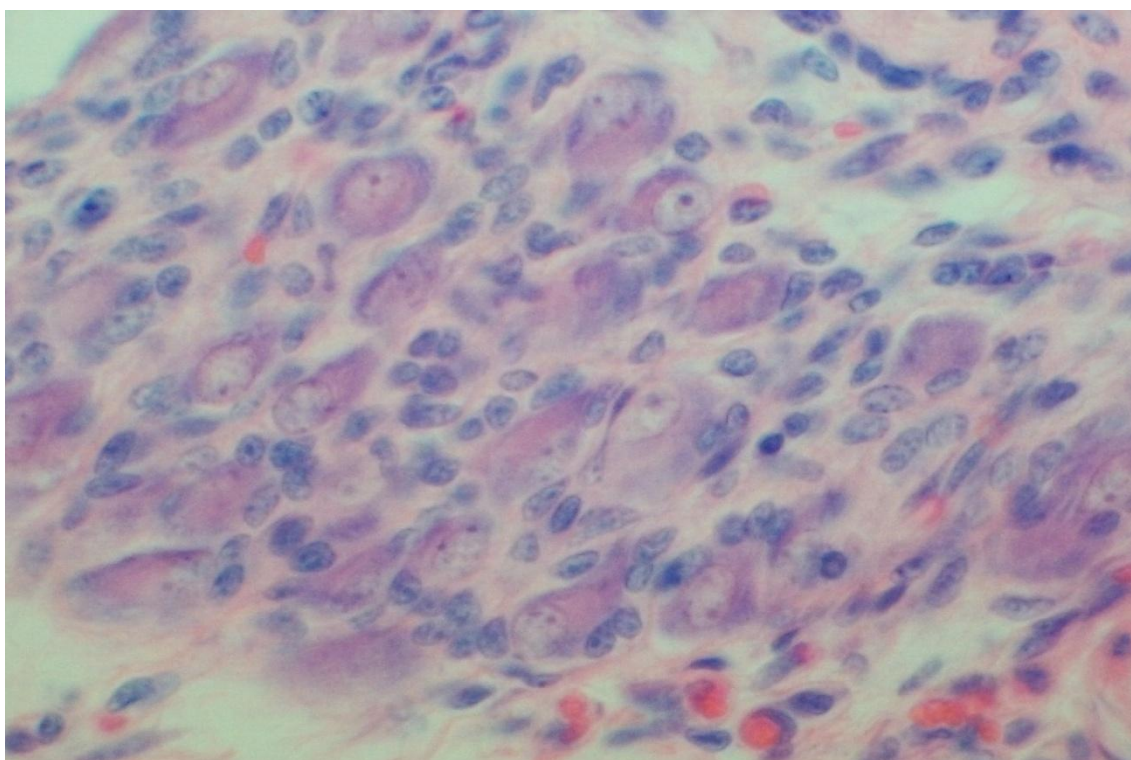


Рисунок 12. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Доминичи – Кедровский. Ув.: Ок. 5. × Об. 20.

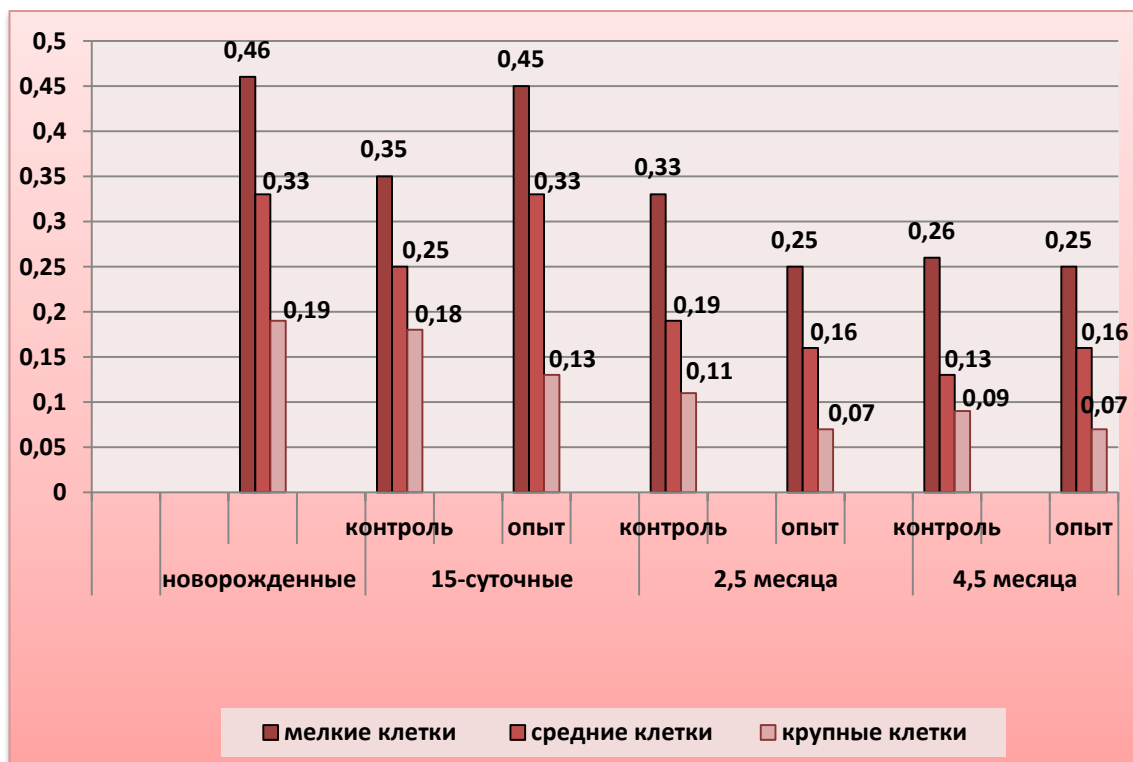


Рисунок 13. Динамика изменения ядерно-цитоплазматического отношения клеток ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца в постнатальном онтогенезе

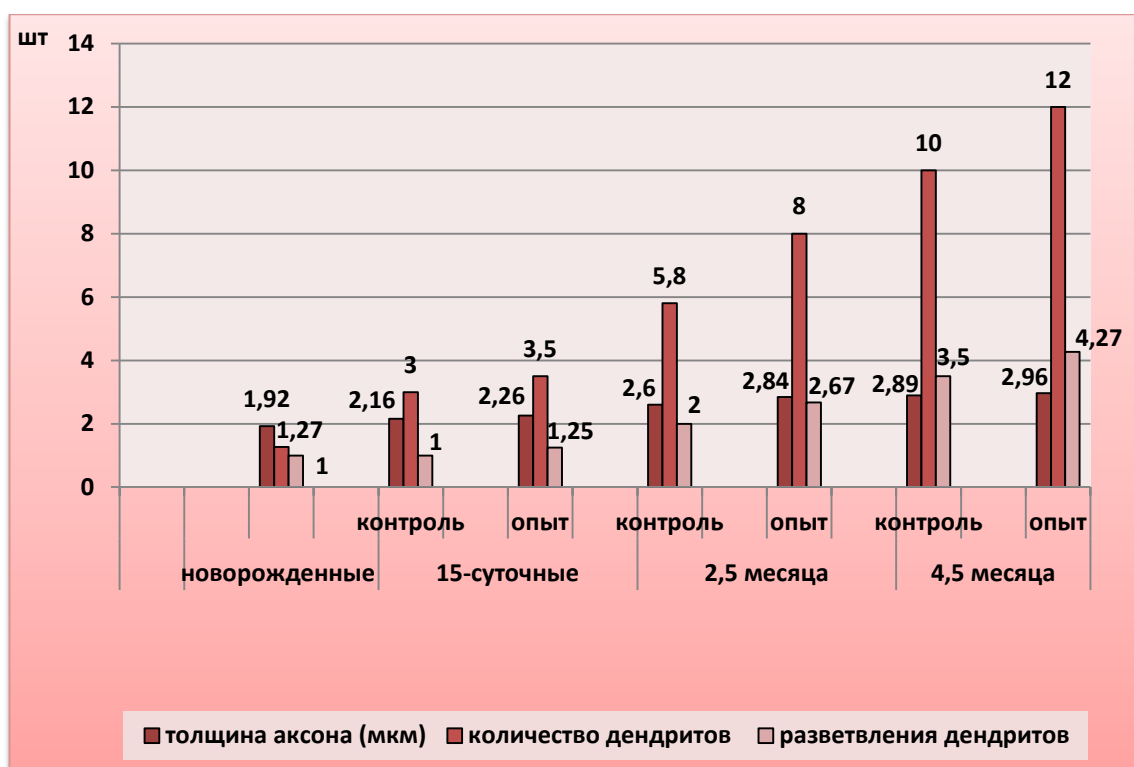


Рисунок 14. Динамика изменения дендро-аксональных показателей крупных клеток ганглиев рубца в постнатальном онтогенезе

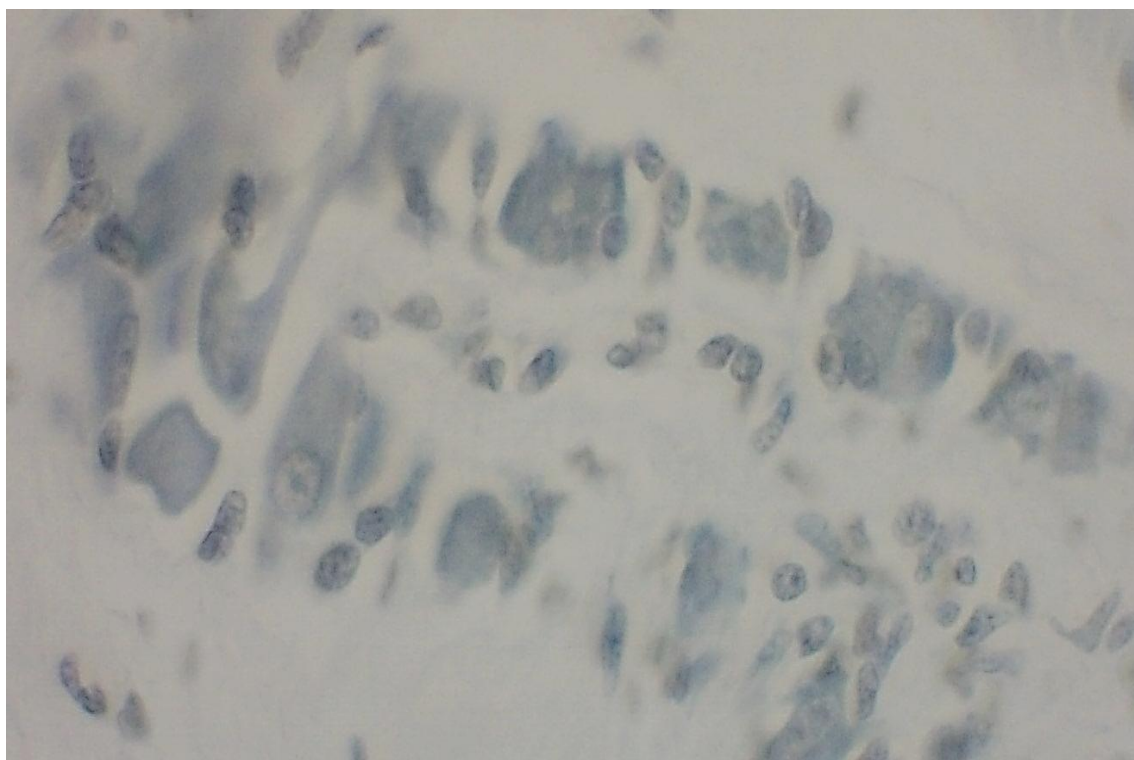


Рисунок 15. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 16. × Об. 5.

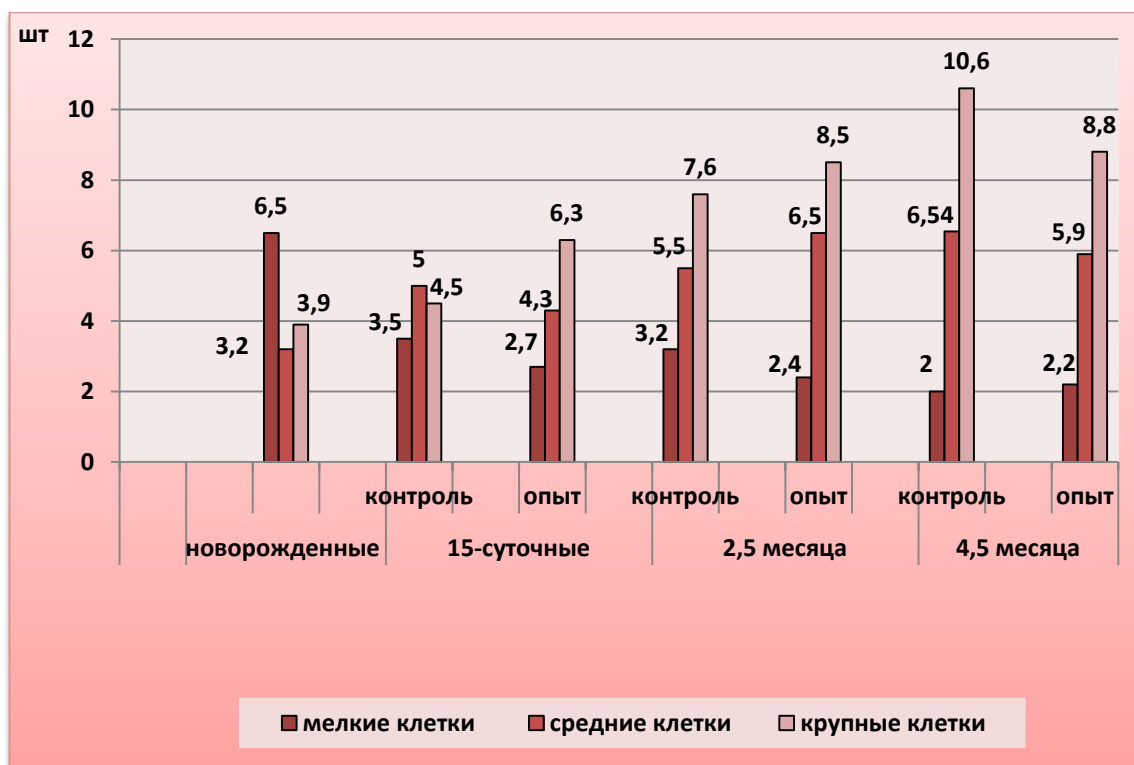


Рисунок 16. Динамика изменения нейро-глиального индекса нервных клеток ганглиев рубца в постнатальном онтогенезе

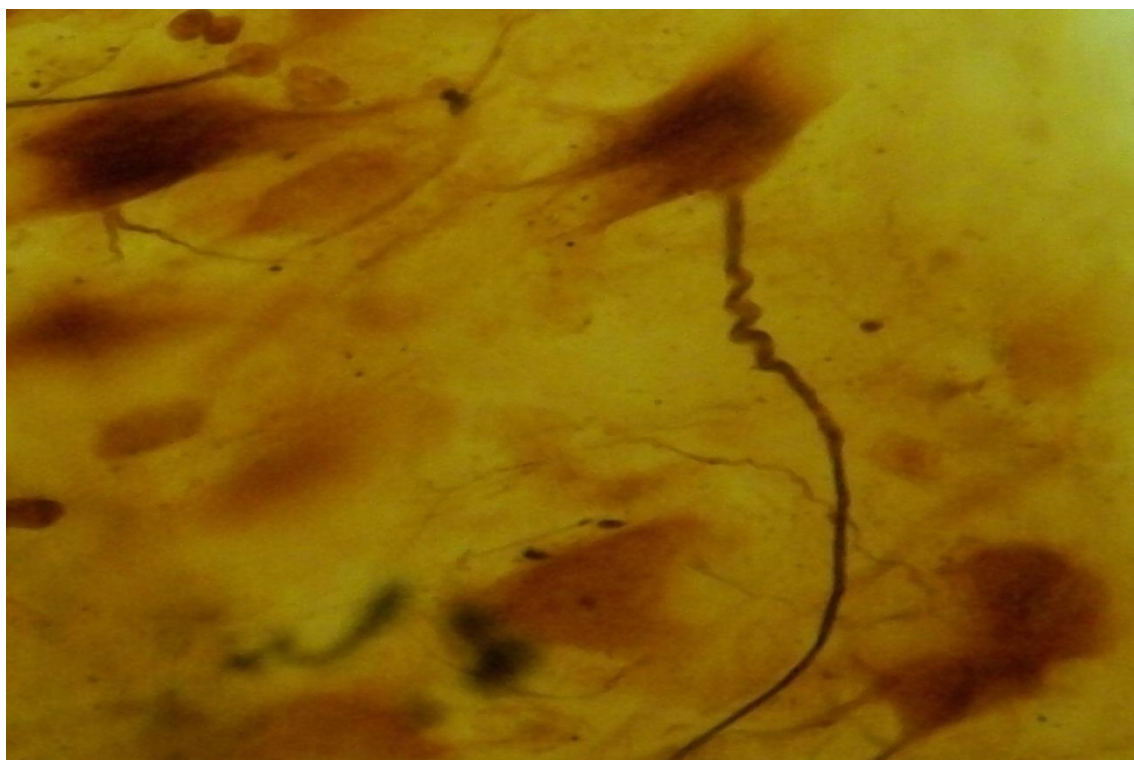


Рисунок 17. Мультиполярный нейрон I типа Догеля. Ганглий рубца 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.



Рисунок 18. Динамика изменения концентрации нуклеиновых кислот в единице площади средних и крупных клеток ганглиев рубца в постнатальном онтогенезе

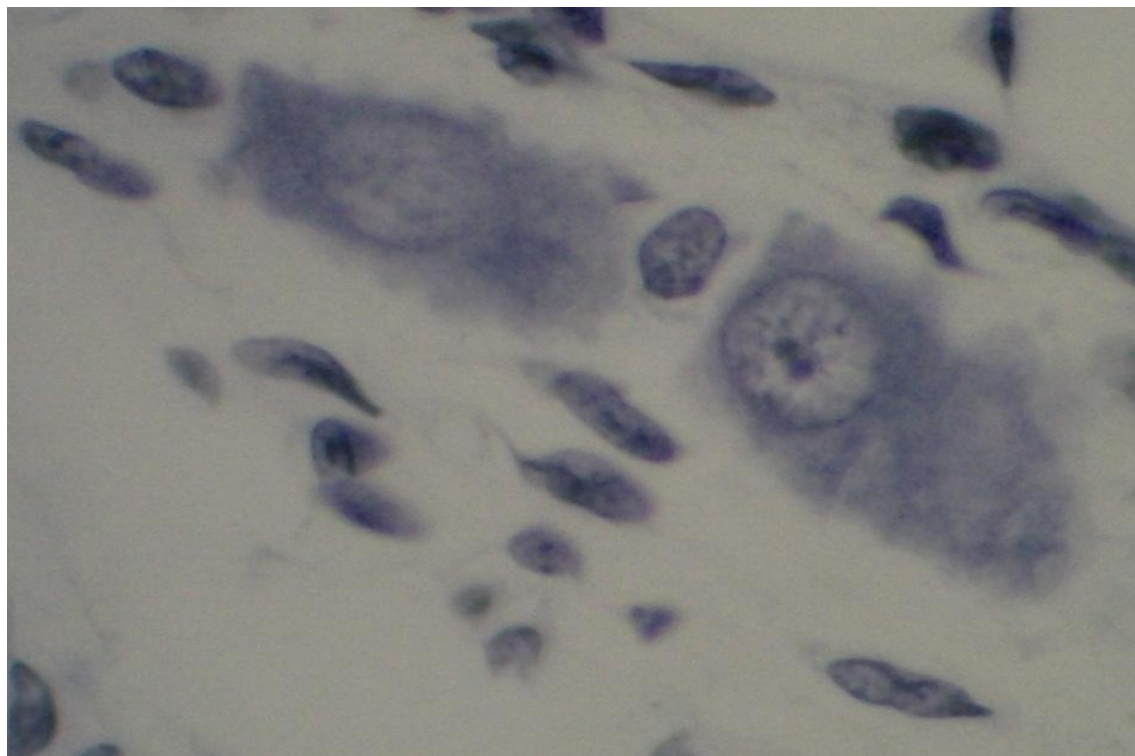


Рисунок 19. Ганглий межмышечного нервного сплетения рубца 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

3.2. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения сетки овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании

В данном разделе представлены результаты исследований выполненных совместно с О.С. Бушукиной и В.А. Здоровининым (Вечканова Н.А., 2013; 2014; 2015), которые расширены, уточнены и дополнены. В новорожденный период межмышечное нервное сплетение стенки сетки ягнят эдильбаевской породы представлено крупными волокнами, которые имеют сложный волнообразный ход. В составе нервных пучков сплетения заметно выделяются отдельные толстые, сильно воспринимающие серебро, волокна. На значительном протяжении этих волокон отмечается неровная поверхность, что свидетельствует о происходящих в них процессах миелинизации. По ходу нервных пучков располагаются нервные ганглии, которые в новорожденный период выглядят, как компактные скопления нервных клеток (рисунок 20). Нервные волокна, подходя к ганглиям проникают в них и ветвятся по рассыпному типу с образованием более мелких пучков, которые образуют между собой анастомозы и формируют густую межклеточную сеть. По принципиальным позициям строение межмышечных нервных ганглиев сетки ягнят эдильбаевской породы, имеет сходство с аналогичными ганглиями сетки ягнят советского меринуса, что было установлено, при проведении совместных исследований с О.С. Бушукиной (2006; 2007).

Морфологическое и морфометрическое исследование ганглиев сетки ягнят эдильбаевской породы показало, что расстояние между ними в новорожденный период составляет $130,0 \pm 0,66$ мкм. Их ширина и длина соответственно равны $94,0 \pm 0,65$ мкм \times $188,0 \pm 0,65$ мкм (таблица 2, приложение; рисунок 21). Нервные клетки ганглиев в данный возрастной период отличаются друг от друга строением, размерами ядра и цитоплазмы. Глиальные клетки имеют овальные, слегка вытянутые ядра, в них отмечается большое содержание хроматина. При светомикроскопических исследованиях – это довольно мелкие клетки, их цитоплазма практически не выявляется. Как показали результаты исследования, дифференцировка

нейрон-глиальной системы в ганглиях сетки новорожденных животных происходит асинхронно. Об этом свидетельствует разнообразие нервно-клеточных форм ганглиев: аполярных, монополярных и мультиполярных. На импрегнированных препаратах они отличаются слабой восприимчивостью к солям серебра. Особенностью строения ганглиев сетки новорожденных животных является наличие в их составе юных нейронов. Для них показательно развитие нейрофибрилярного аппарата, в связи с чем они хорошо импрегнируются. Ядра их окружены уже большим слоем нейроплазмы, которая придаёт полигональную форму перикариону, и содержат обычно 1 – 2 ядрышка. От тела клеток юных нейронов отходит хорошо сформированный аксон и пока ещё единичное количество дендритических отростков. Наличие большого количества синаптических связей между нервными элементами в ганглиях отражает их физиологическую активность. Морфометрические измерения клеток ганглиев сетки на этапе новорожденности позволили установить, что основными являются клетки средних размеров, количество которых составляет 68%. Они имеют объём тела $525,0 \pm 6,57 \text{ мкм}^3$ и ядра $104,0 \pm 2,20 \text{ мкм}^3$. Ядерно-цитоплазматическое отношение средних клеток составило 0,25, что показывает высокий темп роста их цитоплазмы, но и одновременно – малодифференцированный уровень. Содержание крупных и мелких клеток было 10% и 22%, соответственно. Крупные клетки выделялись существенным ростом тела – $1450,0 \pm 6,57 \text{ мкм}^3$ и ядра $145,0 \pm 3,30 \text{ мкм}^3$. Показатель ядерно-цитоплазматического отношения крупных клеток составил 0,11, что характерно для высокодифференцированных юных нейронов, находившихся на стадии роста. Мелкие клетки в ганглиях имели средний объём тела $166,0 \pm 0,62 \text{ мкм}^3$ и ядра $51,5 \pm 1,30 \text{ мкм}^3$. Высокое ядерно-цитоплазматическое отношение (0,45) свидетельствовало об их принадлежности к клеткам нейробластического типа. При измерении величины НГИ было установлено, что количество глиоцитов, приходящихся на одну клетку зависит от размеров и составило: мелких – $6,50 \pm 0,24$ шт.; средних – $4,10 \pm 0,22$ шт.; крупных – $4,60 \pm 0,30$ шт. Возможно, что роль нейро-глиальных отношений определяется уровнем их метаболической активности на данном этапе морфогенеза. Крупные нервные клетки в ганглиях сетки новорожденных ягнят

проявляют морфологическое сходство с клетками I типа Догеля. Средний показатель толщины их аксона равен $2,14 \pm 0,006$ мкм. От тела клетки в среднем отходит до $2,60 \pm 0,183$ шт. дендритических отростков. В этот период развития дендриты имеют $1,78 \pm 0,222$ шт. вторичных ветвлений. Наличие синаптических связей с крупными нервными клетками доказывает их участие в нервно-рефлекторной деятельности органа. Количественная оценка содержания нуклеиновых кислот показала: в средних клетках – $22,00 \pm 0,35$ ус. ед.; в крупных клетках – $83,00 \pm 0,10$ ус. ед.

На молочном этапе развития нервная ткань стенки сетки продолжает развиваться у ягнят, как в контрольной, так и в опытной группах (рисунок 22). У 15-суточных животных, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, расстояние между ганглиями межмышечного сплетения было равно $149,0 \pm 0,49$ мкм, тогда как в опытной группе они находятся ближе по отношению друг к другу – $134,0 \pm 0,66$ мкм ($B=3\%$). В процессе структурных преобразований в ганглиях отмечается доминирующий рост в ширину. Её средний показатель составил: в контроле – $129,0 \pm 0,47$ мкм ($B=37\%$); в опыте – $107,0 \pm 0,66$ мкм ($B=14\%$). Менее значительный рост ганглиев в длину наблюдается в сетке ягнят, находившихся с овцематками на естественном вскармливании, где данная величина была равна $191,0 \pm 2,26$ мкм ($B=2\%$). Обращает внимание, что длина ганглиев сетки животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в 15-суточном возрасте становится меньше ($177,0 \pm 2,26$ мкм), чем в новорожденный период. Очевидно, это связано с делением ганглиев на более мелкие. Приходилось наблюдать одиночные нервные клетки по ходу нервных волокон, а также небольшие скопления нервных клеток, лежащих в виде узкой цепочки. При изучении морфометрических данных, изменения объёма нервных клеток ганглиев сетки 15-суточных животных в группах сравнения выявлено, что размеры их сильно варьируют (рисунок 23, 24). Мелкие клетки различались по форме тела на аполярные и монополярные. Они имели объём тела и ядра соответственно: в контроле – $194,0 \pm 1,34$ мкм³ и $49,0 \pm 0,80$ мкм³; в опыте – $142,0 \pm 1,34$ мкм³ и $50,0 \pm 0,44$ мкм³. Средние клетки, главным образом мультиполярные с объёмом тела $643,0 \pm 1,13$ мкм³ и ядра $102,0 \pm 1,14$ мкм³ в кон-

трольной группе, против, соответственно $546,0 \pm 1,17 \text{ мкм}^3$ и $138,0 \pm 2,20 \text{ мкм}^3$, в опыте (рисунок 25). Размеры мелких и средних клеток в ганглиях сетки ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, значительно увеличились, при сравнении их с показателями новорожденного периода. Их относительный прирост был равен: мелких – 17%; средних – 23%. Сравнимые показатели у животных опытной группы отличались, как по абсолютным величинам, так и по темпам относительного прироста (таблица 2, приложение). Однако существенным ростом выделялись крупные клетки. Объём тела и ядра соответственно составил: в контроле – $1719,0 \pm 6,53 \text{ мкм}^3$ и $153,0 \pm 3,12 \text{ мкм}^3$; в опыте – $1909,0 \pm 6,33 \text{ мкм}^3$ и $340,0 \pm 4,33 \text{ мкм}^3$. Заметно увеличился, по отношению к контролю, относительный прирост крупных нейронов ($V=32\%$) в ганглиях сетки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт. При изучении количественного содержания нервных клеток, относящихся к разным размерным группам, в ганглиях межмышечного сплетения сетки животных 15-суточного возраста было установлено: в контрольной группе мелких клеток – 11%, средних клеток – 70%, крупных клеток – 19%; в опытной группе – мелких клеток – 18%, средних клеток – 68%, крупных клеток – 14% (рисунок 26). Сравнительный анализ показывает, что у ягнят, находившихся на искусственном кормлении ЗОМ Кольво-Старт на молочном этапе, в составе ганглиев увеличивается, по отношению к контрольным показателям, число мелких клеток, тогда как средних и крупных – уменьшается. Ядерно-цитоплазматическое отношение мелких, средних и крупных нервных клеток соответственно равно: в контроле – 0,33; 0,18; 0,09; в опыте – 0,55; 0,33; 0,22. Сравнительный анализ величины ядерно-цитоплазматического отношения показывает, что она больше в нервных клетках ганглиев сетки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт на молочном этапе. Это свидетельствует о преобладающем темпе роста ядра по отношению к цитоплазме в группе мелких, средних и крупных клеток и замедлении их дифференцировки, по отношению к аналогичным показателям в группе животных, находившихся на естественном вскармливании с овцематками. Исследование по изучению нейроглиального индекса (НГИ), как критерия в оценке этапов морфогенеза и морфофункциональной характеристики нейронов в раннем постна-

тальном онтогенезе, показало его неоднозначные результаты у мелких, средних и крупных клеток соответственно, как в контроле ($5,03 \pm 0,11$ шт.; $8,00 \pm 0,35$ шт.; $8,30 \pm 0,50$ шт.), так и опыте ($4,70 \pm 0,20$ шт.; $6,30 \pm 0,44$ шт.; $9,70 \pm 0,40$ шт.). Рассматривая изменение величины НГИ нервных клеток ганглиев сетки 15-суточных животных нельзя не обратить внимание на его уменьшение по сравнению с предыдущим возрастным периодом в группе мелких клеток и одновременный подъём у клеток средних и крупных размеров. При этом наибольшая величина НГИ, в данный возрастной период, была установлена у крупных клеток ганглиев сетки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, что, возможно, является результатом их адаптационно-компенсаторной перестройки. Одновременно у крупных нейронов ганглиев сетки сравниваемых групп отмечается равномерное и значимое увеличение почти всех основных показателей дендро-аксонального дерева. В отростковом аппарате крупных клеток происходит увеличение, по отношению к новорожденному периоду, толщины аксона: в контроле до $2,56 \pm 0,014$ мкм; в опыте – до $2,33 \pm 0,020$ мкм. Увеличивается количество ответвлений дендритов крупных нейронов: в контроле – $4,80 \pm 0,130$ шт.; в опыте – $5,50 \pm 0,093$ шт. Вторичное разветвление дендритов клеток, имеющих крупные размеры в ганглиях сетки 15-суточных ягнят составило: в контроле – $1,80 \pm 0,307$ шт.; в опыте – $2,50 \pm 0,093$ шт. Следует отметить, что дендро-аксональное дерево крупных нейронов ганглиев сетки ягнят при искусственном вскармливании опережает по основным показателям таковые у нейронов ганглиев животных контрольной группы. Цитофотометрия содержания нуклеиновых кислот составила: в средних клетках в контроле – $48,00 \pm 0,33$ ус. ед., в опыте – $18,00 \pm 0,25$ ус. ед.; в крупных клетках в контроле – $90,00 \pm 0,44$ ус. ед., в опыте – $104,00 \pm 0,20$ ус. ед. (рисунок 27).

В переходный период (2,5 месяца) межмышечное нервное сплетение стенки сетки образовано, главным образом, тонкими нервными пучками, состоящими из миелиновых и безмиелиновых нервных волокон. Сплетение мелкопетлистое в области дна сетки. В нем выявляется большое количество ганглиев (рисунок 28). Расстояние между ганглиями увеличилось, по сравнению с предыдущим возрастом, и составило в контроле $208,0 \pm 1,34$ мкм, а в опыте – $148,0 \pm 0,98$ мкм. К перио-

ду перехода ягнят на поедание грубого корма линейные размеры, достигаемые ганглиями в сетке контрольной группы составили $180,0 \pm 1,71$ мкм \times $265,0 \pm 1,73$ мкм, против аналогичных показателей в опыте – $139,0 \pm 0,80$ мкм \times $190,0 \pm 1,72$ мкм. При сравнительном анализе роста ганглиев сетки рассматриваемых групп животных установлено, что у ягнят 2,5-месячного возраста, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, они крупнее и характеризуются пропорциональным ростом в длину ($B=39\%$) и ширину ($B=40\%$). Относительный прирост метрических параметров линейных размеров ганглиев в опытной группе показывает, что рост в ширину ($B=30\%$) опережает их длину ($B=7\%$). Очевидно, что данный факт отражает адаптивную перестройку нервной ткани стенки, в связи с особенностью роста органа у животных опытной группы. Следует отметить, что на переходном этапе, в группах сравнения, отмечается прогрессивное развитие основных морфологических характеристик ганглиев межмышечного сплетения сетки. Ганглии отличаются многоклеточностью (рисунок 29). На импрегнированных по Бильшовскому-Грос препаратах нервные клетки можно легко разделить по морфометрическим параметрам, как и на ранних этапах развития, на три размерные группы. К мелким относятся безотростчатые клетки, чаще округлой формы, с зернистой цитоплазмой, имеющие объём тела: в контроле $303,0 \pm 1,09$ мкм³; в опыте – $199,0 \pm 1,78$ мкм³ и объём ядра: в контроле $79,0 \pm 0,66$ мкм³; в опыте – $62,0 \pm 1,40$ мкм³. Мелкие клетки имеют большое светлое ядро, лежащее в центре тела или смещённое на периферию. Они в составе ганглиев немногочисленные и составляют по группам: в контроле – 11%; в опыте – 22%. Следует отметить, что количество мелких клеток в ганглиях сетки ягнят 2,5-месячного возраста, получавших ЗОМ Кольво-Старт, больше, чем в предыдущем периоде, а также в два раза превышает контрольный показатель. Клетки средних размеров отличаются размером тела и ядра: в контроле – $1291,0 \pm 6,91$ мкм³ и $156,0 \pm 2,60$ мкм³; в опыте – $956,0 \pm 4,90$ мкм³ и $175,0 \pm 2,45$ мкм³. Число клеток средних размеров в составе ганглиев уменьшилось в обеих группах (по сравнению с предыдущим периодом) и составило: в контроле 60%; в опыте – 56%. Сравнительный анализ показал, что относительный прирост их тела в ганглиях сетки в переходный период у искусст-

венно вскармливаемых животных был ниже и составил 75%, против 100%, в контроле. Однако, иная закономерность постнатального морфогенеза была установлена в группе крупных нейронов ганглиев сетки ягнят 2,5-месячного возраста, в связи с характером их кормления. Заметно увеличиваются в ганглиях сетки животных опытной группы размеры клеточного тела и ядра крупных нейронов – $3558,0 \pm 15,09$ мкм³ и $350,0 \pm 5,04$ мкм³, против аналогичных показателей в контроле – $2825,0 \pm 13,53$ мкм³ и $280,0 \pm 4,70$ мкм³. Сравнительный анализ метрических параметров крупных клеток в переходный период показал, что относительный прирост их в ганглиях сетки искусственно вскармливаемых животных выше (В=86%), чем контрольный показатель (В=64%). Величина ядерно-цитоплазматического отношения нервных клеток ганглиев сетки животных 2,5-месячного возраста опытной группы, по сравнению с предыдущим периодом уменьшилась и составила: мелких клеток – 0,45; средних клеток – 0,22; крупных клеток – 0,11 (рисунок 30). Это свидетельствует об интенсивности процесса дифференцировки крупных нейронов, у которых рост цитоплазмы значительно доминирует над ядром (В=3%). Одновременно морфогенез средних клеток характеризуется глубокими преобразованиями, происходящими в ядре (В=27%). Контрольные показатели ядерно-цитоплазматического отношения составили: мелких клеток – 0,35; средних клеток – 0,13; крупных клеток – 0,11. Данные показатели отличались от предыдущего периода, что было обусловлено высоким относительным приростом ядер мелких клеток (В=61%), средних клеток (В=53%), крупных клеток (В=83%). При морфологическом анализе ганглиев сетки 2,5-месячных животных было установлено, что в обеих исследуемых группах большая часть клеток является клетками I типа Догеля (рисунок 31, 32). В отдельных ганглиях нами выделены единичные клетки, которые по морфологическим признакам соответствовали классическим нейронам II типа Догеля. В переходный период было отмечено в ганглиях сетки животных как контрольной, так и опытной групп усиление реактивно-деструктивных изменений. Некоторые из нервных волокон, наряду с усиленной импрегнацией становятся варикозно-утолщёнными, а местами подвергаются набуханию. Деструктивные изменения одновременно охватывают и единичные

клетки ганглиев. Гибнущие нейроны уменьшаются в размере и сморщиваются. В их цитоплазме появляются вакуоли, исчезает фибриллярная структура. Анализ морфометрических исследований НГИ в ганглиях сетки ягнят 2,5-месячного возраста показал, что количество глиоцитов, приходящихся на одну нервную клетку зависит от её размера и составляет в контроле: мелких – $4,60 \pm 0,35$ шт.; средних – $8,60 \pm 0,24$ шт.; крупных – $9,50 \pm 0,30$ шт., а в опыте: мелких – $4,00 \pm 0,22$ шт.; средних – $7,70 \pm 0,35$ шт.; крупных – $10,20 \pm 0,40$ шт.. Обращает внимание, что величина НГИ мелких и средних клеток меньше, а крупных нейронов больше, чем контрольный показатель и указывает на адаптационно-компенсаторную перестройку нейрон-глиальных отношений, в связи с характером кормления. При морфологическом исследовании ганглиев межмышечного сплетения сетки животных в переходный период установлено, что клеточный состав очень разнообразен. Тем не менее, цитоархитектоника ганглиев характеризуется выраженной клеточной типизацией. Дальнейшее развитие крупных нейронов выразилось не только в увеличении размеров, но и в образовании дополнительных отростков, утолщении их и дальнейшем усложнении ветвлений. Морфометрические параметры дендроаксонального дерева составили в контроле: толщина аксона – $2,72 \pm 0,051$ мкм; количество дендритов – $6,80 \pm 0,20$ шт.; разветвление дендритов – $2,30 \pm 0,119$ шт.; в опыте – толщина аксона – $2,61 \pm 0,032$ мкм; количество дендритов – $7,20 \pm 0,260$ шт.; разветвление дендритов – $2,80 \pm 0,111$ шт. Сравнительный анализ показывает, что в архитектонике отросткового аппарата крупных нейронов ганглиев сетки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, происходит заметное утолщение аксона ($V=12\%$) и усиленное развитие дендритного аппарата (рисунок 33). Установлено, что на единицу площади концентрация нуклеиновых кислот составила: в средних клетках в контроле – $20,00 \pm 0,20$ ус. ед., в опыте – $44,00 \pm 0,11$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $98,00 \pm 0,40$ ус. ед., в опыте – $108,00 \pm 0,33$ ус. ед. (рисунок 34).

У 4,5-месячных животных при переходе на дефинитивный корм межмышечное нервное сплетение сетки представляет мощную сеть нервов, построенную из различных петель. Расстояние между ганглиями меняется, по сравнению с предыдущим возрастом и составило: в контроле – $226,0 \pm 2,26$ мкм ($V=9\%$); в опыте –

218,0±2,63 мкм (B=47%). Ганглии имеют разнообразную форму. Длина значительно больше, чем ширина. Линейные размеры ганглиев сетки в сравниваемых группах отличаются интенсивностью роста: в контроле – 192,0±0,84 мкм (B=7%) × 365,0±4,60 мкм (B=38%); в опыте – 189,0±0,48 мкм (B=36%) × 364,0±2,63 мкм (B=92%). Сравнительный анализ показывает, что в 4,5-месячном возрасте ганглии межмышечного нервного сплетения сетки у животных опытной группы по метрическим параметрам близки к контрольному показателю и характеризуются высокой напряжённостью роста. В период адаптации животных сравниваемых групп к дефинитивному корму, ганглии сетки по размерам нервных клеток, степени зрелости не однородны. При изучении морфологии ганглиев сетки и цитоархитектоники было установлено методом Бильшовского-Грос, что нервные клетки отличаются большим многообразием форм и тинкториальными свойствами. Было отмечено, что некоторые нейроны достигают очень крупных размеров и гипераргирофильны. В их цитоплазме происходит слипание нейрофибрилярного аппарата и огрубение. Повышение аргирофилии и утолщение наблюдается и у отростков в непосредственной близости от тела нейрона (рисунок 35, 36). При изучении процентного соотношения содержания в составе ганглиев сетки клеток, имеющих разные морфометрические параметры было установлено, что основными являются клетки средних размеров: в контроле – 66%; в опыте – 70%. Количество крупных клеток, по сравнению с предыдущим периодом, уменьшилось, как в контроле (22%), так и опыте (20%). Содержание мелких клеток в сравниваемых группах было равно 12% от всего клеточного фонда. Сравнительный анализ показывает, что в 4,5-месячном возрасте у ягнят, находившихся на искусственном кормлении ЗОМ Кольво-Старт, в составе ганглиев сетки увеличивается (по сравнению с предыдущим периодом) содержание клеток среднего размера, тогда как мелких и крупных клеток становится меньше. Обращает внимание, что содержание крупных нейронов в ганглиях сетки животных опытной группы меньше, чем в контрольной. При морфометрическом исследовании изменений размеров мелких, средних и крупных клеток было установлено, что объём тела и ядра составил соответственно в контроле: мелких – 398,0±1,53 мкм³ и 98,0±2,60 мкм³; средних –

1377,0±14,11 мкм³ и 167,0±4,20 мкм³; крупных – 3474,0±13,98 мкм³ и 345,0±1,75 мкм³; в опыте: мелких – 350,0±2,18 мкм³ и 86,0±3,30 мкм³; средних – 1253,0±13,07 мкм³ и 189,0±2,44 мкм³; крупных – 3648,0±12,47 мкм³ и 378,0±2,50 мкм³. Сравнительный анализ показывает, что у 4,5-месячных ягнят опытной группы, в составе ганглиев сетки происходит замедление роста крупных нейронов (B=3%), тогда как относительный прирост мелких и средних клеток соответственно равен 76%; 31%. Напротив, в ганглиях сетки в контрольной группе отмечается высокая напряжённость роста крупных клеток (B=23%) и замедление относительного прироста основного клеточного состава ганглиев (B=7% средних клеток). Показатель ядерно-цитоплазматического отношения составил в контроле: мелких клеток – 0,33; средних клеток – 0,13; крупных клеток – 0,11; в опыте: мелких клеток – 0,33; средних клеток – 0,17; крупных клеток – 0,11. Детальный анализ сравнительных данных ядерно-цитоплазматического отношения крупных нейронов как в контроле, так и опыте показал стабильность и совершенство взаимоотношений между ядром и цитоплазмой, что определялось взаимным пропорциональным ростом. Как правило, подобные процессы свидетельствуют о завершении этапа дифференцировки. Уменьшение, по сравнению с предыдущим периодом, ядерно-цитоплазматического отношения в группе мелких и средних клеток ганглиев сетки животных в опытной группе характеризует активный процесс дифференцировки. Это указывает на асинхронность морфогенеза нервных клеток ганглиев сетки сравниваемых групп и является показателем адаптационно-компенсаторной перестройки нервной ткани в связи с характером вскармливания животных на молочном этапе. Морфометрическое исследование изменения НГИ клеток ганглиев сетки ягнят в период адаптации к дефинитивному корму показало в контроле: мелких клеток – 4,20±0,11 шт.; средних клеток – 8,50±0,55 шт.; крупных клеток – 9,80±0,40 шт.; в опыте: мелких клеток – 4,50±0,14 шт.; средних клеток – 7,90±0,20 шт.; крупных клеток – 8,90±0,22 шт. Обращает внимание, что изменение показателя НГИ средних и крупных нейронов в ганглиях сетки контрольной группы характеризуется плавным ростом, что, очевидно, показательно для активно функционирующих нейронов. В ганглиях сетки животных опытной группы отмечается

уменьшение НГИ крупных клеток, как по сравнению с контрольным показателем, так и по отношению к предыдущему периоду (рисунок 37). Это свидетельствует не только о напряжённости нейро-глиальных отношений, но и демонстрирует ограничение адаптационных возможностей нервной ткани (рисунок 38). Для ганглиев сетки животных 4,5-месячного возраста характерно наличие хорошо развитого нейропиля. В центральной зоне ганглия отростки, переплетаясь между собой, образуют развитую сеть. Дендриты имеют мощное цитоплазматическое основание. Они неоднократно ветвятся в пределах ганглия, образуя сложное сплетение. Аксон нейронов, извилистый, уходит за пределы ганглия. Морфометрическое исследование дендро-аксонального дерева позволило получить следующие результаты: в контроле толщина аксона – $2,85 \pm 0,049$ мкм; количество дендритов – $9,00 \pm 0,303$ шт.; разветвление дендритов – $3,00 \pm 0,152$ шт.; в опыте толщина аксона – $2,82 \pm 0,026$ мкм; количество дендритов – $9,00 \pm 0,507$ шт.; разветвление дендритов – $2,77 \pm 0,157$ шт. На основании сравнительного анализа архитектоники отросткового аппарата крупных нейронов ганглиев сетки в период адаптации животных к дефинитивному корму установлено замедление вторичного ветвления дендритов в опытной группе. Однако следует отметить, что изменения в отростковом аппарате отмечаются на фоне уменьшения содержания в ганглиях клеток крупных размеров. На основании цитофотометрических исследований установлено, что содержание нуклеиновых кислот равно: в средних клетках в контроле – $22,00 \pm 0,33$ ус. ед., в опыте – $21,00 \pm 0,25$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $72,00 \pm 0,11$ ус. ед., в опыте – $66,00 \pm 0,22$ ус. ед. (таблица 2, приложение; рисунок 39, 40, 41)

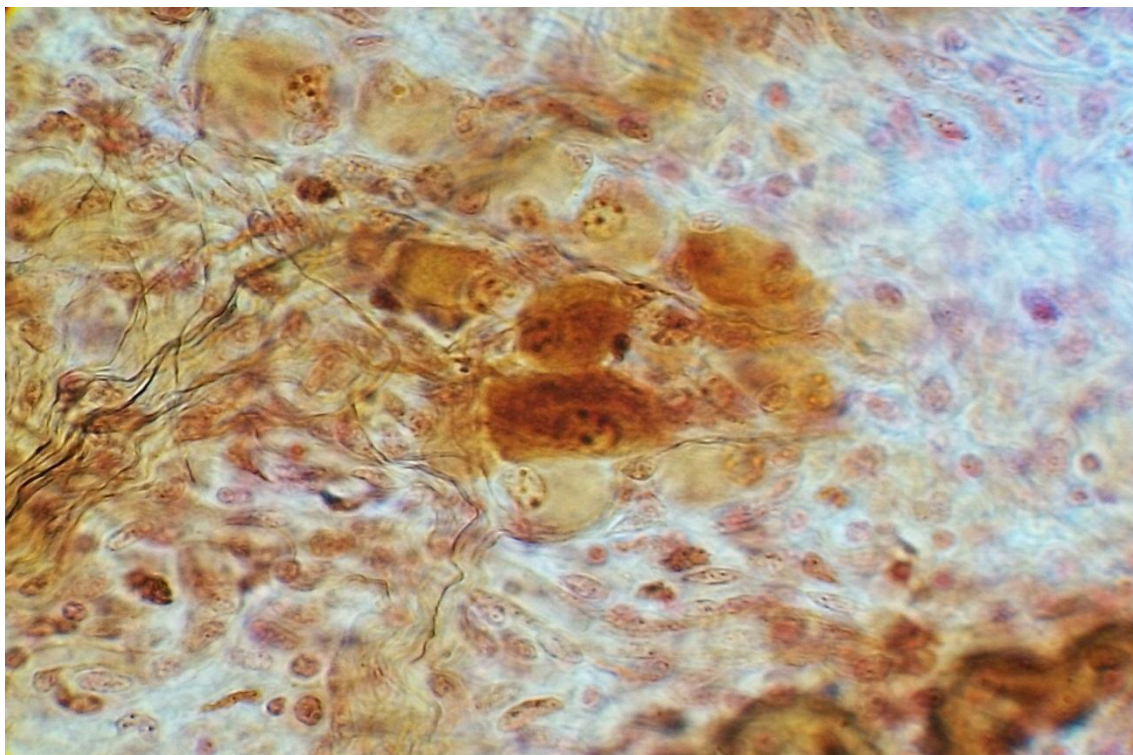


Рисунок 20. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки новорожденного ягнёнка. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 20.

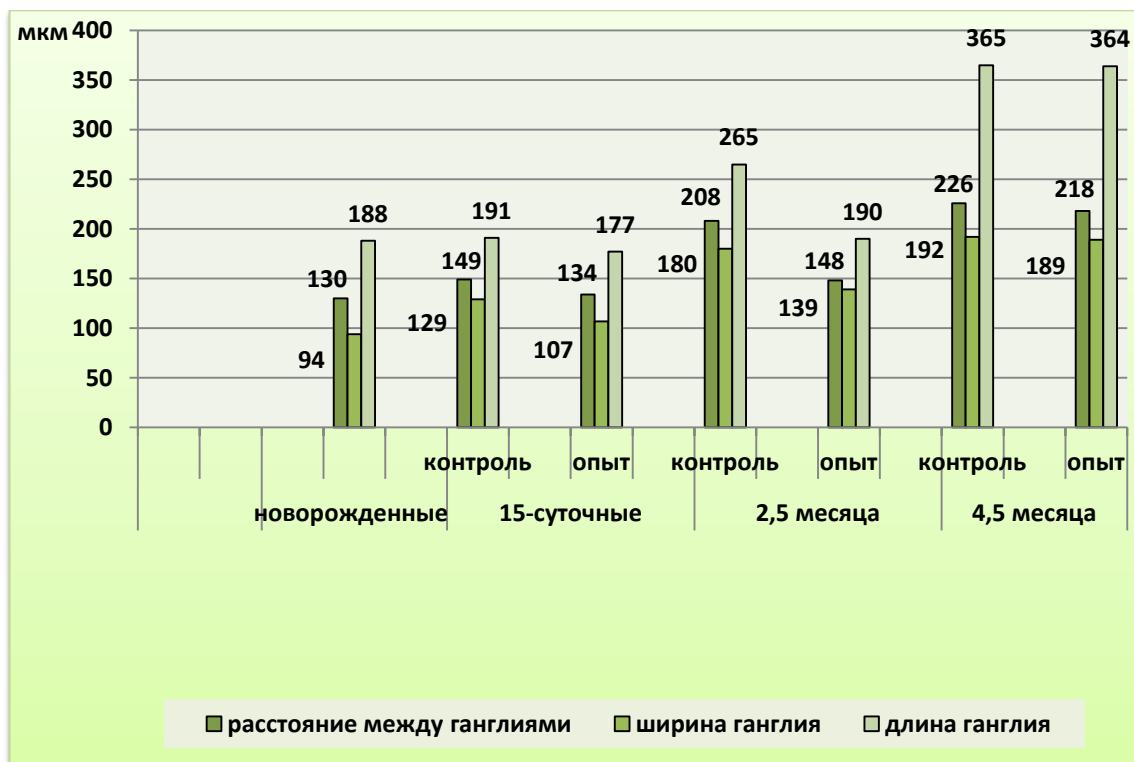


Рисунок 21. Динамика изменения размеров ганглиев сетки и расстояния между ними в постнатальном онтогенезе

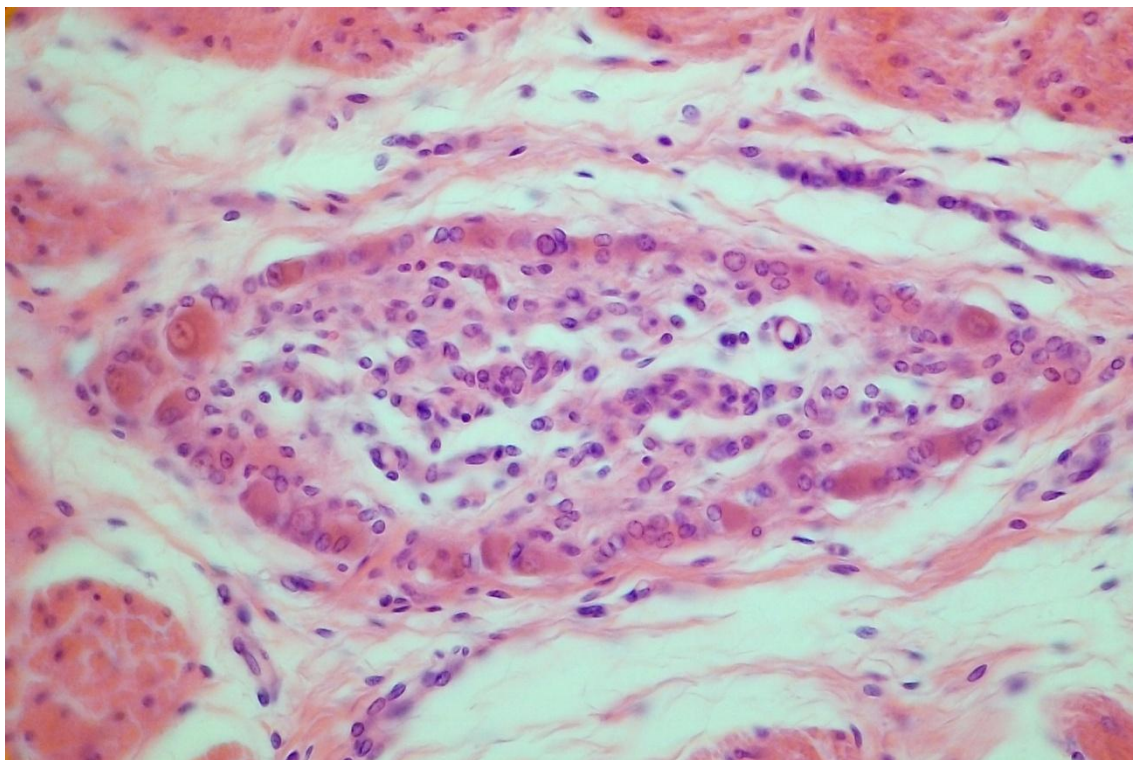


Рисунок 22. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Гематоксилин, эозин. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

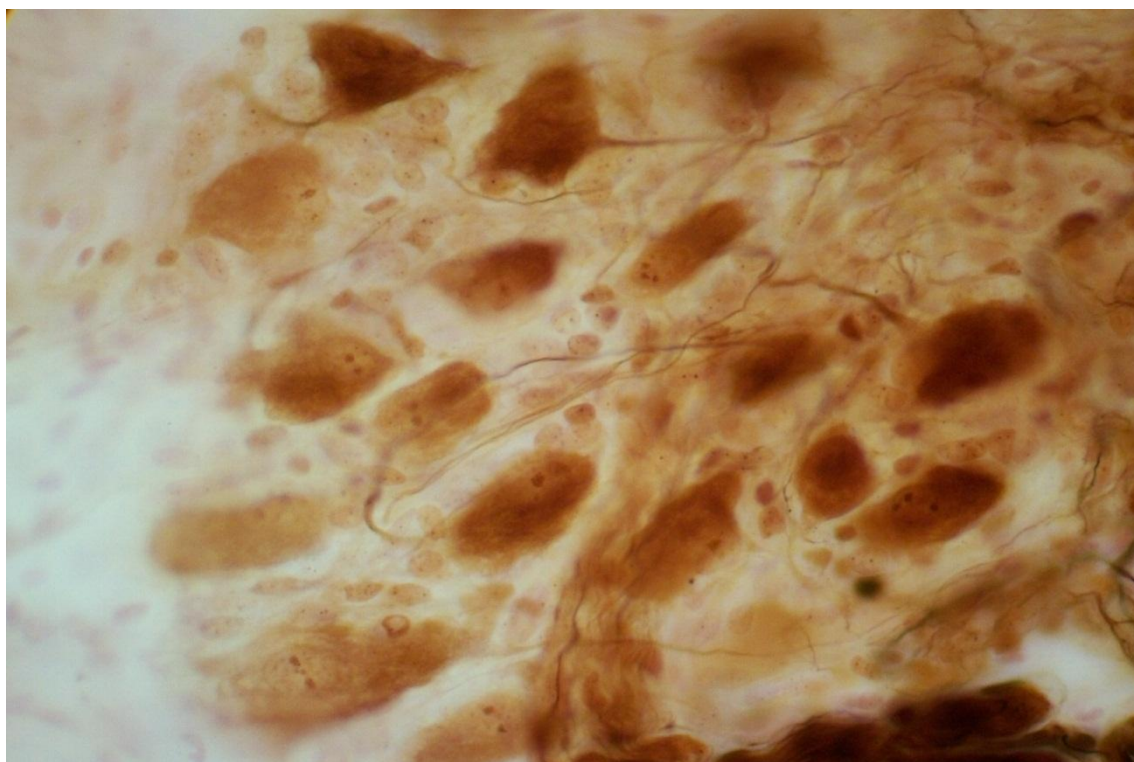


Рисунок 23. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 15-суточного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 20.

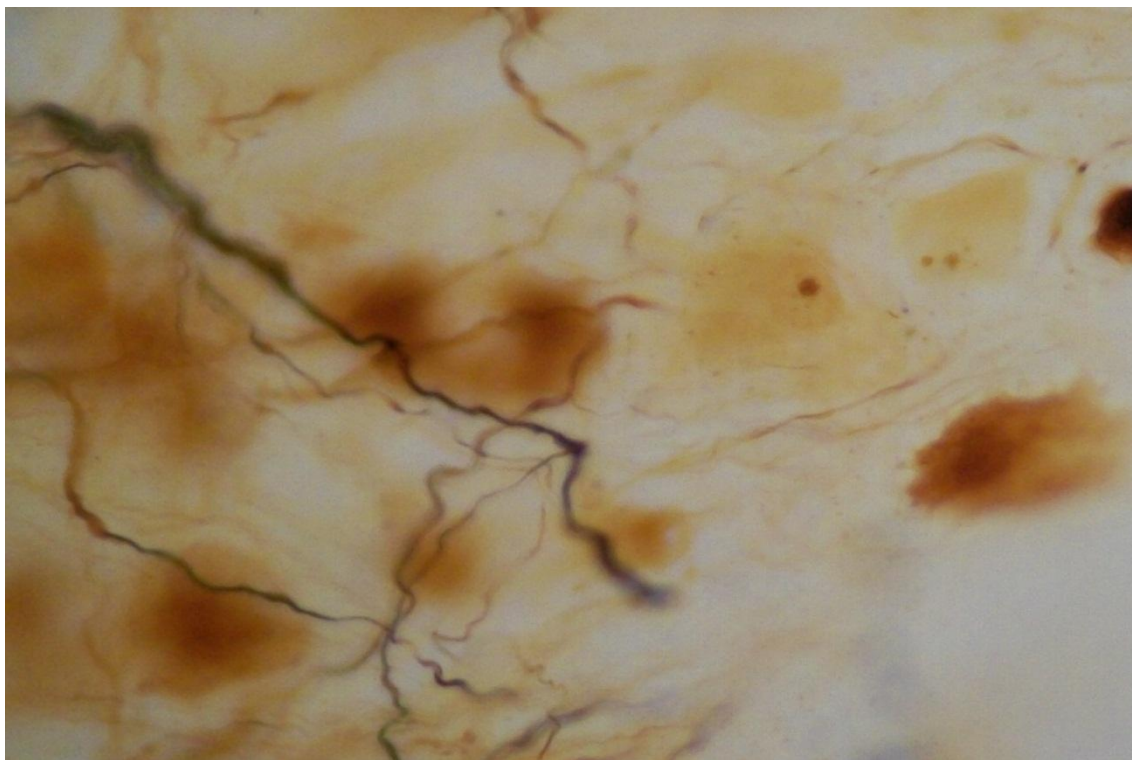


Рисунок 24. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 20.

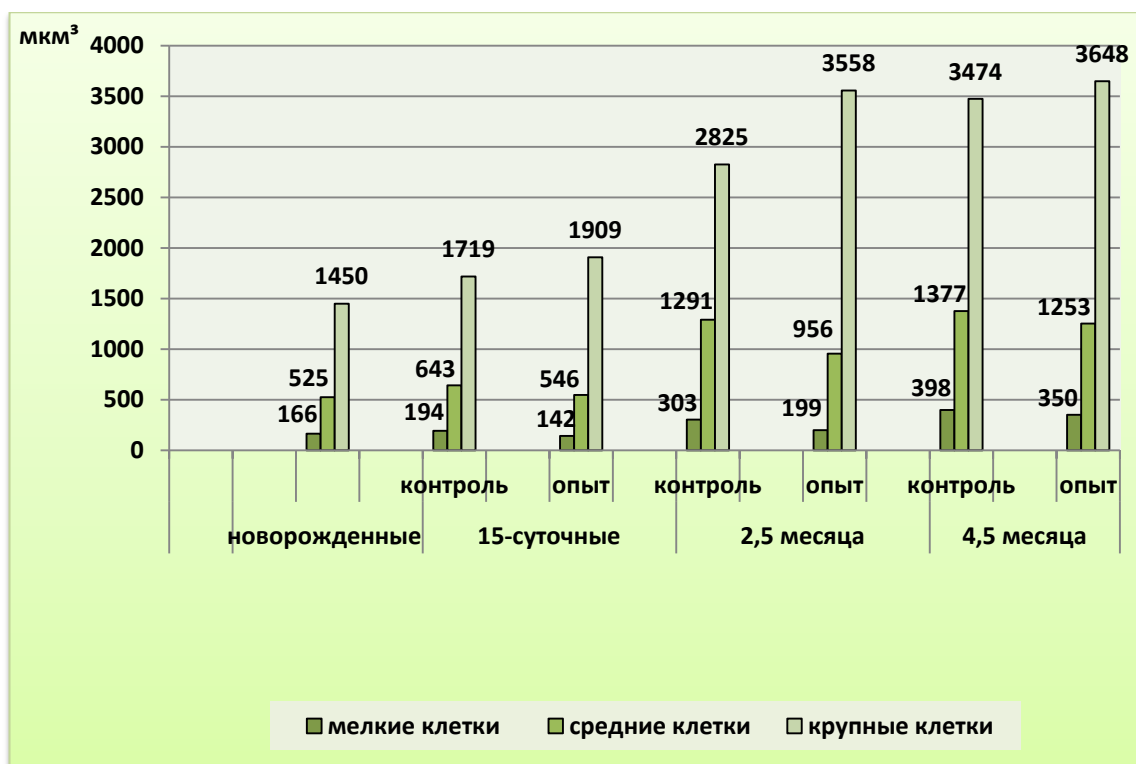


Рисунок 25. Динамика изменения объёма нервных клеток ганглиев межмышечно-го нервного сплетения сетки в постнатальном онтогенезе

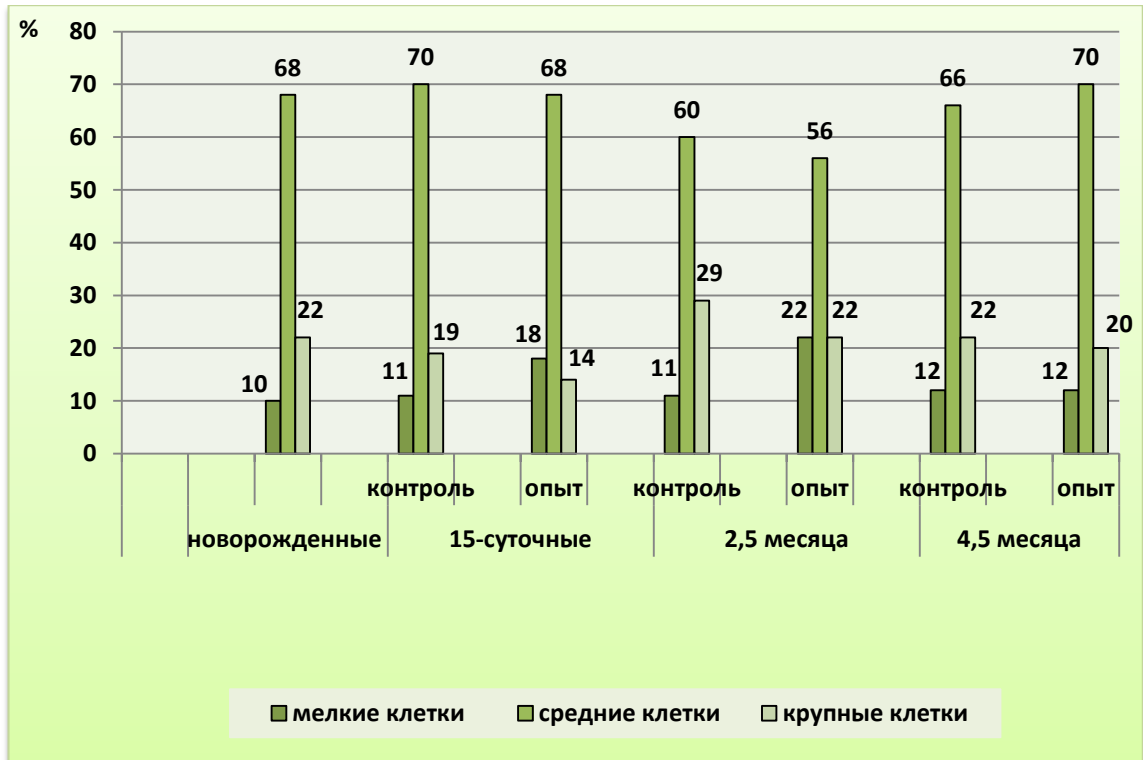


Рисунок 26. Изменения процентного соотношения нервно-клеточной популяции ганглиев межмышечного нервного сплетения сетки в постнатальном онтогенезе

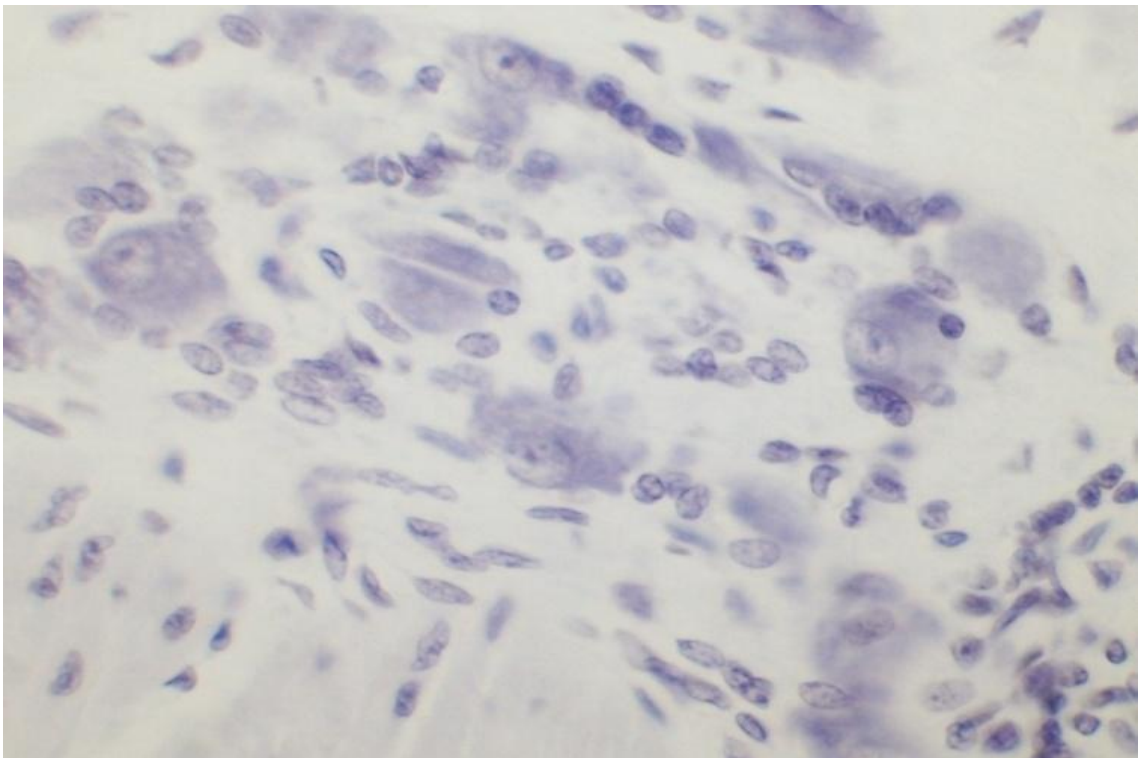


Рисунок 27. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.

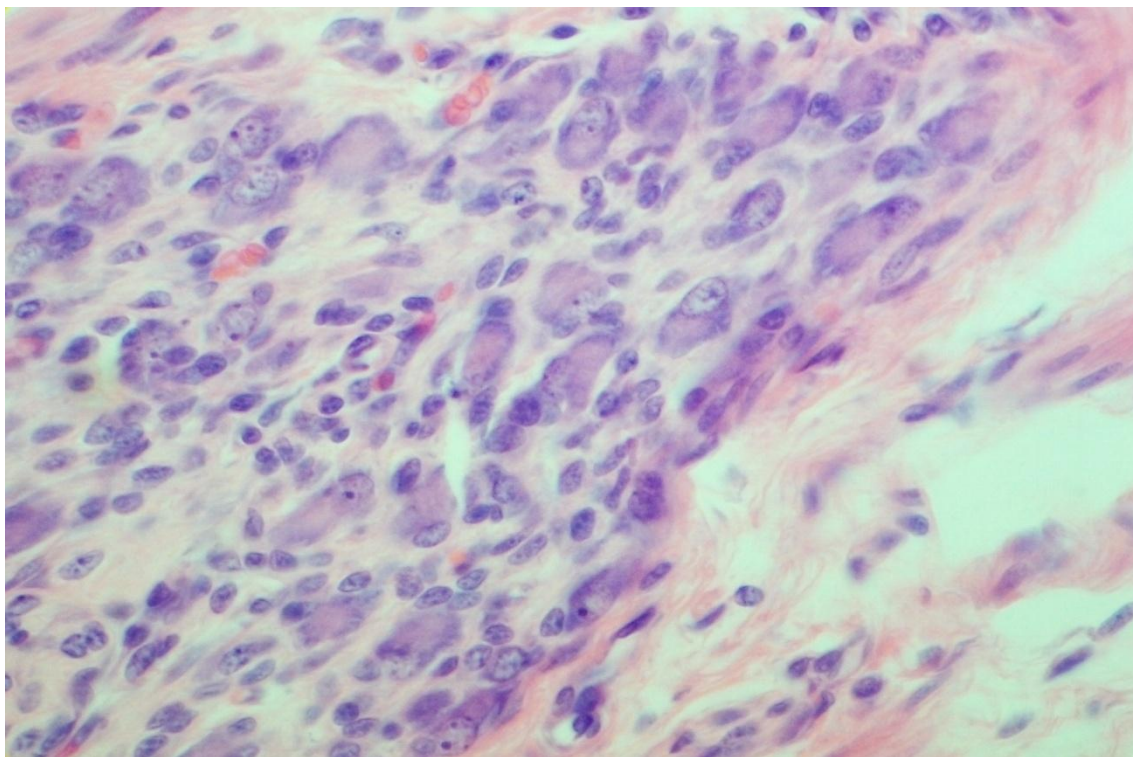


Рисунок 28. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Доминичи – Кедровский. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.

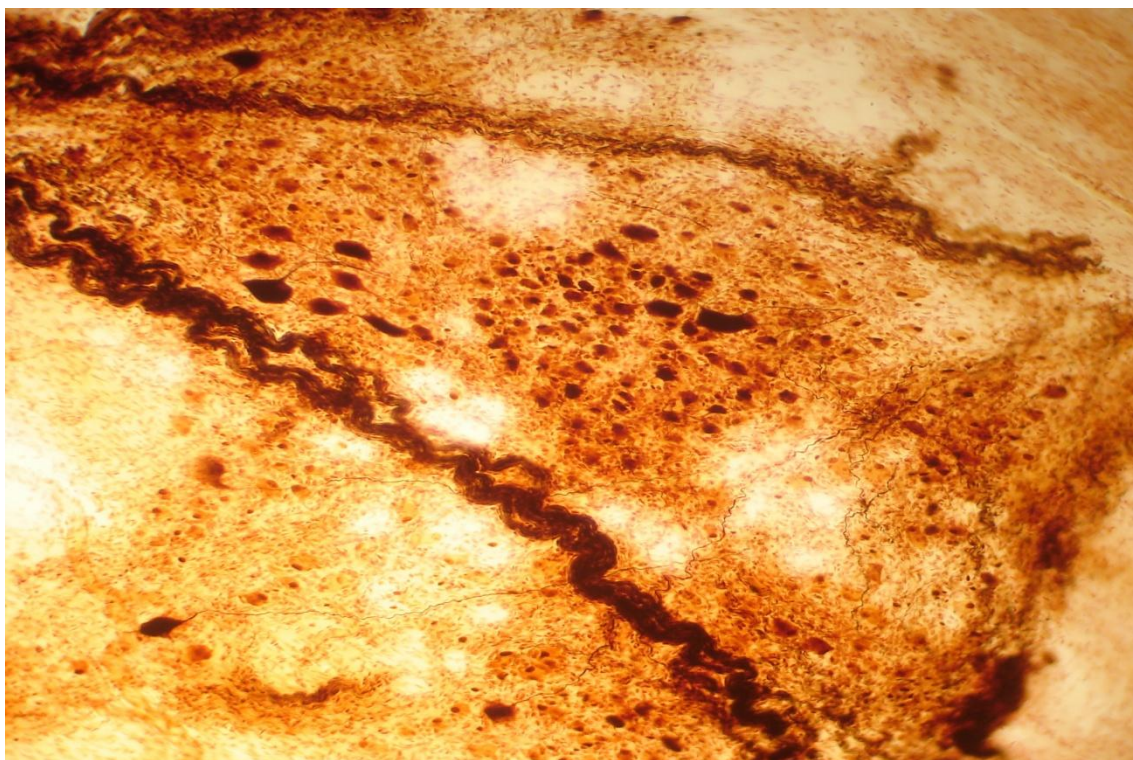


Рисунок 29. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

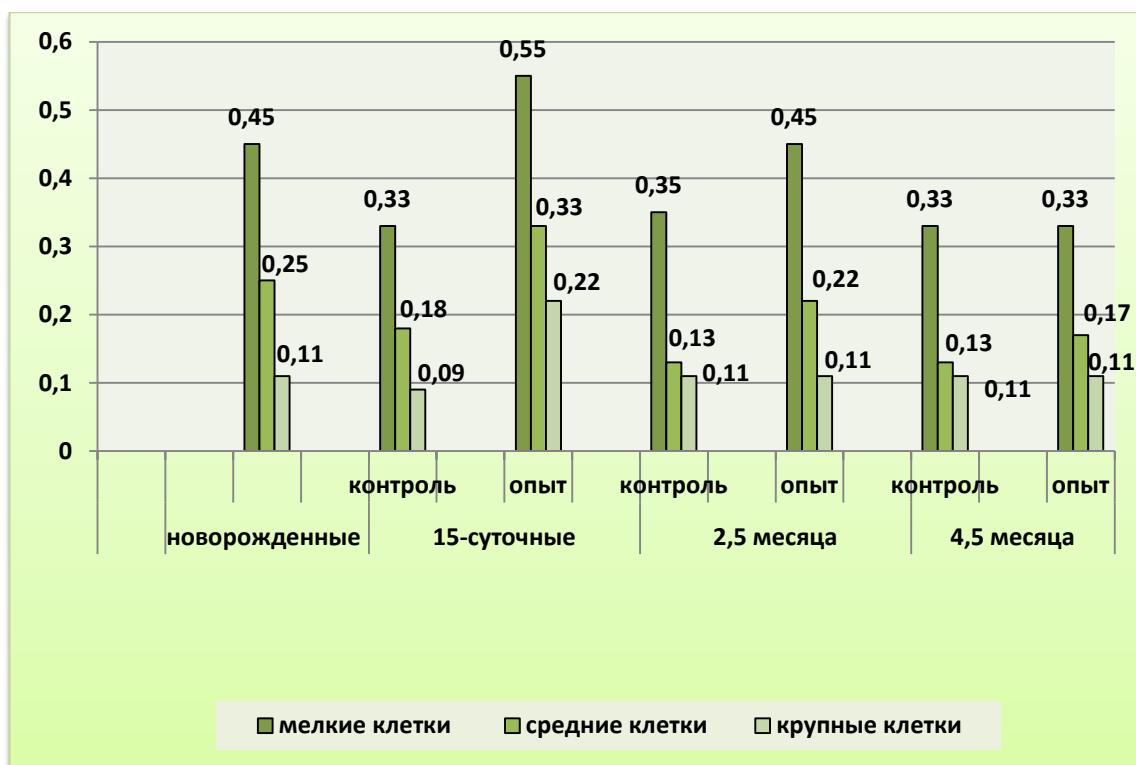


Рисунок 30. Динамика изменения ядерно-цитоплазматического отношения клеток ганглиев межмышечного нервного сплетения сетки в постнатальном онтогенезе

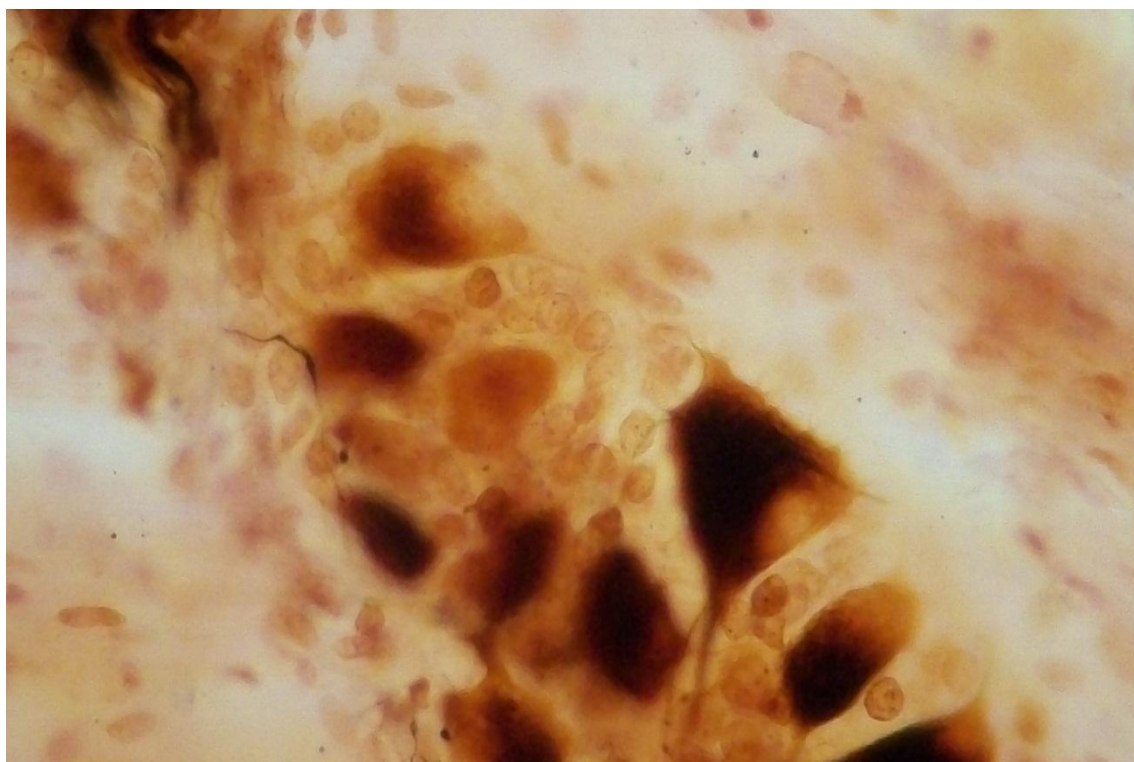


Рисунок 31. Мультиполярный нейрон I типа Догеля, ганглий сетки 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

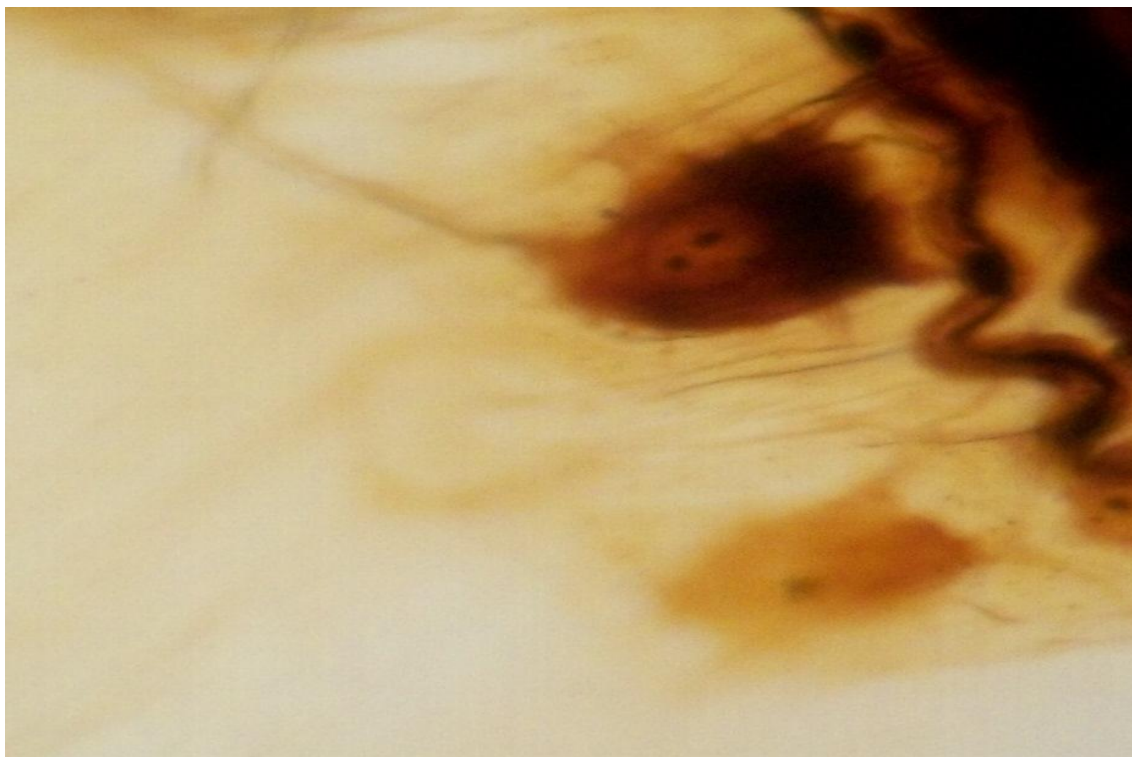


Рисунок 32. Мультиполярный нейрон I типа Догеля, ганглий сетки 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

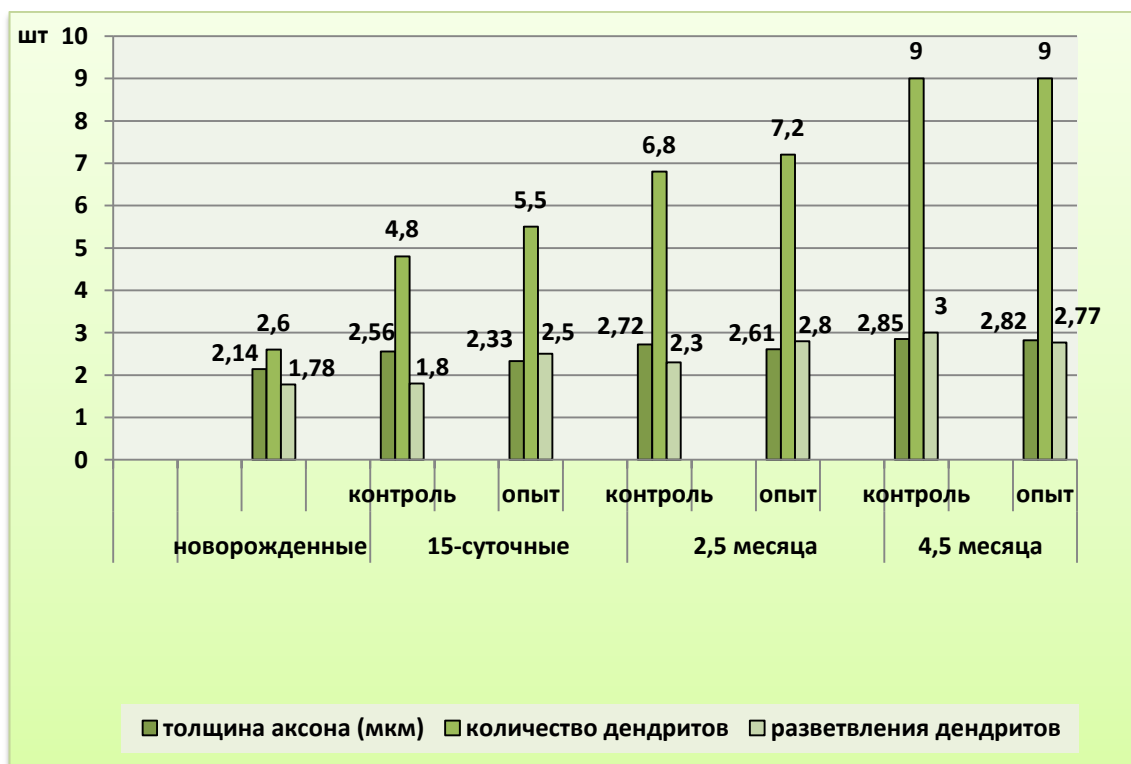


Рисунок 33. Динамика изменения дендро-аксональных показателей крупных клеток ганглиев сетки в постнатальном онтогенезе

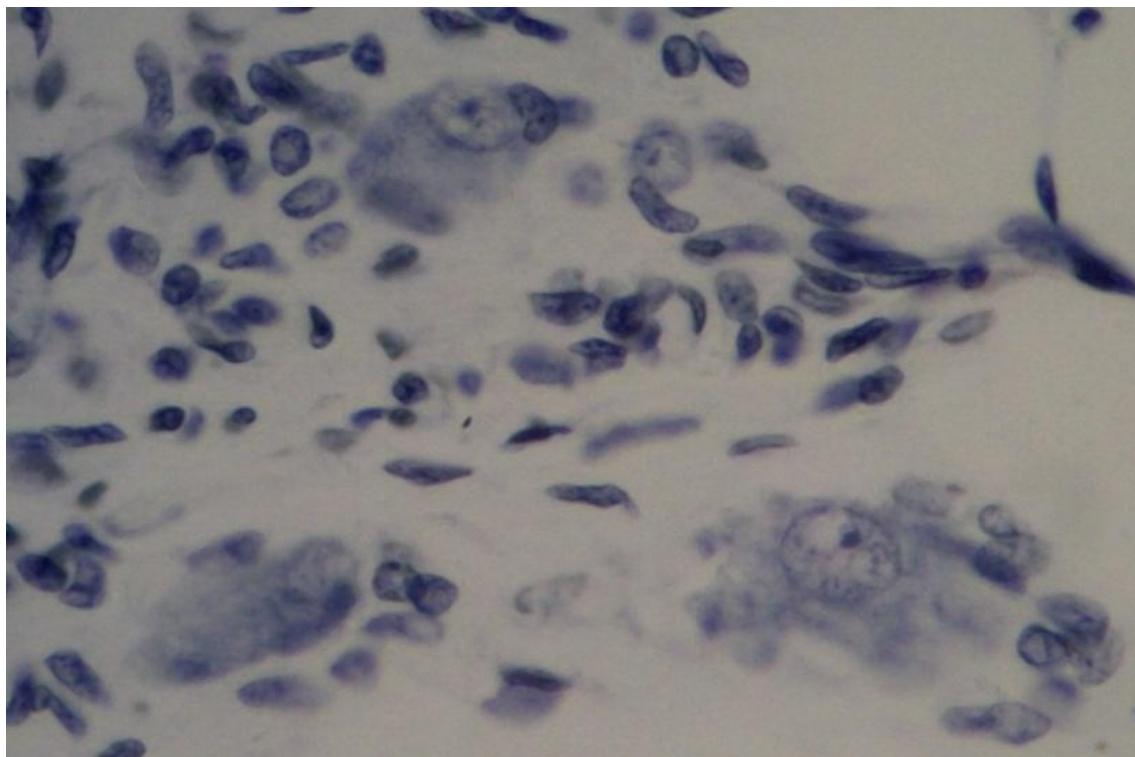


Рисунок 34. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 16. × Об. 5.

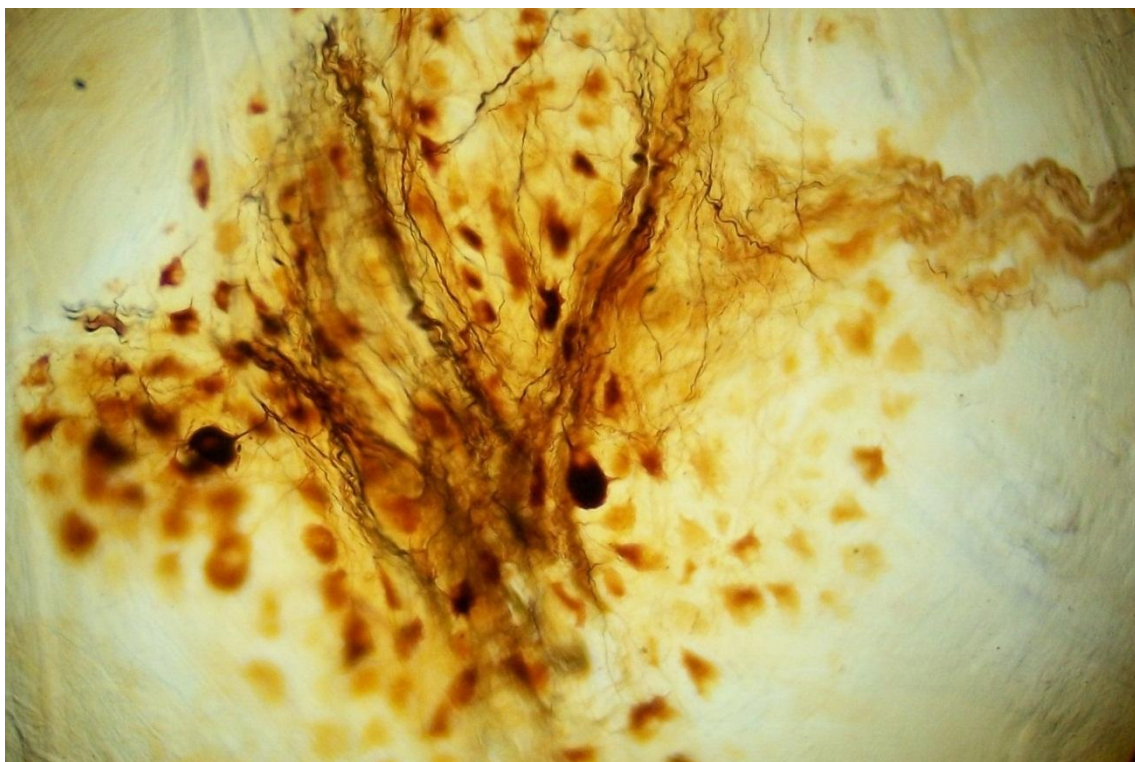


Рисунок 35. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

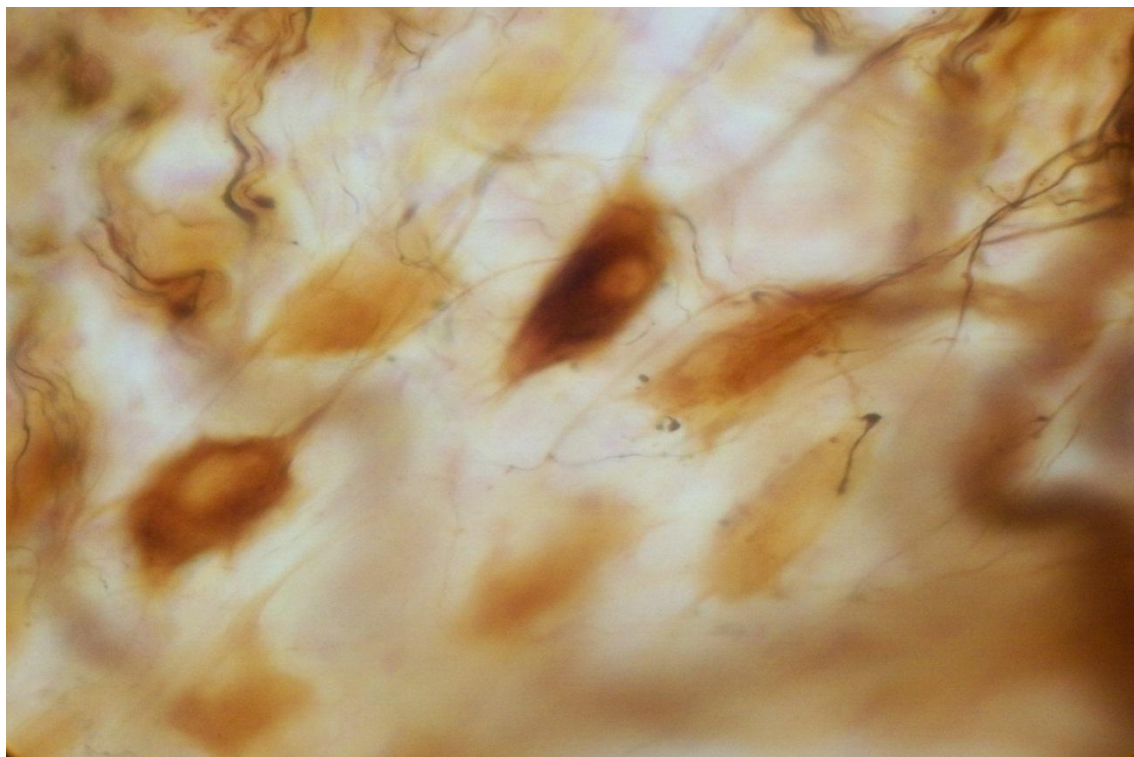


Рисунок 36. Мультиполярный нейрон I типа Догеля, ганглий сетки 4,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 10.

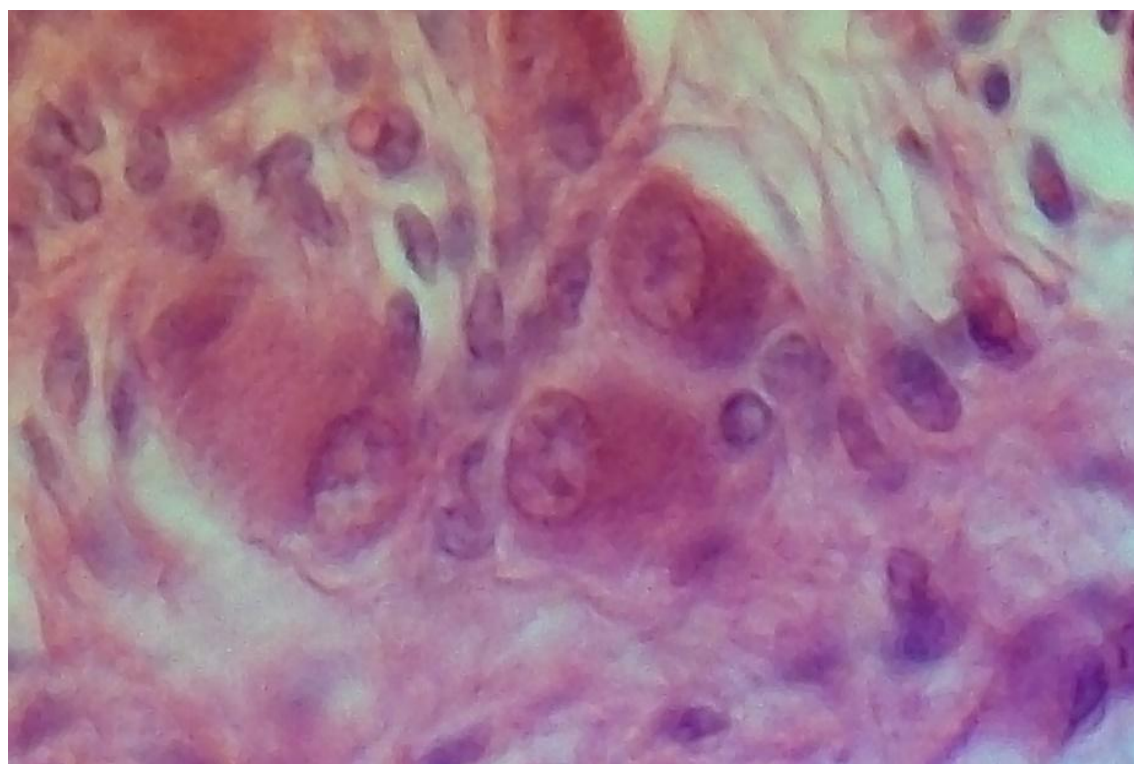


Рисунок 37. Крупная и средние клетки ганглия сетки 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Гематоксилин, эозин. Ув.: Ок. 5. × Об. 40.

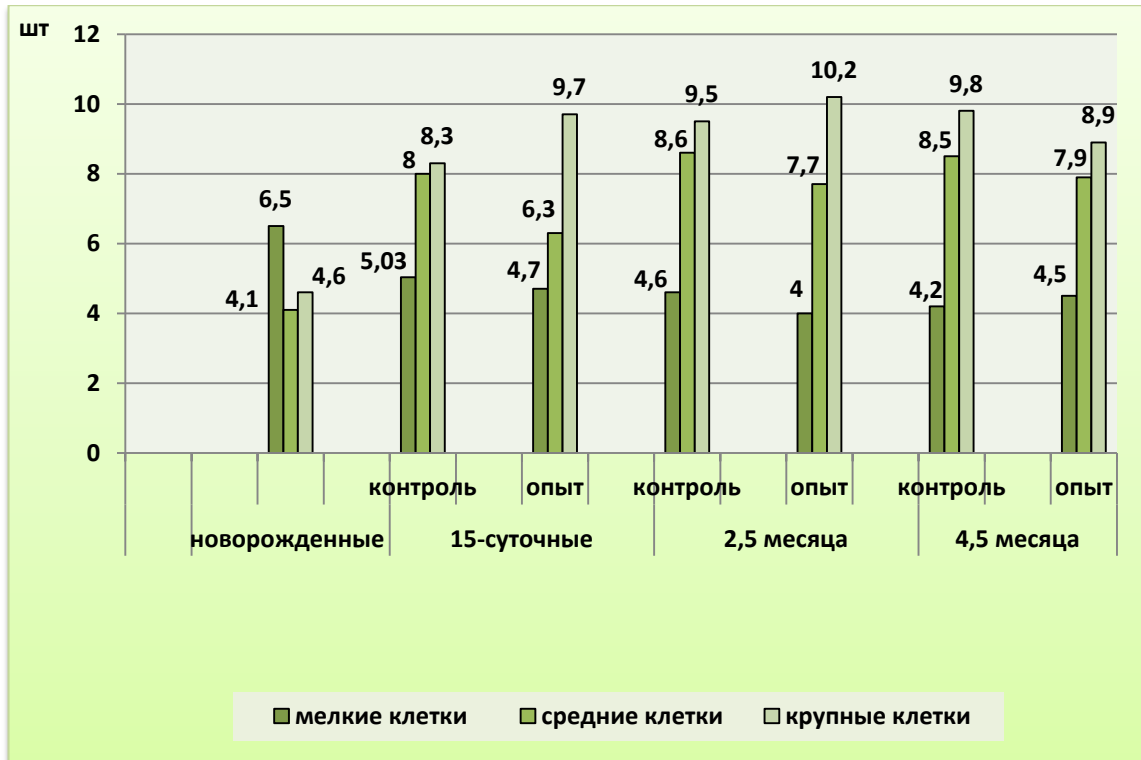


Рисунок 38. Динамика изменения нейро-глиального индекса нервных клеток ганглиев сетки в постнатальном онтогенезе



Рисунок 39. Динамика изменения концентрации нуклеиновых кислот в единице площади средних и крупных клеток ганглиев сетки в постнатальном онтогенезе

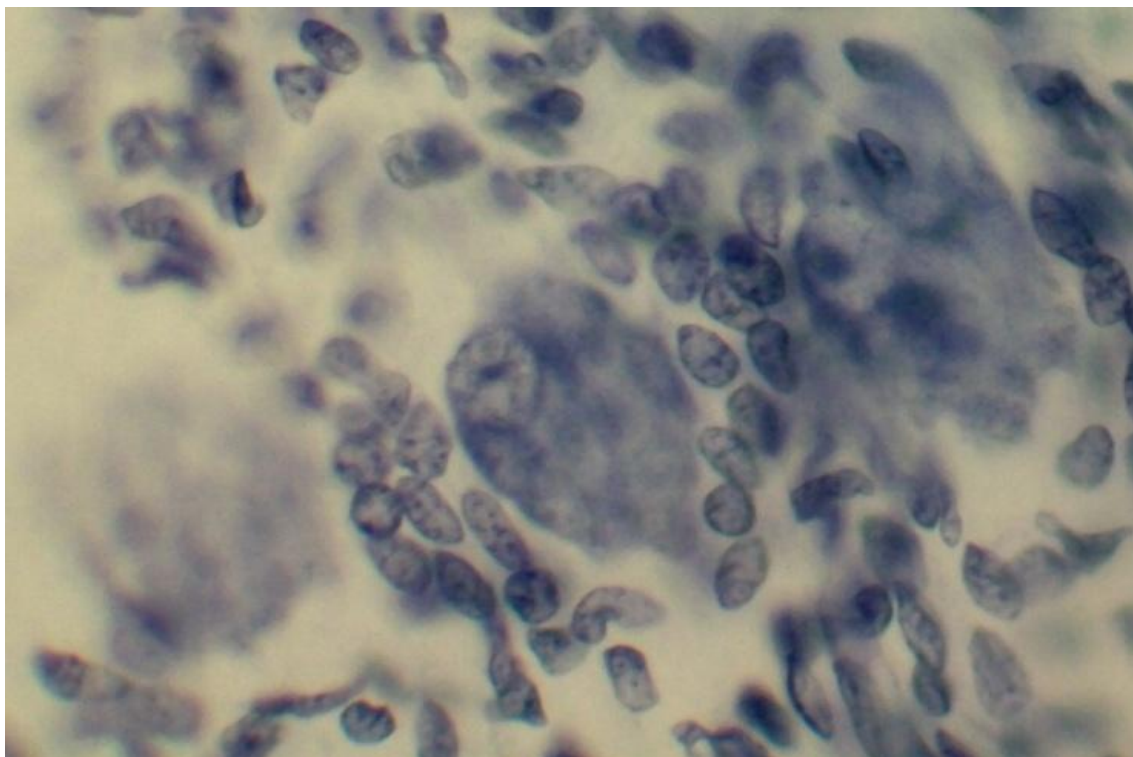


Рисунок 40. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 4,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

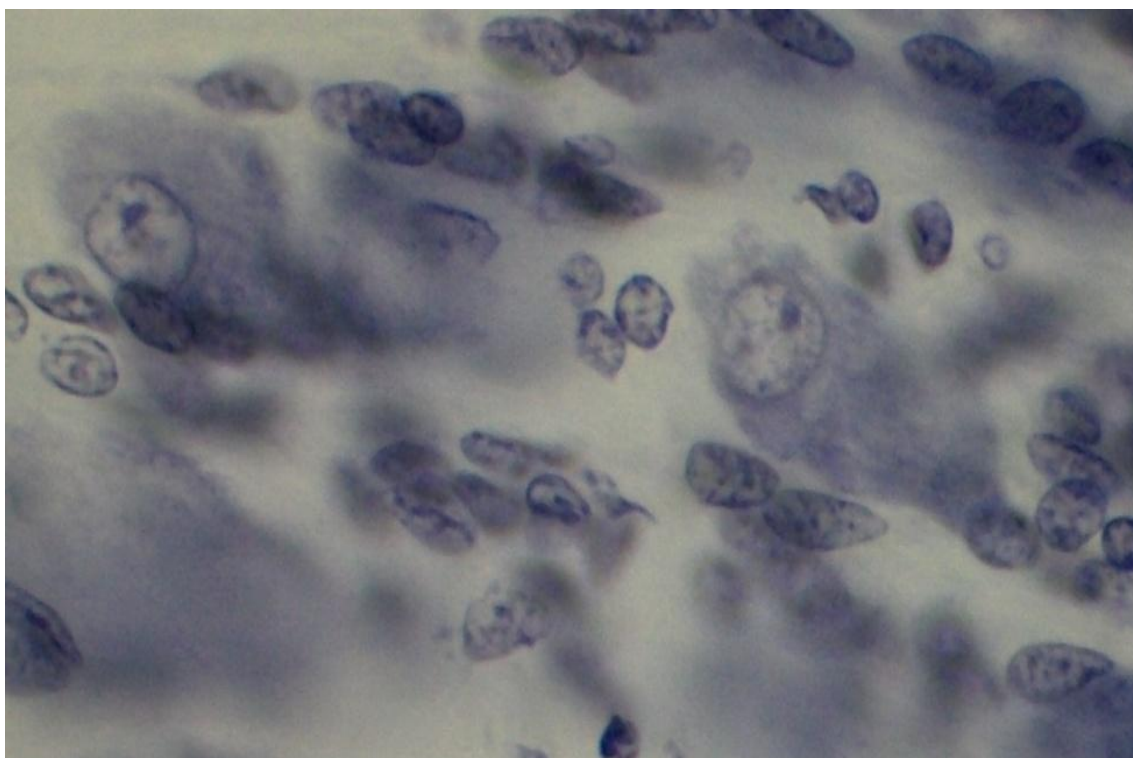


Рисунок 41. Ганглий межмышечного нервного сплетения сетки 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

3.3. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения книжки овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании

В данном разделе представлены результаты исследований выполненных совместно с О.С. Бушукиной и В.А. Здоровининым (Вечканова Н.А., 2013; 2014; 2015), которые расширены, уточнены и дополнены. В стенке книжки у новорожденных ягнят толстые нервные стволы между слоями мышечной оболочки рассыпаются на более тонкие пучки, которые переплетаются между собой и образуют густую сеть межмышечного сплетения. В местах пересечений и ветвлений нервных стволов (рисунок 42) располагаются ганглии. По принципиальным позициям строение межмышечных нервных ганглиев книжки ягнят эдильбаевской породы, имеет сходство с аналогичными ганглиями книжки ягнят советского меринуса, что было установлено, при проведении совместных исследований с О.С. Бушукиной (2006; 2007).

Расстояние между соседними ганглиями небольшое $57,5 \pm 0,30$ мкм. Их линейные размеры составляют $69,5 \pm 1,83$ мкм \times $107,0 \pm 0,30$ мкм (таблица 3, приложение; рисунок 43). В составе ганглиев книжки новорожденных ягнят эдильбаевской породы содержатся нервные клетки, которые различаются по форме, размерам и степени импрегнации (рисунок 44). Часть клеток имеет круглые, большого размера ядра, окружённые лишь небольшим ободком цитоплазмы. У некоторых мелких клеток удается различить слабо импрегнируемые, развивающиеся нейрофибриллы, собранные в виде небольшого клубка. Для стадии аполярного нейробласта характерен этот первый признак специфической дифференцировки. В составе ганглиев в данный период выявляются и монополярные нейробласты. Они имеют конусовидной формы цитоплазму, в которой формируется нейрофибрилярная сеть. На этой стадии развития клетка имеет пока ещё один отросток – нейрит. Он начинается в виде конусовидного выпячивания цитоплазмы, или отходит от аксонного конуса. В составе ганглиев в небольшом количестве имеются юные нейроны с цитоплазмой полигональной формы, от которой отходят дендритиче-

ские отростки. Дендриты могут отходить от конусовидного выпячивания цитоплазмы и, следовательно, иметь с аксоном общее место образования. На телах юных нейронов и их отростках дифференцирующихся нейробластов, определяется большое количество синаптических образований, имеющих вид пуговок, колечек, петелек. При морфометрическом исследовании нервные клетки ганглиев книжки новорожденных ягнят были распределены на группы, имеющие соответственно объём тела и ядра: мелкие клетки – $112,0 \pm 2,20 \text{ мкм}^3$ и $35,0 \pm 0,70 \text{ мкм}^3$; средние клетки – $471,0 \pm 4,80 \text{ мкм}^3$ и $93,0 \pm 1,20 \text{ мкм}^3$; крупные клетки – $1076,0 \pm 6,57 \text{ мкм}^3$ и $110,0 \pm 2,90 \text{ мкм}^3$. Анализ содержания в составе ганглиев клеток, имеющих разные морфометрические параметры показал, что доминируют клетки средних размеров. Они содержатся в ганглиях в пределах 70%. Количество мелких и крупных клеток в составе ганглиев составляет соответственно 10% и 20%. Изменение ядерно-цитоплазматического отношения свидетельствовало о том, что его уменьшение происходит в направлении от мелких клеток к крупным. Средний показатель ядерно-цитоплазматического отношения составил: мелкие клетки – 0,45; средние клетки – 0,25; крупные клетки – 0,11. На основании сравнительного анализа можно отметить, что основная часть нервных клеток ганглиев подвержена процессу активной дифференцировки и росту. О чём свидетельствует опережающий темп роста цитоплазмы по отношению к ядру, средних и крупных клеток. Отростки крупных нейронов вместе с преганглионарными нервными терминалями принимают участие в формировании межклеточного сплетения и, одновременно, уходят за пределы ганглия. Средний показатель толщины аксона крупных клеток ганглиев книжки в новорожденный период составил – $1,84 \pm 0,012 \text{ мкм}$. От их тела, в данном возрасте, отходит в среднем $1,60 \pm 0,189$ шт. дендритов. Среди них часть дендритов имеет значительную протяжённость. Средний показатель разветвления длинных дендритов равен $1,00 \pm 0,001$ шт. Развитие межнейрональной глии в ганглиях книжки новорожденных ягнят характеризовалось изменением количества глиальных клеток, приходящихся на одну нервную клетку. Величина НГИ составила: мелких клеток – $5,70 \pm 0,30$ шт.; средних клеток – $3,50 \pm 0,11$ шт.; крупных клеток – $5,13 \pm 0,22$ шт. Количественная оценка содержания нуклеиновых

кислот показала: в средних клетках $30,00 \pm 0,11$ ус. ед.; в крупных клетках $70,00 \pm 0,30$ ус. ед.

На молочном этапе (от рождения и до 15-суточного возраста) в межмышечных ганглиях книжки ягнят эдильбаевской породы происходит активный процесс структурных преобразований. Заметно усложняется цитоархитектоника ганглиев. Происходит дальнейшее развитие нейро-глиальных взаимоотношений и синаптических контактов. Отмечается рост преганглионарных волокон (рисунок 45). Сравнительный морфологический анализ показал разный уровень дифференцировки нервной ткани стенки книжки 15-суточных ягнят эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, и при искусственном выращивании с применением ЗОМ Кольво-Старт. При морфометрическом исследовании установлено, что расстояние между ганглиями, а также их размеры в стенке книжки 15-суточных ягнят меняются, по сравнению с новорожденным периодом. У животных контрольной группы линейные размеры ганглиев были равны $89,3 \pm 1,71$ мкм \times $117,0 \pm 0,66$ мкм. Расстояние между ними составило $86,0 \pm 0,29$ мкм. Аналогичные показатели в опытной группе показывают, что ганглии книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт крупнее – $109,2 \pm 1,55$ мкм \times $147,0 \pm 0,69$ мкм и расположены они друг от друга дальше – $112,0 \pm 0,70$ мкм. Если рассматривать более детально относительный прирост ганглиев в группах сравнения, то можно отметить общую закономерность опережающего роста их в ширину по отношению к длине. Однако, интенсивность роста ганглиев в ширину в опыте происходит более заметно ($B=57\%$), чем в контроле ($B=28\%$). Относительный прирост ганглиев в длину существенно отличался между контролем ($B=9\%$) и опытом ($B=37\%$). Следовательно, данная особенность морфогенеза межмышечных ганглиев стенки книжки в группах сравнения на молочном этапе, по всей видимости, обусловлена формированием органа в связи с характером кормления. Морфометрическое исследование изменений показателей объёма тела и ядра нервных клеток ганглиев книжки 15-суточных животных показало соответственно в контроле: мелкие клетки – $178,0 \pm 0,66$ мкм³ и $46,0 \pm 0,34$ мкм³; средние клетки – $615,0 \pm 0,80$ мкм³ и $105,0 \pm 0,66$ мкм³; крупные клетки – $1490,0 \pm 6,02$ мкм³ и

132,0±1,90 мкм³; в опыте: мелкие клетки – 142,0±0,65 мкм³ и 40,0±0,46 мкм³; средние клетки – 546,0±2,07 мкм³ и 94,0±0,33 мкм³; крупные клетки – 1750,8±6,17 мкм³ и 120,0±2,24 мкм³ (рисунок 46). Сравнительный анализ показывает, что на молочном этапе в ганглиях книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт происходит замедление роста мелких клеток (В=27%), по сравнению с аналогичными результатами в контрольной группе (В=59%). Напротив, относительный прирост крупных нейронов в опыте имеет более стремительный темп (В=63%), против (В=38%) в контроле. При сравнительном анализе процентного соотношения содержания в составе ганглиев книжки клеток, имеющих разные морфометрические параметры установлено, что на молочном этапе клетки средних размеров, как в контроле, так и опыте, являются основными представителями и составляют соответственно 64% и 70%. Содержание мелких и крупных клеток соответственно было равно: в контроле – 20% и 16%; в опыте – 18% и 12% (рисунок 47). Следует отметить, что в группе животных при искусственном вскармливании в ганглиях книжки количество крупных и мелких клеток уменьшается, а клеток, имеющих средние размеры, – увеличивается по сравнению с группой ягнят, содержащихся на естественном вскармливании с овцематками. Величина ядерно-цитоплазматического отношения составила в контроле: мелких клеток – 0,35; средних клеток – 0,20; крупных клеток – 0,09; в опыте: мелких клеток – 0,40; средних клеток – 0,20; крупных клеток – 0,07. Неоднозначность показателя ядерно-цитоплазматического отношения в сравниваемых группах свидетельствует, что в ганглиях книжки животных опытной группы на молочном этапе происходит замедление дифференцировки мелких клеток. Тогда, как в группе крупных нейронов наблюдается снижение ядерно-цитоплазматического отношения по сравнению с контролем и увеличение относительного прироста тела на фоне незначительного роста ядра (В=9%). Сравнительный анализ морфометрических параметров крупных нейронов, которые в опыте отличаются высокой интенсивностью роста цитоплазмы, как по отношению к ядру, так и к аналогичным изменениям в контроле свидетельствует, вероятно, о начале гипертрофических процессов. Обращает внимание, что нейро-глиальные отношения крупных нейронов ганглиев

книжки ягнят на молочном этапе характеризуются увеличением в опыте показателя НГИ до $8,50 \pm 0,60$ шт., против $6,30 \pm 0,12$ шт. в контроле. Рассматриваемые изменения, по-видимому, обусловлены особенностями метаболических процессов, что связано с адаптационно-компенсаторной перестройкой в морфологии и функционировании крупных нейронов. Изменение величины НГИ мелких и средних клеток в ганглиях книжки 15-суточных животных сравниваемых групп имело менее заметный характер и составило соответственно в контроле – $4,30 \pm 0,12$ шт. и $5,46 \pm 0,22$ шт., а в опыте – $4,70 \pm 0,11$ шт. и $5,00 \pm 0,30$ шт. При исследовании архитектоники отросткового аппарата крупных клеток ганглиев книжки, которые по основным морфологическим характеристикам являются типичными нейронами первого типа Догеля (рисунок 48) нами установлено в контроле: толщина аксона – $2,18 \pm 0,064$ мкм; количество дендритов – $4,00 \pm 0,186$ шт.; разветвление дендритов – $1,50 \pm 0,093$ шт.; в опыте: толщина аксона – $2,29 \pm 0,014$ мкм; количество дендритов – $4,70 \pm 0,215$ шт.; разветвление дендритов $1,60 \pm 0,140$ шт. На основании сравнительного морфометрического исследования отросткового аппарата крупных нейронов ганглиев книжки установлено, что в группе животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт на молочном этапе отмечается усиленное развитие дендроаксонального дерева. Цитофотометрия содержания нуклеиновых кислот составила: в средних клетках в контроле – $37,00 \pm 0,10$ ус. ед., в опыте – $16,50 \pm 0,20$ ус. ед.; в крупных клетках в контроле – $80,00 \pm 0,22$ ус. ед., в опыте – $98,00 \pm 0,30$ ус. ед. (рисунок 49)

В переходный период (2,5 месяца) в стенке книжки межмышечное нервное сплетение у овец эдильбаевской породы расположено между основными слоями мышечной оболочки, как в ранние периоды развития и становится наиболее мощным (рисунок 50). Сплетение состоит из тонких и толстых пучков безмиелиновых, миелиновых нервных волокон. Волокна образуют петли различной величины, которые, в основном, вытянуты вдоль органа. В местах пересечения нервных пучков, располагаются различной формы и величины ганглии. Резко увеличилось расстояние между ганглиями, по сравнению с предыдущим возрастным периодом, и составило: в контроле – $155,9 \pm 0,66$ мкм; в опыте – $181,0 \pm 1,33$ мкм. Это соответ-

ствуется росту органа к периоду перехода животных к потреблению грубого корма. Линейные размеры ганглиев составили в контроле – $134,8 \pm 4,28$ мкм \times $137,3 \pm 0,65$ мкм; в опыте – $147,3 \pm 1,11$ мкм \times $156,0 \pm 1,14$ мкм. Сравнительный анализ морфометрических параметров показывает, что ганглии книжки ягнят 2,5-месячного возраста, получавших ЗОМ Кольво-Старт несколько крупнее, чем у ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками. Однако, относительный прирост ганглиев в ширину был больше в контроле ($B=51\%$), чем в опыте ($B=35\%$). Общей закономерностью морфогенеза ганглиев переходного периода в сравниваемых группах животных является доминирующий рост в ширину, по отношению к их длине. В результате интенсивно протекающих процессов развития в составе ганглиев книжки ягнят 2,5-месячного возраста в сравниваемых группах появляются крупные нейроны с хорошо выраженной сетью нейрофибрилл и системой отросткового аппарата. На импрегнированных гистологических препаратах они отличаются повышенной восприимчивостью к солям серебра. По основным морфологическим характеристикам они являются классическими представителями нейронов I типа Догеля (рисунок 51). Обращает внимание проявление ярко выраженного полиморфизма крупных клеток, что обусловлено значительной вариабельностью формы тела (овальной, грушевидной, веретеновидной, звёздчатой, пирамидальной). Количество крупных нейронов в ганглиях не является постоянной величиной. Средний показатель меняется по сравнению с предыдущими возрастными периодами и был равен в 2,5 месяца в контрольной группе 20%, а в опытной – 25%. В составе ганглиев книжки животных сравниваемых групп переходного периода клетки средних размеров проявляют морфологическое сходство с крупными нейронами, но отличаются величиной, тинкториальными свойствами и структурой дендро-аксонального дерева. Клетки средних размеров имеют полигональную форму тела, от которого отходит один нейрит, направляющийся обычно в пучки нервных волокон. По количеству дендритических отростков, их разветвленности и протяжённости они заметно уступают крупным нейронам. Часть дендритических отростков средних клеток находится на начальном этапе формирования. В цитоплазме средних клеток выявляется нежная сеточка нейрофибрилл,

распределённая по всему перикариону и отросткам. Обращает внимание, что на импрегнированных по Бильшовскому-Грос гистологических препаратах они проявляют пониженную, по сравнению с крупными нейронами, восприимчивость к серебру. Изучение количественного содержания клеток средних размеров в ганглиях книжки ягнят 2,5-месячного возраста показало, что в контрольной группе они составляют 68%, против 65% в опыте. При морфологическом исследовании в составе ганглиев книжки животных переходного периода в сравниваемых группах были идентифицированы мелкие клетки нейробластического типа. Они, как правило, безотросчатые, имеют округлые очертания и очень слабо импрегнируются. Нейрофибрилярность цитоплазмы не выявляется. Мелкие клетки содержатся в ганглиях книжки ягнят 2,5-месячного возраста в контрольной группе в пределах 12%, а в опытной – 10%. На основании сравнительного анализа установлено, что в составе ганглиев книжки в переходный период у ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в отличие от животных находившихся на естественном вскармливании с овцематками, увеличивается количество крупных нейронов, а содержание клеток, имеющих средние и малые размеры – уменьшается (рисунок 52). На основании морфометрических исследований (таблица 3, приложение) установлено, что у ягнят 2,5-месячного возраста в ганглиях книжки, клетки имеют объём тела и ядра соответственно в контроле: мелкие клетки – $323,0 \pm 1,68 \text{ мкм}^3$ и $64,0 \pm 2,12 \text{ мкм}^3$; средние клетки – $1290,0 \pm 6,10 \text{ мкм}^3$ и $115,0 \pm 4,33 \text{ мкм}^3$; крупные клетки – $2735,0 \pm 13,00 \text{ мкм}^3$ и $230,0 \pm 4,66 \text{ мкм}^3$; в опыте: мелкие клетки – $293,0 \pm 1,55 \text{ мкм}^3$ и $74,0 \pm 1,86 \text{ мкм}^3$; средние клетки – $1198,0 \pm 5,75 \text{ мкм}^3$ и $110,0 \pm 2,20 \text{ мкм}^3$; крупные клетки – $2953,0 \pm 15,05 \text{ мкм}^3$ и $175,0 \pm 3,30 \text{ мкм}^3$. Детальный сравнительный анализ показывает, что в ганглиях книжки животных в период перехода к потреблению грубого корма в сравниваемых группах отмечается высокая напряжённость роста нервных клеток. Относительный прирост тела нервных клеток составил в контроле: мелких – 81%; средних – 110%; крупных – 84%; в опыте: мелких – 65%; средних – 95%; крупных – 98%. Очевидно, это является общей закономерностью морфогенеза нервной ткани стенки книжки переходного периода. Показатель ядерно-цитоплазматического отношения нервных клеток ганглиев книжки 2,5-месячного

возраста отличается в контроле: мелких клеток – 0,25; средних клеток – 0,09; крупных клеток – 0,09 и в опыте: мелких клеток – 0,33; средних клеток – 0,10; крупных клеток – 0,06 (рисунок 53). Анализ показывает, что в группе клеток средних размеров ганглиев книжки 2,5-месячных животных в сравниваемых группах происходит интенсивный рост цитоплазмы по отношению к ядру, как в контроле, так и в опыте. Это свидетельствует о состоянии их активной дифференцировки. Для крупных нейронов ганглиев книжки ягнят, находившихся на естественном вскармливании, характерна стабильность отношений ядра и цитоплазмы, что обусловлено их относительно пропорциональным ростом. Однако, в группе ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт отмечается стремительный рост цитоплазмы крупных нейронов. Это даёт основание предположить о происходящих в них глубоких структурных изменениях, характерных для типичного гипертрофического процесса. Вычисление НГИ у различных типов клеток позволило выяснить особенности нейро-глиальных отношений в ганглиях книжки в переходный период. Установлено, что величина НГИ составила в контроле: мелких клеток – $3,20 \pm 0,14$ шт.; средних клеток – $6,60 \pm 0,55$ шт.; крупных клеток – $8,40 \pm 0,35$ шт.; а в опыте: мелких клеток – $3,30 \pm 0,11$ шт.; средних клеток – $6,05 \pm 0,14$ шт.; крупных клеток – $10,30 \pm 0,22$ шт. Сравнительный анализ НГИ в ганглиях книжки 2,5-месячных животных показал, что его величина является закономерно наименьшей у мелких клеток. Количество глиальных клеток, приходящихся на одну среднюю и крупную нервную клетку с возрастом увеличивается. При этом наибольшая величина присуща крупным, активно функционирующим клеткам ганглиям книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт. Изучение морфологии крупных нейронов ганглиев книжки сравниваемых групп показало, что в разные возрастные периоды их отростковый аппарат имеет яркие структурные особенности и разные количественные показатели (таблица 3, приложение). На основании последних, в целом, выявляется линейная зависимость в развитии показателей дендро-аксонального дерева от возраста, этапа морфогенеза и сочетается с явлениями интенсивного роста. Так, в переходный период, в ганглиях книжки ягнят контрольной группы на одну крупную клетку в среднем приходится $6,30 \pm 0,145$ шт. дендритов, каждый

их которых имеет $2,50 \pm 0,093$ шт. ответвлений, а в опытной группе соответственно: $7,20 \pm 0,363$ шт. и $2,63 \pm 0,195$ шт. Аксоны крупных нейронов отходят от тела слабовыраженным конусовидным утолщением и по диаметру превышают дендриты. В ганглиях книжки 2,5-месячных ягнят диаметр аксона равен: в контроле – $2,55 \pm 0,051$ мкм; в опыте – $2,68 \pm 0,013$ мкм. Сравнительный анализ показывает, что в переходный период в ганглиях книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, отростковый аппарат крупных нейронов отличается увеличением количества дендритов, их боковых ответвлений, а также увеличением диаметра аксона (рисунок 54). Установлено, что концентрация нуклеиновых кислот на единицу площади составила: в средних клетках в контроле – $42,00 \pm 0,25$ ус. ед., в опыте – $39,00 \pm 0,30$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $99,00 \pm 0,44$ ус. ед., в опыте – $110,00 \pm 0,22$ ус. ед. (рисунок 55).

В 4,5-месячном возрасте, при адаптации ягнят к дефинитивному корму, ещё более увеличиваются размеры ганглиев книжки. В контрольной группе длина их достигает $208,0 \pm 0,66$ мкм, а ширина $145,2 \pm 0,61$ мкм, против аналогичных показателей в опыте – $147,7 \pm 1,84$ мкм \times $154,0 \pm 0,66$ мкм (таблица 3, приложение). Ганглии по форме в группах сравнения соответствуют форме петель межмышечного нервного сплетения книжки. Сплетение по величине пучков состоит из разных нервных волокон. Расстояние между ганглиями составило в контроле $191,9 \pm 0,73$ мкм ($V=23\%$), а в опыте – $159,0 \pm 0,66$ мкм ($V=-12\%$). Сравнительный анализ показывает, что в книжке ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками за прошедший период расстояние между ганглиями значительно увеличилось. Напротив, в опытной группе происходит сближение ганглиев друг к другу в результате их деления на более мелкие. В связи с чем ганглии книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в 4,5-месячном возрасте меняют пространственную ориентацию в стенке органа. Последние принимают более округлую форму, имеют укороченный вид (по сравнению с контролем) и больше вытянуты по ширине. При импрегнации серебром по Бильшовскому-Грос отмечено, что среди клеток в ганглиях книжки 4,5-месячных животных в группах сравнения наблюдается разная степень импрегнации (рисунок 56). Гипераргентофильные клет-

ки обычно крупных размеров. Они имеют средний объём тела и ядра в контрольной группе: $3875,0 \pm 14,45$ мкм³ и $250,0 \pm 4,33$ мкм³; а в опытной группе: $4074,0 \pm 19,52$ мкм³ и $340,0 \pm 6,65$ мкм³. Их количество в составе ганглиев равно соответственно по группам: 26% и 20%. Крупные нейроны располагаются группами и легко определяются. У большинства клеток средних размеров (66% – в контроле и 65% – в опыте) в перикарионе аргирофильные нейрофибриллы образуют сеть и продолжают на небольшом протяжении в отростках. Они имеют грушевидные, округлые или овальные тела, множество коротких, ветвящихся в пределах ганглия дендритов и хорошо развитый нейрит. По визуальной оценке количество дендритов у клеток средних размеров 4,5-месячных животных превосходит таковые крупных нейронов. Нейриты этих клеток более толстые, неветвящиеся и уже выходят, обычно, за пределы ганглиев. Дендриты отходят от тела мощно развитым цитоплазматическим основанием. Дендриты часто заканчиваются ламеллами или небольшими расширениями. В период адаптации клетки средних размеров ганглиев книжки имеют средний объём тела и ядра в контроле: $1560,9 \pm 15,09$ мкм³ и $170,0 \pm 2,40$ мкм³; в опыте: $1239,5 \pm 11,25$ мкм³ и $112,0 \pm 2,22$ мкм³. На основании морфологических признаков основную массу нервных клеток ганглиев книжки животных сравниваемых групп 4,5-месячного возраста можно отнести к нейронам I типа Догеля. Следует отметить, что типичные клетки II типа Догеля в ганглиях книжки встречаются редко. Мелкие клетки, слабо воспринимающие серебро, в ганглиях книжки в период адаптации животных к дефинитивному корму имеются в небольшом количестве: в контроле – 8%; в опыте – 15%. Среди клеток мелких размеров можно различить: часть клеток с крупным ядром, в нем несколько интенсивно импрегнирующихся ядрышек и слабо заметным ободком цитоплазмы; у других – нейрофибриллы уже удается обнаружить в виде немногочисленных тонких нитей, располагающихся перинуклеарно, что позволяет предположить не только о асинхронной, неодновременной дифференцировке нервных клеток, но и наличие в ганглиях некоторого запаса малодифференцированных нейробластов. Их морфометрические показатели тела и ядра составили: в контроле – $408,0 \pm 3,10$ мкм³ и $95,0 \pm 1,33$ мкм³; в опыте – $303,0 \pm 6,55$ мкм³ и $75,0 \pm 0,99$ мкм³. На основании

сравнительного анализа установлено, что в ганглиях книжки у 4,5-месячных ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, морфометрические параметры клеток средних и мелких размеров превосходят аналогичные в группе животных, выращенных с применением ЗОМ Кольво-Старт. В данный период относительный прирост мелких и средних клеток в опыте значительно меньше. Однако, крупные нейроны ганглиев книжки животных опытной группы в период адаптации характеризуются высокой напряженностью роста как тела ($V=38\%$), так и ядра ($V=94\%$). Сравнительный анализ также показал, что у животных в опытной группе содержание крупных нейронов в ганглиях падает, а мелких клеток, напротив, – растёт, по отношению к контролю. Средний показатель ядерно-цитоплазматического отношения составил: в контроле – мелкие клетки – 0,30; средние клетки – 0,12; крупные клетки – 0,06; в опыте – мелкие клетки – 0,30; средние клетки – 0,09; крупные клетки – 0,09. Приведённые морфометрические данные ядерно-цитоплазматического отношения свидетельствуют, что в группах сравнения в ганглиях книжки в период адаптации животных к дефинитивному корму основная масса клеток среднего и крупного размеров находятся в стадии активного роста. В мелких клетках процесс цитодифференцировки запаздывает. В группе животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, пропорциональный рост и стабильность ядерно-цитоплазматических отношений характерна для средних клеток, тогда как у крупных клеток на фоне большого объёма цитоплазмы заметно увеличивается рост ядра. Развитие глиальных клеток в ганглиях книжки к периоду адаптации к дефинитивному корму в группах сравнения обуславливает некоторое своеобразие нейро-глиальных взаимоотношений. Количество глиоцитов, находившихся в контакте с нервными клетками увеличивается в направлении от мелких к крупным и зависит от характера вскармливания (рисунок 57). Морфометрическое исследование НГИ позволило получить следующие результаты в контроле: мелкие клетки – $2,60 \pm 0,10$ шт.; средние клетки – $7,20 \pm 0,24$ шт.; крупные клетки – $10,20 \pm 0,40$ шт.; в опыте: мелкие клетки – $2,50 \pm 0,14$ шт.; средние клетки – $6,50 \pm 0,20$ шт.; крупные клетки – $9,40 \pm 0,60$ шт. В процессе развития межмышечного сплетения книжки в период раннего постнатального онтогенеза глиоциты ганг-

лиев не диссоциируют на леммоциты и сателлиты. Они одновременно могут граничить с телом нервной клетки и отходящими от него отростками. По визуальной оценке количество глиальных клеток, сопровождающих преганглионарные нервные волокна, заметно больше, чем расположенных вдоль отростков нервных клеток, уходящих из ганглиев. Сравнительный анализ нейроглиальных взаимоотношений показал, что в ганглиях книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в 4,5-месячном возрасте отмечается достоверное уменьшение НГИ клеток средних и крупных размеров (рисунок 58). По всей видимости, это можно расценивать, как ограничение компенсаторных возможностей нервной ткани книжки ягнят опытной группы в период адаптации к дефинитивному корму. В процессе исследования отросткового аппарата крупных нейронов ганглиев книжки 4,5-месячных животных было установлено, что в группах сравнения дендро-аксональное дерево продолжает свое развитие по-разному. В контрольной группе получены следующие результаты: толщина аксона – $2,77 \pm 0,005$ мкм; количество дендритов – $10,40 \pm 0,252$ шт.; разветвление дендритов – $3,00 \pm 0,152$ шт., против аналогичных показателей в опыте: толщина аксона – $2,68 \pm 0,007$ мкм; количество дендритов – $11,50 \pm 0,257$ шт., разветвление дендритов – $3,17 \pm 0,230$ шт. Отростковый аппарат крупных клеток ганглиев книжки в адаптационный период отличается увеличением количества дендритов. Их относительный прирост становится в контроле – 65%, а в опыте – 60%. Периферическое поле иннервации крупных нейронов ганглиев книжки увеличивается и за счёт увеличения относительной скорости разветвления дендритов: в контроле $V=20\%$; в опыте $V=21\%$. На телах крупных нейронов и их дендритах обнаруживаются синаптические окончания. Вместе с тем, не всегда четко и до конца удается проследить траектории прохождения аксонов. Но увиденное в большинстве случаев дает основание утверждать, что они заканчиваются на гладкомышечных клетках, выходя за пределы ганглия (рисунок 59). Однако, заметно снижение темпов относительной скорости роста толщины аксона: в контроле $V=9\%$; против в опыте $V=0\%$. Следует отметить появление в ганглиях книжки рассматриваемого возрастного периода в опытной группе гипертрофированных клеток с извилистыми отростками. Чёткие контуры отростков выде-

ляются тёмной окраской. Они хорошо импрегнируются. Между тем, обращает внимание появление среди нервно-клеточных элементов реактивно измененных клеток. На основании цитофотометрических исследований установлено, что содержание нуклеиновых кислот равно: в средних клетках в контроле – $21,00 \pm 0,11$ ус. ед., в опыте – $18,00 \pm 0,25$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $88,00 \pm 0,20$ ус. ед., в опыте – $74,00 \pm 0,30$ ус. ед. (рисунок 60, 61).

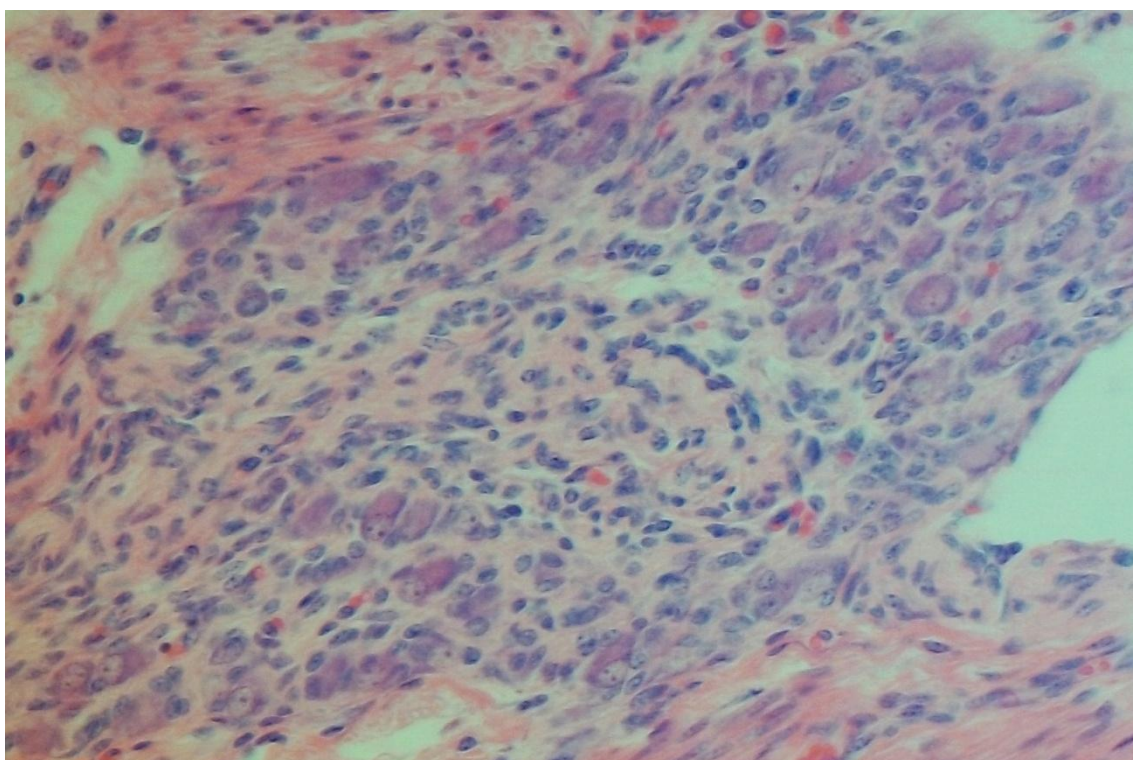


Рисунок 42. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки новорожденного ягнёнка. Доминичи – Кедровский. Ув.: Ок. 5. × Об. 5.

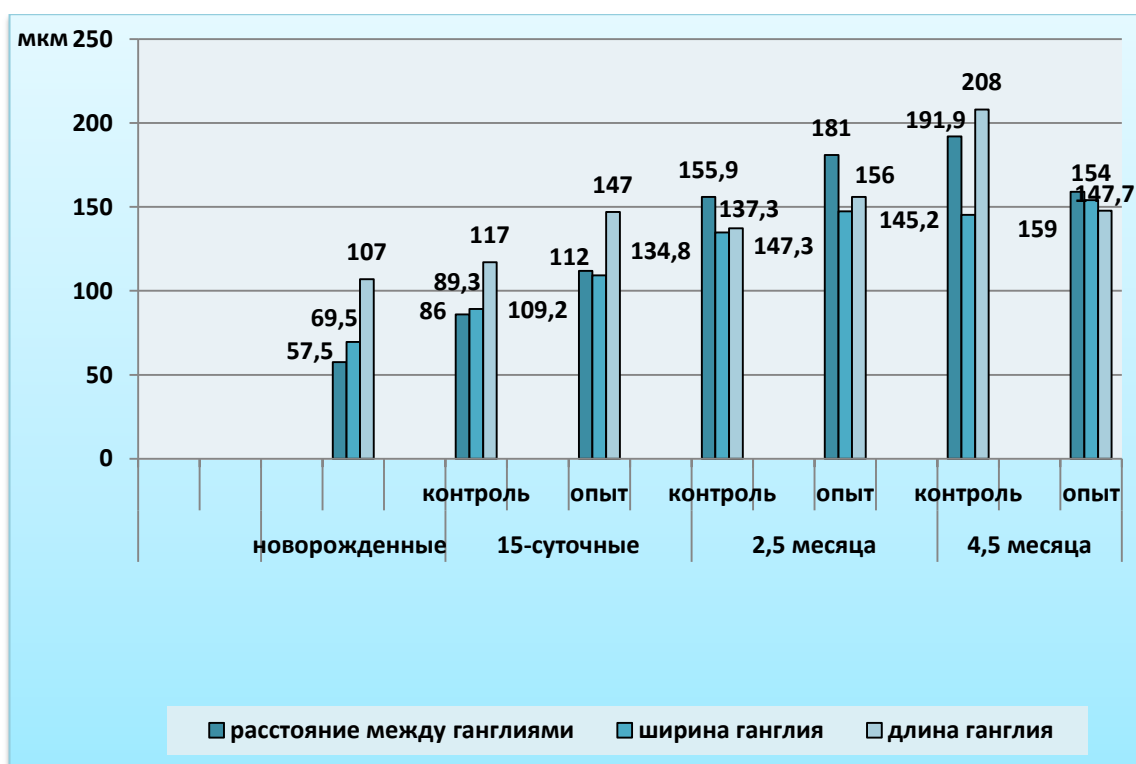


Рисунок 43. Динамика изменения размеров ганглиев книжки и расстояния между ними в постнатальном онтогенезе

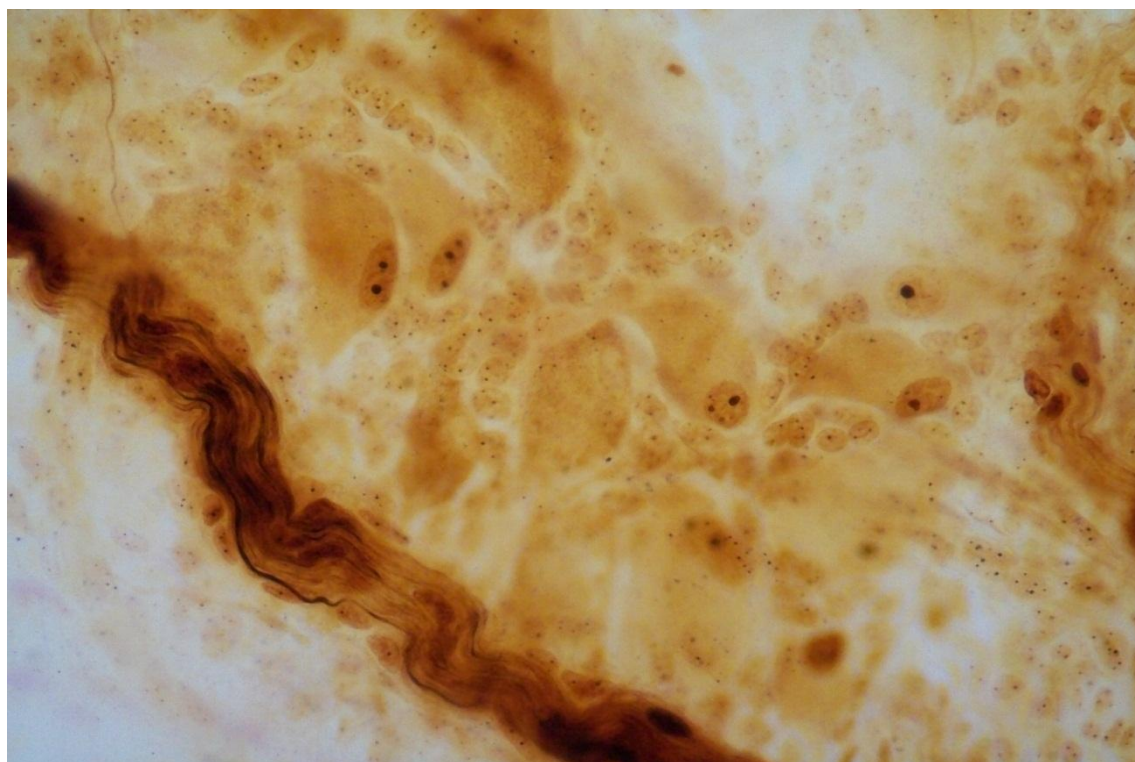


Рисунок 44. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки новорожденно-го ягнёнка. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

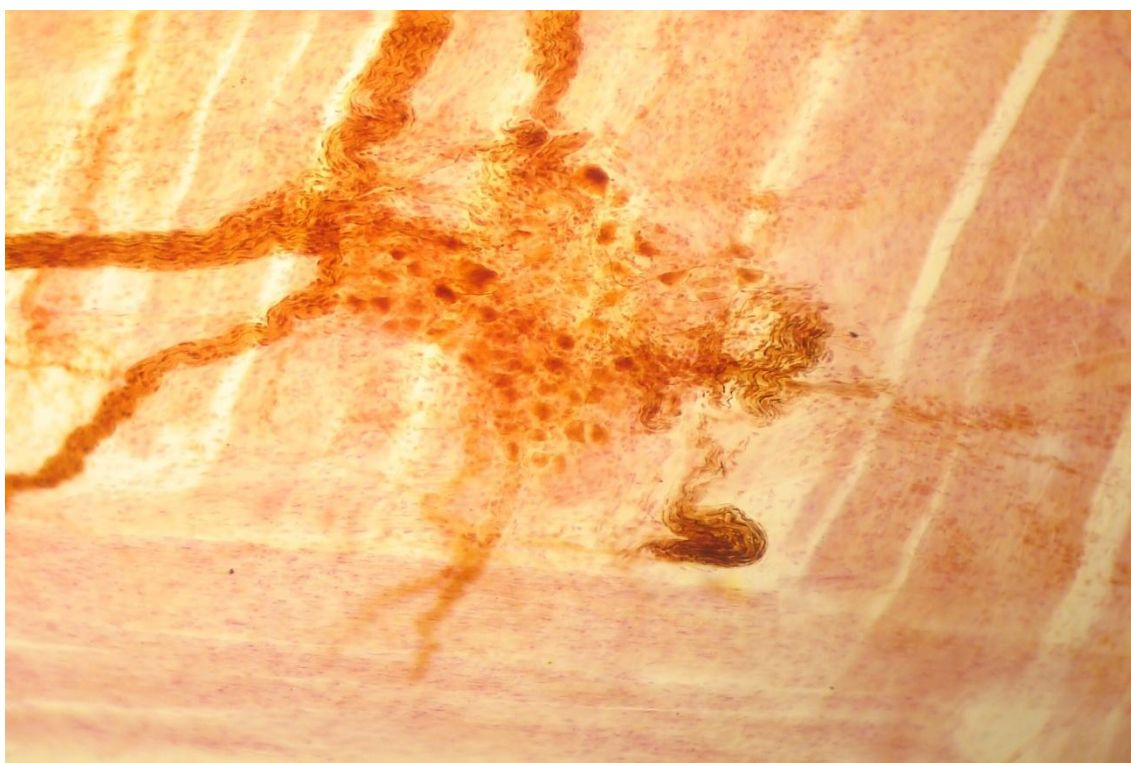


Рисунок 45. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

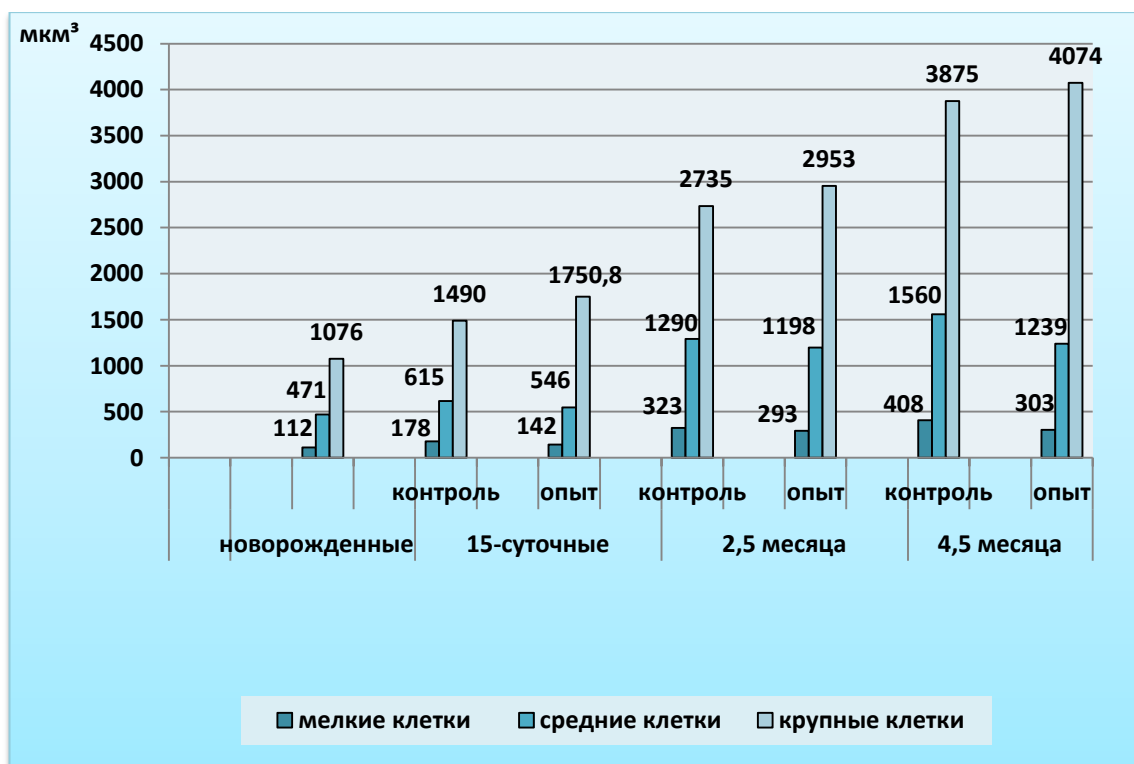


Рисунок 46. Динамика изменения объёма нервных клеток ганглиев межмышечно-го нервного сплетения книжки в постнатальном онтогенезе



Рисунок 47. Изменения процентного соотношения нервно-клеточной популяции ганглиев межмышечного нервного сплетения книжки в постнатальном онтогенезе

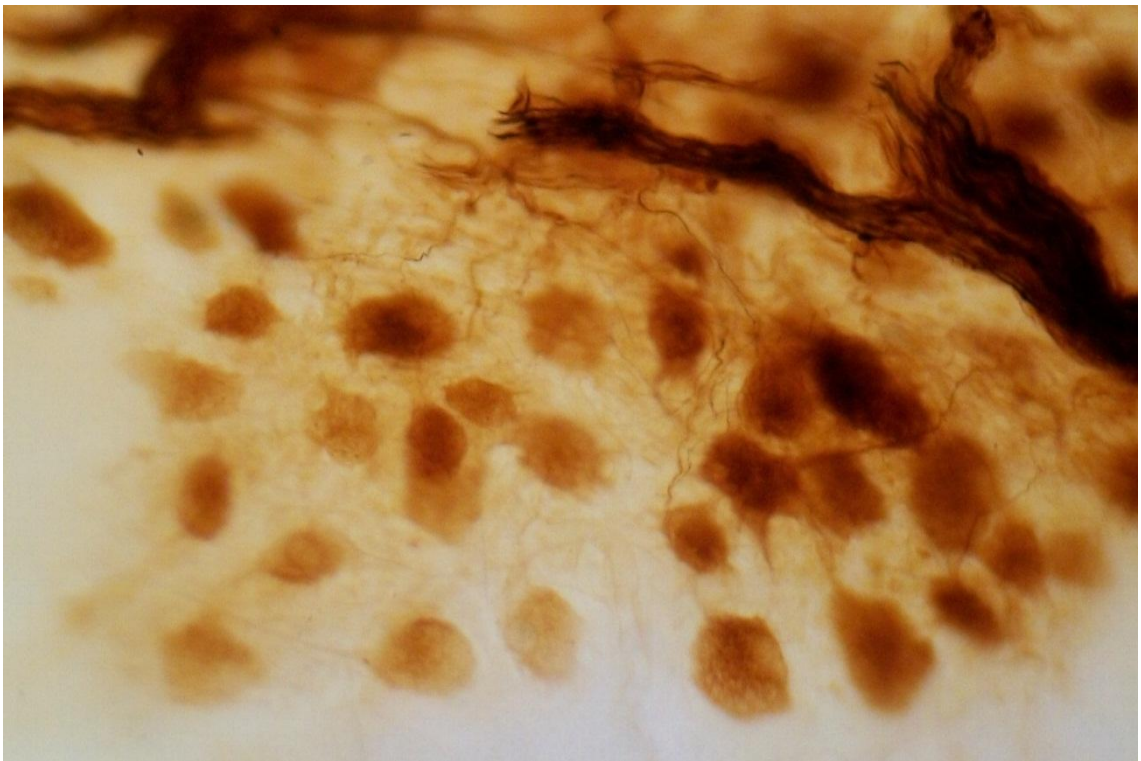


Рисунок 48. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 15-суточного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 10.

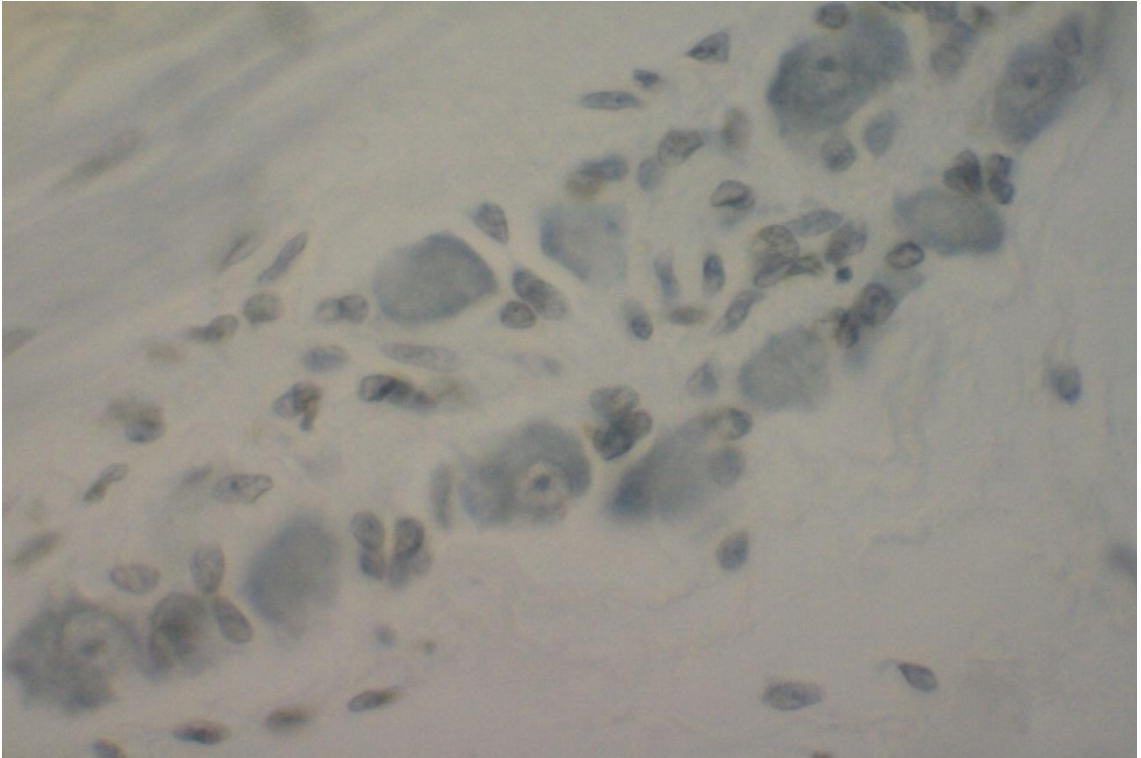


Рисунок 49. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.

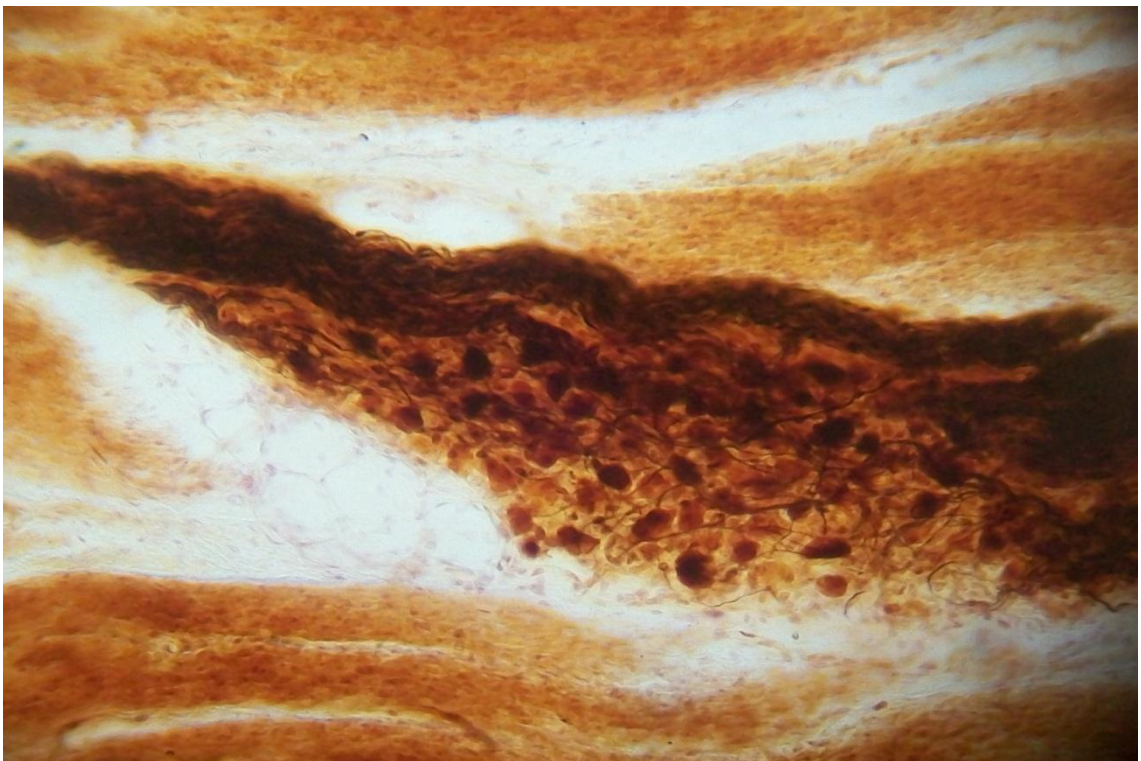


Рисунок 50. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 5.

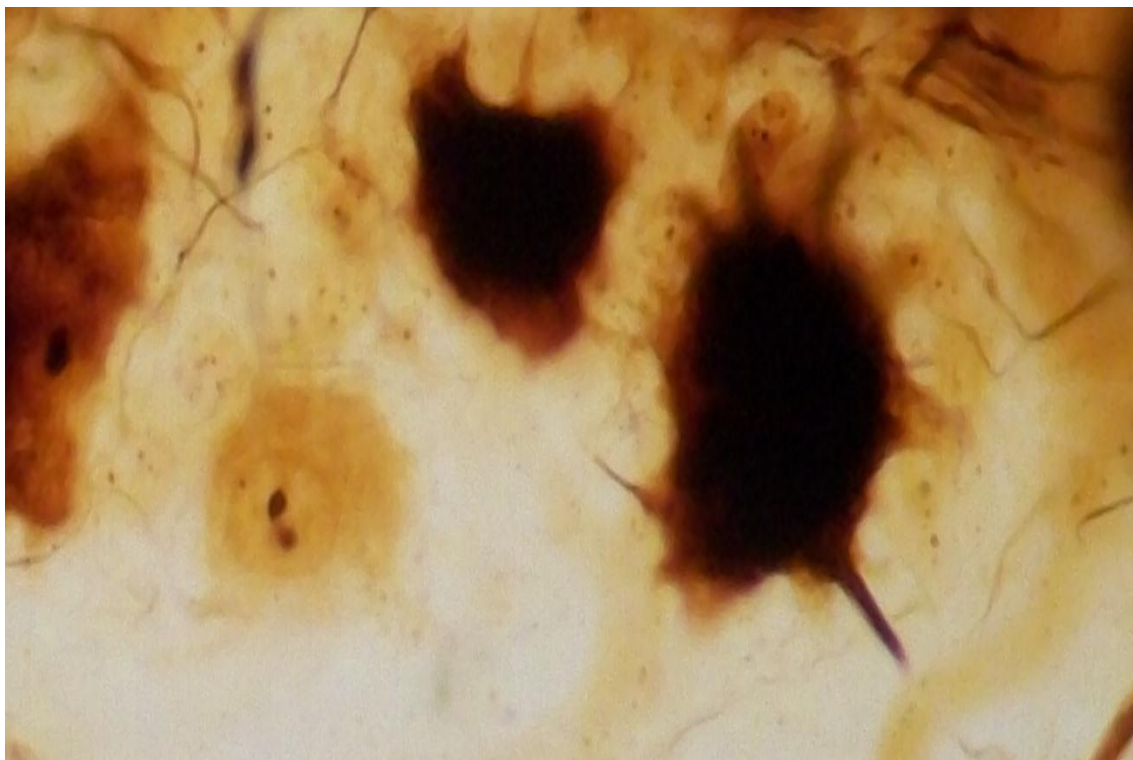


Рисунок 51. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

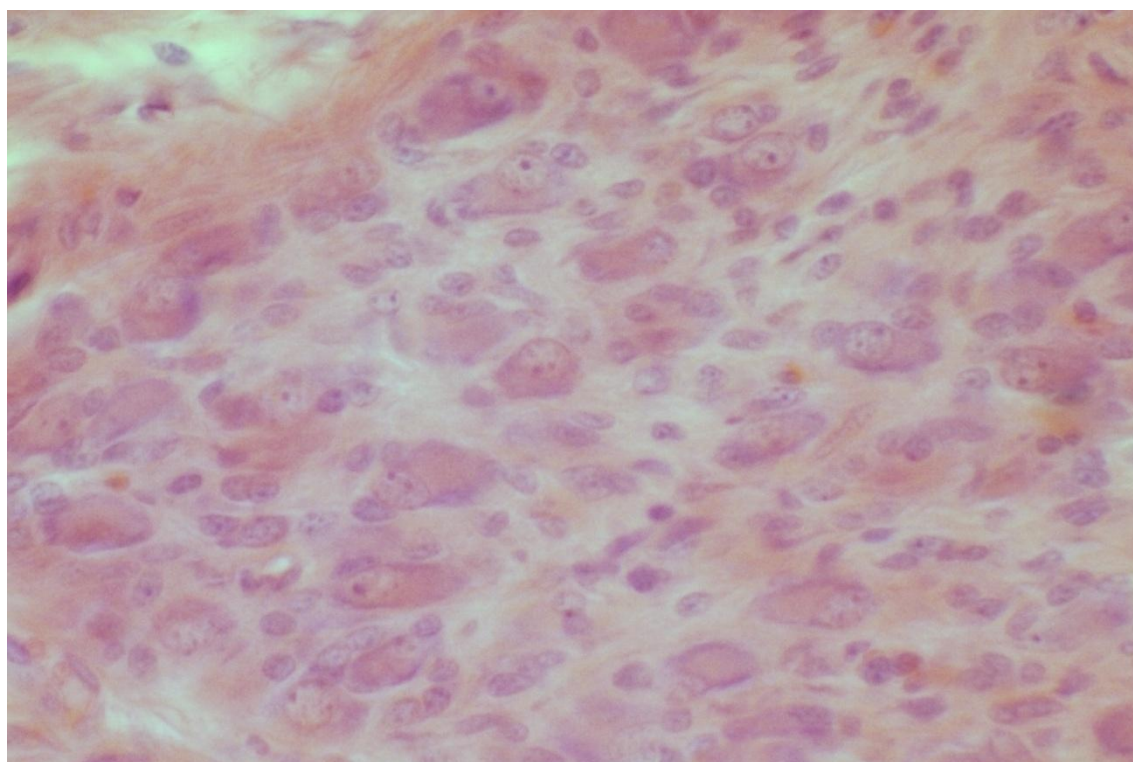


Рисунок 52. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Доминичи – Кедровский. Ув.: Ок. 16. × Об. 10.



Рисунок 53. Динамика изменения ядерно-цитоплазматического отношения клеток ганглиев межмышечного нервного сплетения книжки в постнатальном онтогенезе

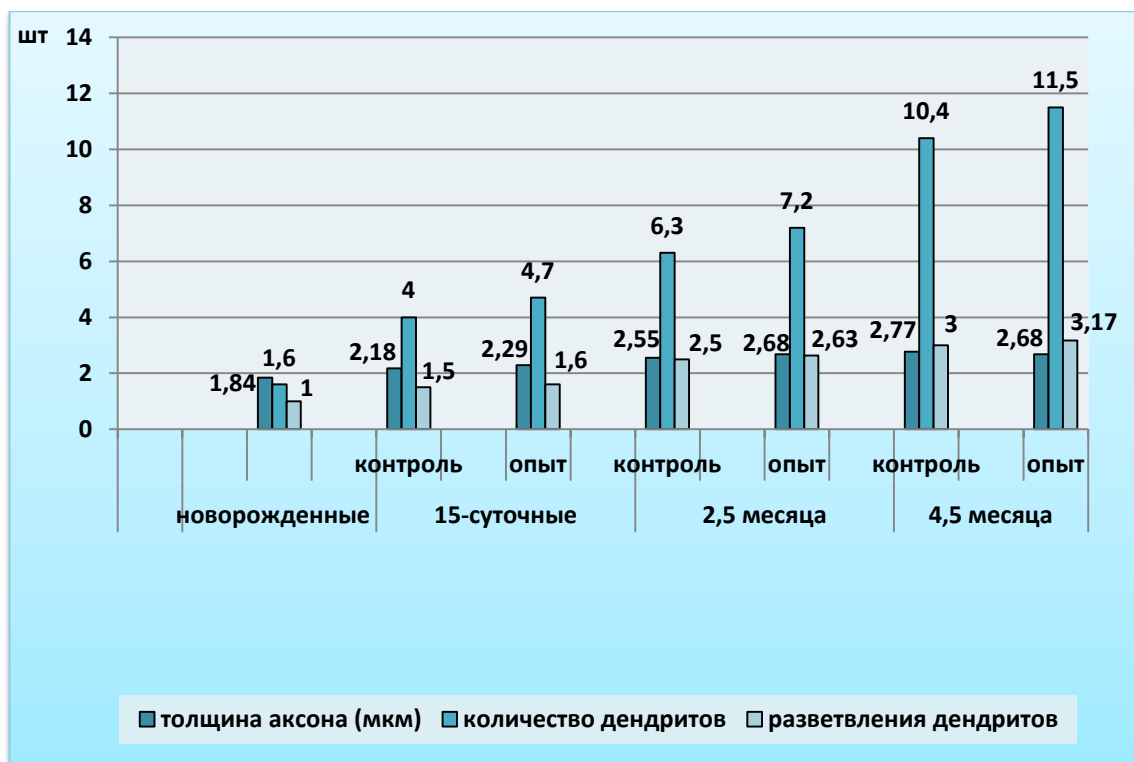


Рисунок 54. Динамика изменения дендро-аксональных показателей крупных клеток ганглиев книжки в постнатальном онтогенезе

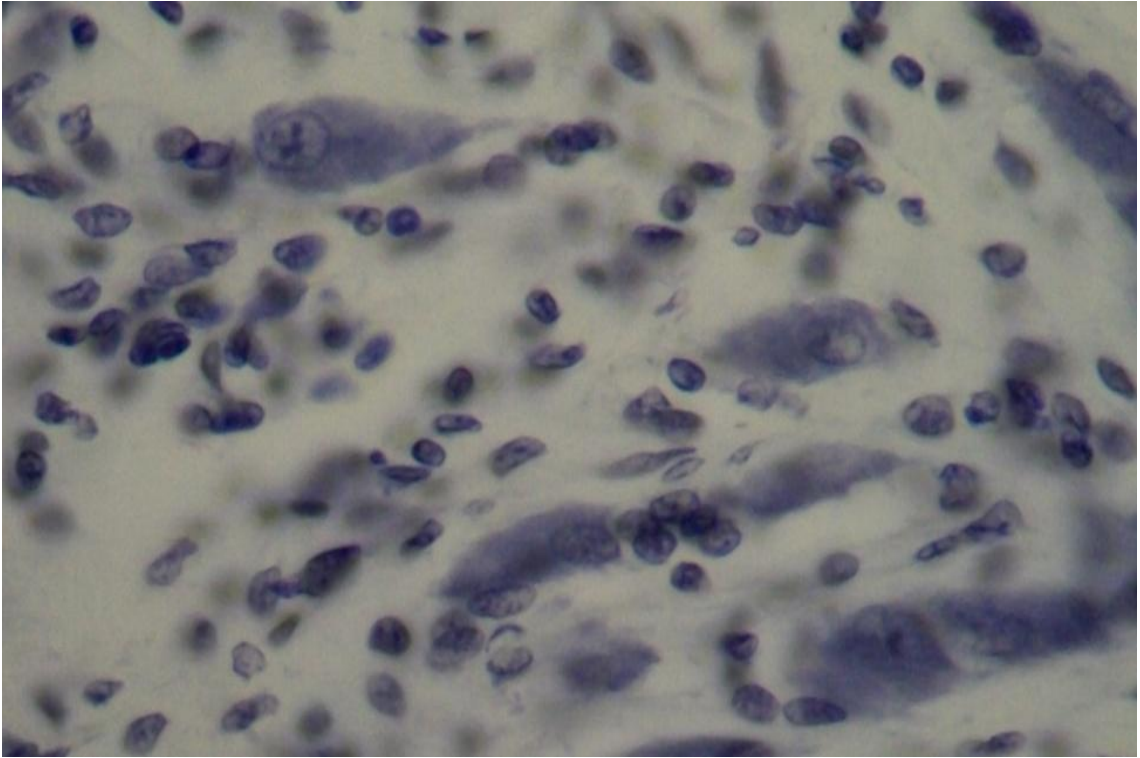


Рисунок 55. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 16. × Об. 5.

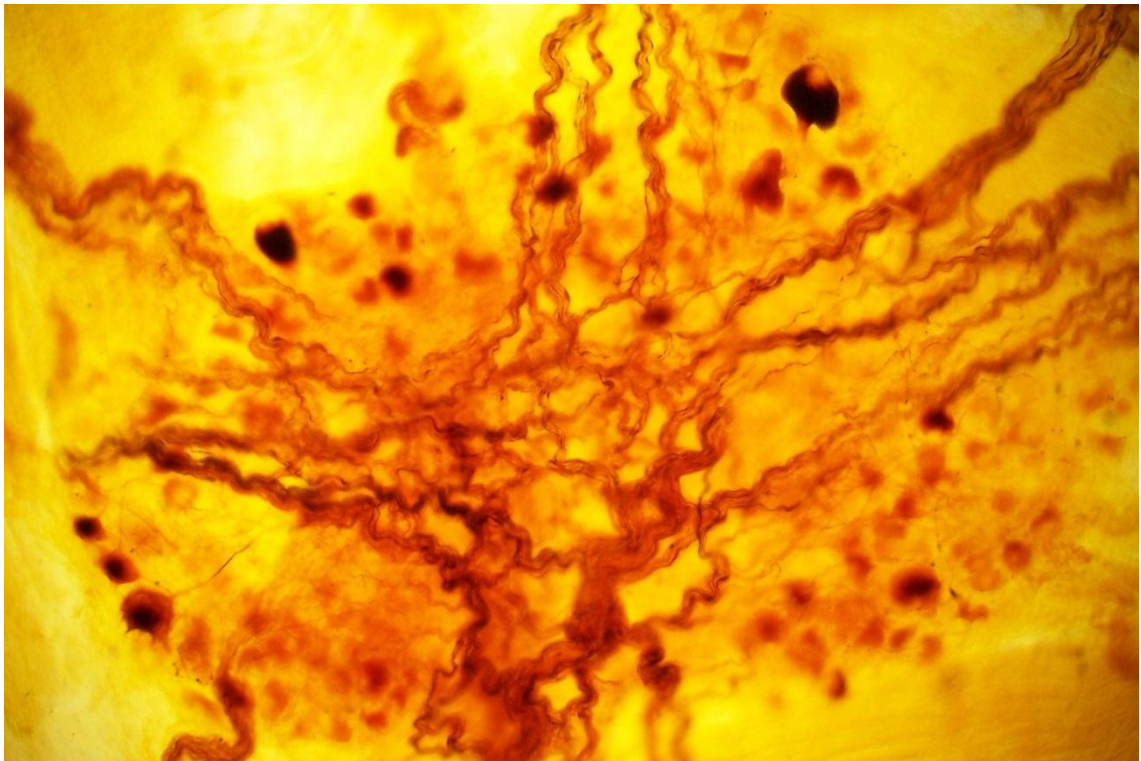


Рисунок 56. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

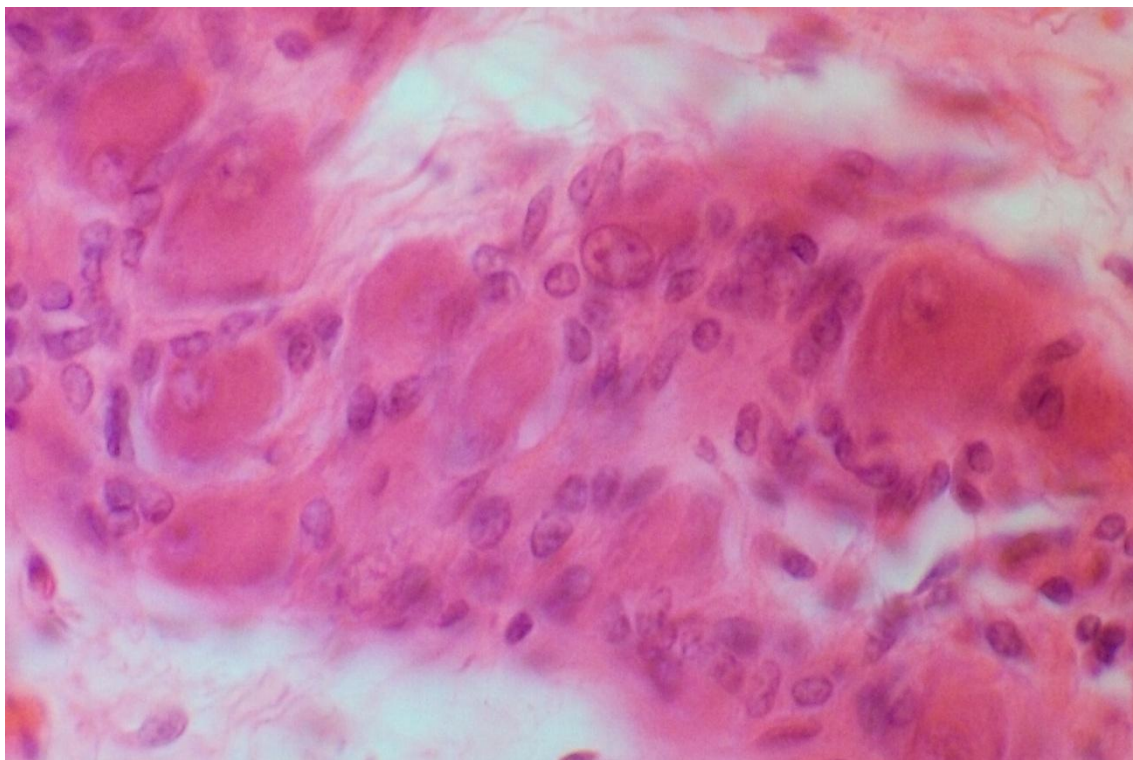


Рисунок 57. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Гематоксилин, эозин. Ув.: Ок. 5. × Об. 40.



Рисунок 58. Динамика изменения нейро-глиального индекса нервных клеток ганглиев книжки в постнатальном онтогенезе

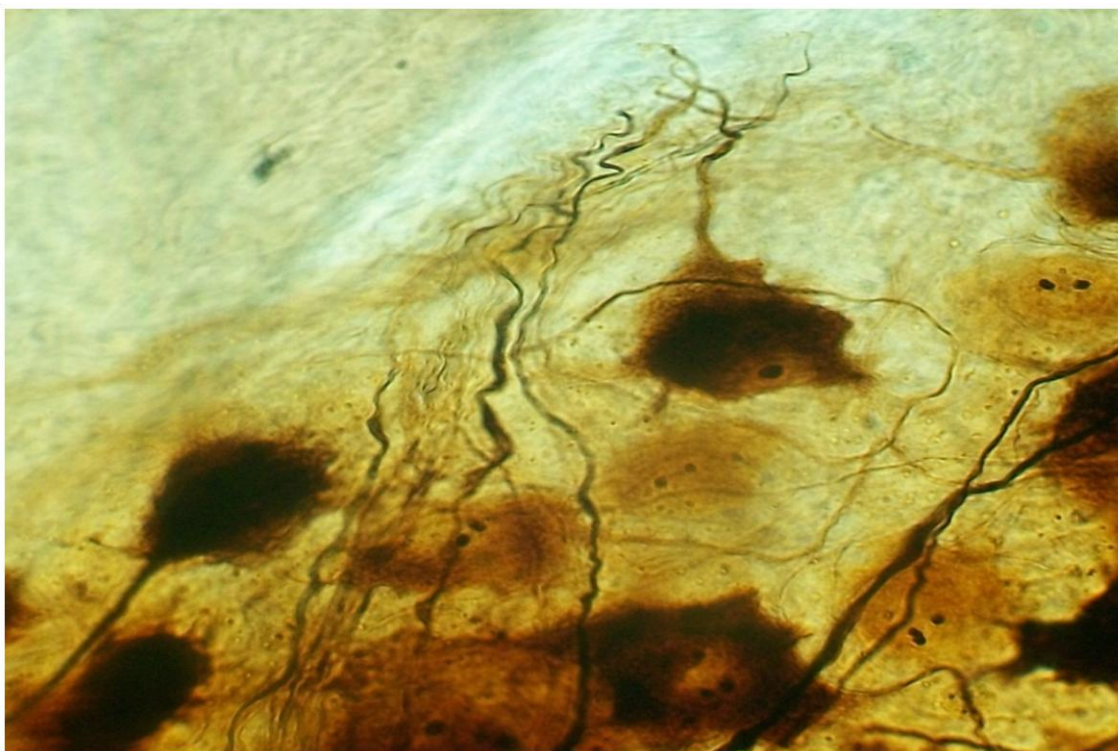


Рисунок 59. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 4,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.

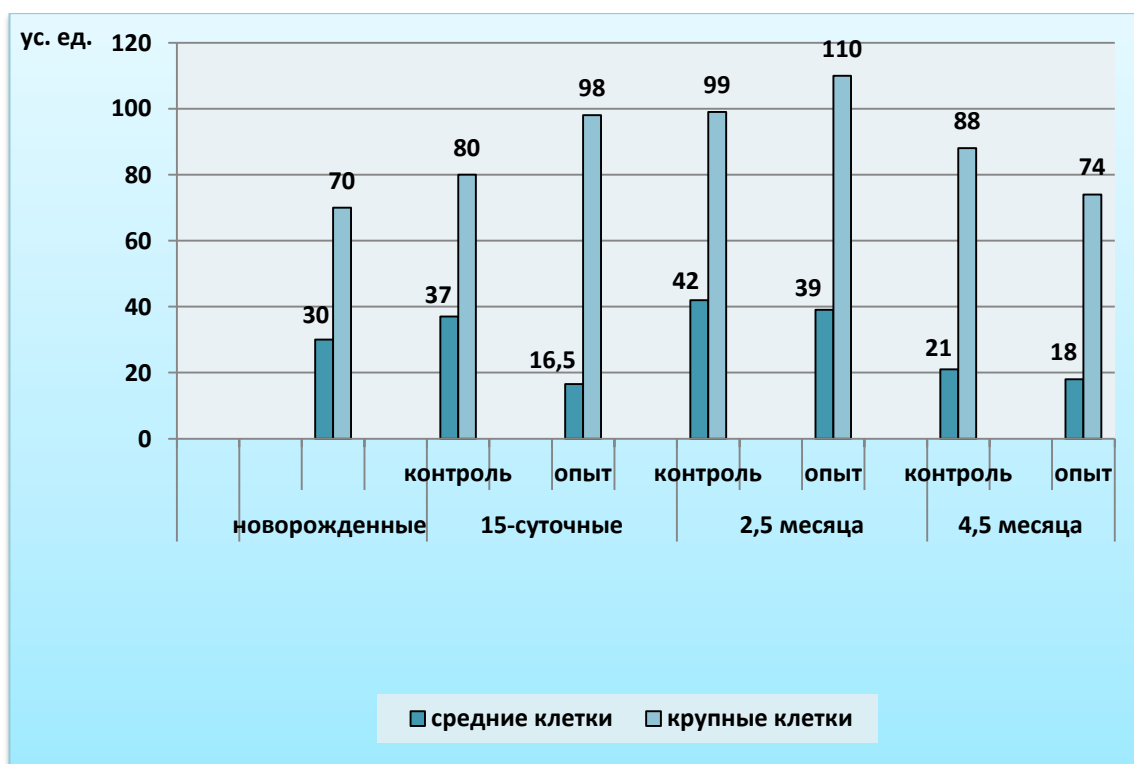


Рисунок 60. Динамика изменения концентрации нуклеиновых кислот в единице площади средних и крупных клеток ганглиев книжки в постнатальном онтогенезе

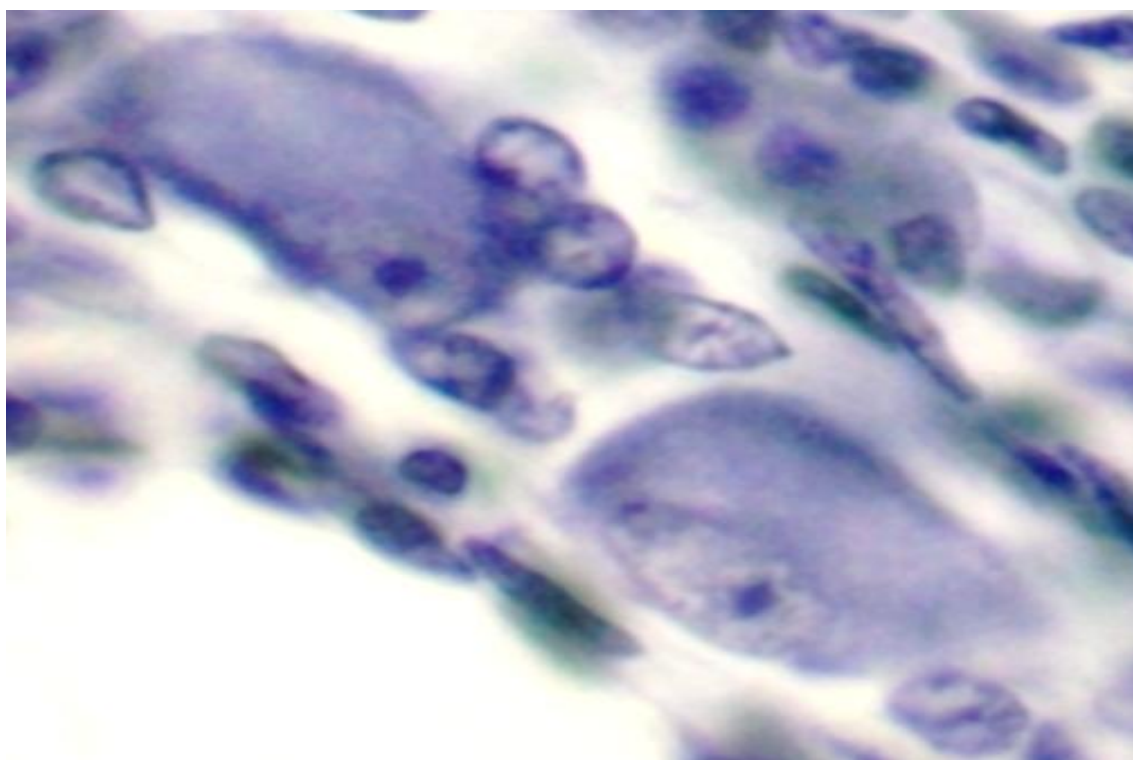


Рисунок 61. Ганглий межмышечного нервного сплетения книжки 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

3.4. Сравнительно-морфологическая характеристика ганглиев межмышечного нервного сплетения сычуга овец эдильбаевской породы, находившихся на естественном вскармливании с овцематками и при искусственном выращивании

В данном разделе представлены результаты исследований выполненных совместно с О.С. Бушукиной и В.А. Здоровининым (Вечканова Н.А. 2013; 2014; 2015), которые расширены, уточнены и дополнены. Межмышечное нервное сплетение сычуга новорожденных ягнят эдильбаевской породы образует овальные петли, которые вытянуты вдоль органа и состоят из толстых пучков нервных волокон. Пересекаясь между собой, нервные волокна принимают участие в формировании нервных ганглиев (рисунок 62). Часть нервных волокон проходит транзитом через ганглий и не образует с его нейронами синаптических связей. В составе нервных пучков выделяются отдельные, сильно импрегнированные, толстые нервные волокна, от которых в ганглий отходят тонкие веточки. Межмышечное нервное сплетение в стенке сычуга по форме и размеру петель сильно варьирует.

По принципиальным позициям строение межмышечных нервных ганглиев сычуга ягнят эдильбаевской породы, имеет сходство с аналогичными ганглиями сычуга ягнят советского мериноса, что было установлено, при проведении совместных исследований с О.С. Бушукиной (2006; 2007).

Расстояние между ганглиями в сычуге ягнят эдильбаевской породы в новорожденный период составляет $225,0 \pm 1,40$ мкм. Ганглии имеют разнообразную форму – от удлинённо-вытянутой до овальной. Средний показатель их длины и ширины в сычуге новорожденных ягнят соответственно равен $218,0 \pm 1,34$ мкм \times $111,0 \pm 1,34$ мкм (таблица 4, приложение; рисунок 63). В рассматриваемый возрастной период в составе ганглиев можно наблюдать переходные формы развивающихся нервных клеток, которые отличаются как размерами клеточного тела, так и по форме перекариона, степени развития нейрофибриллярного аппарата, наличием или отсутствием отросткового аппарата (рисунок 64). На основании морфометрических исследований установлено, что в клеточном составе ганглиев сычуга новорожденных животных преобладают клетки средних размеров – 75%. Они имеют объём тела $407,0 \pm 6,55$ мкм³ и ядра $74,0 \pm 2,20$ мкм³. На импрегнированных по Бильшовскому-Грос препаратах клетки средних размеров проявляют морфологические признаки малодифференцированных безотросчатых мультиполярных нейробластов, а часть – дифференцирующихся нейронов. Ядерно-цитоплазматическое отношение средних клеток составляет 0,22, что показывает высокий темп роста их цитоплазмы по отношению к ядру. В новорожденный период в составе ганглиев сычуга крупные клетки немногочисленны – 14%. Они имеют мультиполярную форму, развитый нейрофибриллярный аппарат, в связи с чем хорошо импрегнируются. От тела крупных нейронов отходит несколько отростков, которые дифференцируются на аксон и дендриты. На их телах и отростках выявляется значительное количество синаптических окончаний. Объём тела и ядра крупных нейронов в ганглиях сычуга новорожденных ягнят соответственно составил – $874,0 \pm 4,77$ мкм³ и $80,0 \pm 3,50$ мкм³. Показатель ядерно-цитоплазматического отношения равен 0,10, что характерно для стадии активного роста клетки. Дендро-аксональное «дерево» крупных клеток имело следующие

показатели: толщина аксона – $2,54 \pm 0,012$ мкм; количество дендритов – $2,40 \pm 0,123$ шт.; разветвление дендритов – $1,33 \pm 0,333$ шт. Однако, многие нервные клетки в составе ганглиев сычуга новорожденных ягнят еще далеки от дефинитивных форм. Это мелкие клетки, которые при импрегнации слабо воспринимают соли серебра и отличаются бледным оттенком. Их содержание в ганглиях составляет 11%. Мелкие клетки в данном возрастном периоде имеют объем тела и ядра соответственно: $132,8 \pm 1,37$ мкм³; $38,0 \pm 3,10$ мкм³. Ядерно-цитоплазматическое отношение мелких клеток равно 0,40, что показывает высокий темп роста ядра. В ганглиях выявляются разной формы и величины ядра глиальных клеток. Глиальные клетки представляют нейропил ганглиев и формирующуюся капсулу вокруг развивающихся нейронов. При измерении величины НГИ было установлено, что количество глиоцитов, приходящихся на одну нервную клетку составило: мелких – $3,64 \pm 0,12$ шт.; средних – $4,50 \pm 0,11$ шт.; крупных – $7,00 \pm 0,22$ шт. Количественная оценка содержания нуклеиновых кислот показала: в средних клетках $35,00 \pm 0,20$ ус. ед.; в крупных клетках $82,00 \pm 0,60$ ус. ед.

На молочном этапе развития в нервной ткани стенки сычуга продолжают морфологические преобразования (рисунок 65). Расстояние между ганглиями в сычуге животных контрольной группы увеличивается и становится равным $246,0 \pm 1,34$ мкм. У ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, напротив, отмечается в 15-суточном возрасте уменьшение рассматриваемого показателя – $215,0 \pm 1,34$ мкм. В связи с этим изменяются форма и размеры петель межмышечного нервного сплетения. Линейные размеры ганглиев составили: в контрольной группе $146,0 \pm 1,31$ мкм \times $230,0 \pm 1,34$ мкм; в опытной – $127,0 \pm 0,64$ мкм \times $199,0 \pm 1,29$ мкм. Общей закономерностью в развитии ганглиев молочного периода сравниваемых групп является доминирующий рост их в ширину, по отношению к длине. Относительный прирост ганглиев в ширину в стенке сычуга 15-суточных ягнят равен 32% в контроле, против 14% в опыте. Обращает внимание, что длина ганглиев сычуга животных при искусственном кормлении уменьшается ($B=-9\%$). Очевидно, это обусловлено отделением от ганглиев небольшой группы клеток, которые можно наблюдать, как одиночно лежащие по ходу нервных волокон. При морфо-

метрических исследованиях установлено, что в ганглиях сычуга 15-суточных ягнят, как и в преджелудках, объёмы нервных клеток сильно варьируют. На основании полученных результатов нервные клетки ганглиев сычуга были классифицированы на мелкие, средние и крупные, имеющие соответственно объём тела и ядра в контроле: мелкие клетки – $159,0 \pm 1,00 \text{ мкм}^3$ и $41,5 \pm 2,20 \text{ мкм}^3$, средние клетки – $473,3 \pm 1,81 \text{ мкм}^3$ и $44,0 \pm 2,60 \text{ мкм}^3$, крупные клетки – $1058,0 \pm 6,14 \text{ мкм}^3$ и $80,0 \pm 4,47 \text{ мкм}^3$; в опыте: мелкие клетки – $129,8 \pm 0,82 \text{ мкм}^3$ и $40,0 \pm 1,60 \text{ мкм}^3$, средние клетки – $404,3 \pm 3,71 \text{ мкм}^3$ и $101,0 \pm 2,66 \text{ мкм}^3$, крупные клетки – $1252,2 \pm 3,71 \text{ мкм}^3$ и $114,0 \pm 3,22 \text{ мкм}^3$ (рисунок 66). Изучение соотношения процентного содержания в составе ганглиев сычуга 15-суточных ягнят клеток, имеющих разные морфометрические параметры показало, что основными представителями являются клетки средних размеров: в контроле – 70%; в опыте 64%. Соответственно мелкие клетки находятся в пределах 13% и 23%. Доля крупных клеток составляет: в контроле 17%; в опыте 13% (рисунок 67). Сравнительный анализ показывает, что у 15-суточных ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт в составе ганглиев сычуга увеличивается, по отношению к животным, находившихся на естественном вскармливании, количество мелких клеток, тогда как клеток средних и крупных размеров – меньше. Обращает внимание, что в ганглиях сычуга животных контрольной группы отмечается относительно равномерный рост клеток всех размерных групп. Показатель относительного прироста варьирует в пределах 16% – 21%. Однако, у ягнят при искусственном вскармливании в ганглиях сычуга на молочном этапе развития происходит прогрессивный рост только крупных нейронов ($V=43\%$). При исследовании ядерно-цитоплазматического отношения нервных клеток ганглиев сычуга на молочном этапе развития установлено в контроле: мелкие клетки – 0,35; средние клетки – 0,10; крупные клетки – 0,08; в опыте: мелкие клетки – 0,44; средние клетки – 0,33; крупные клетки – 0,10. Анализ сравнительных данных свидетельствует, что в ганглиях сычуга 15-суточных ягнят, находившихся на естественном вскармливании, отмечается стремительный рост цитоплазмы в группе нервных клеток средних и крупных размеров, что характерно для активного процесса клеточной дифференциации. Одновременно в ганглиях сычу-

га животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в группе мелких и средних клеток установлен рост только ядра, а у крупных – относительно пропорциональный рост ядра и цитоплазмы (таблица 4, приложение). Изменение величины НГИ нервных клеток в ганглиях сычуга 15-суточных животных имеет особенности в зависимости от характера вскармливания. Количество глиоцитов, приходящихся на одну нервную клетку составило в контроле: мелких – $3,20 \pm 0,10$ шт., средних – $5,70 \pm 0,55$ шт., крупных – $7,40 \pm 0,25$ шт.; в опыте: мелких – $2,40 \pm 0,11$ шт.; средних – $4,60 \pm 0,20$ шт., крупных – $8,30 \pm 0,44$ шт. Сравнительный анализ показывает, что значение НГИ закономерно понижается с возрастом в группе мелких клеток. Одновременно в группе клеток средних и крупных размеров увеличивается. Следует отметить, что величина НГИ средних клеток ганглиев сычуга ягнят контрольной группы увеличивается более стремительно, чем в опыте. Однако, показатель НГИ крупных клеток в ганглиях сычуга ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, выше аналогичного показателя в группе сравнения. На молочном этапе в ганглиях сычуга установлена зависимость развития дендро-аксонального «дерева» от вида вскармливания ягнят. Количественный анализ роста отростков крупных клеток и особенности их ветвлений в 15-суточном возрасте показал в контроле: толщина аксона – $2,69 \pm 0,064$ мкм, количество дендритов – $4,00 \pm 0,186$ шт., разветвление дендритов – $1,60 \pm 0,140$ шт.; в опыте: толщина аксона – $2,64 \pm 0,060$ мкм, количество дендритов – $4,60 \pm 0,207$ шт., разветвление дендритов – $2,40 \pm 0,090$ шт. Сравнительный анализ развития отросткового аппарата крупных нейронов показал, что в ганглиях сычуга ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, имеется заметное отличие в количестве дендритов и их разветвлении. Относительный прирост их соответственно составил в опыте 92% и 80%, против 67% и 20% в контроле. Цитофотометрия содержания нуклеиновых кислот составила: в средних клетках в контроле – $54,00 \pm 0,22$ ус. ед., в опыте – $14,00 \pm 0,11$ ус. ед.; в крупных клетках в контроле – $95,00 \pm 0,45$ ус. ед., в опыте – $112,00 \pm 0,30$ ус. ед. (рисунок 68).

В переходный период (2,5 месяца) межмышечное нервное сплетение сычуга претерпевает ряд структурных изменений (рисунок 69). Меняется расстояние между ганглиями, которое составило в контроле – $362,0 \pm 1,33$ мкм ($B=47\%$), а в опы-

те – $333,0 \pm 1,32$ мкм ($B=55\%$). На основании морфометрических исследований установлено, что в период перехода ягнят к поеданию грубого корма линейные размеры ганглиев сычуга составили в группе ягнят, находившихся на естественном вскармливании – $157,0 \pm 1,34$ мкм \times $276,0 \pm 1,32$ мкм, против аналогичных показателей – $144,0 \pm 1,31$ мкм \times $254,0 \pm 1,13$ мкм, у ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт. Общей закономерностью в развитии ганглиев сравниваемых групп является опережающий их рост в длину, о чём свидетельствует показатель относительного прироста в контроле – 20% и 28% в опыте. Интенсивность прироста ганглиев в ширину была невысокая, как в контрольной группе животных ($B=8\%$), так и в опытной ($B=13\%$). В переходный период изменяется и цитоархитектоника ганглиев сычуга. Среди нервных клеток ганглиев сычуга легко различаются безотростчатые нейробласты, дифференцированные нейроны на стадии роста и созревания. Крупные дифференцированные нейроны характеризуются высокой восприимчивостью к солям серебра. Значительную длину приобретают их отростки. Нейрит, как правило, уходит за пределы ганглия. Длинные дендритические отростки начинаются мощно-развитым цитоплазматическим основанием и образуют многочисленные ответвления. Наряду с длинными дендритами от тела нервной клетки отходят и короткие отростки. Такие нейроны по морфологическим признакам проявляют сходство с клетками I типа Догеля (рисунок 70). Среди крупных клеток в ганглиях сычуга переходного периода в небольшом количестве можно идентифицировать нейроны и II типа Догеля. Как правило это клетки с овальной или треугольной формой тела и имеющие небольшое количество маловетвящихся, тонких, длинных отростков, среди которых трудно выделить аксон от дендритов. В переходный период межмышечное нервное сплетение сычуга заметно обогащается нервными волокнами и глиальными элементами. Увеличивается концентрация синаптических терминалей. Среди них различаются синапсы, как транзиторного, так и конечного типа. Синапсы выявляются на телах нервных клеток и их отростках. В ганглиях 2,5-месячных животных сравниваемых групп независимо от характера вскармливания выявляются клетки с признаками деструкции. Такие нейроны имеют зернистую структуру цитоплазмы. Деструктивные изменения

клеток иногда сопровождаются сморщиванием, вакуолизацией цитоплазмы отдельных клеток, распадом их отростков и неравномерным утолщением. На основании морфометрического исследования установлено, что основными клетками ганглиев сычуга 2,5-месячных животных являются клетки среднего объема, имеющие размер тела и ядра в контроле: $1038,6 \pm 5,20 \text{ мкм}^3$ и $90,0 \pm 3,41 \text{ мкм}^3$; в опыте: $929,0 \pm 3,33 \text{ мкм}^3$ и $158,0 \pm 2,26 \text{ мкм}^3$. Их содержание в составе ганглиев составляет соответственно по группам 70% и 60%. Более крупные клетки в количестве 17% в контроле и 12% в опытной группе имеют объем тела и ядра в ганглиях сычуга ягнят, находившихся на естественном вскармливании $2073,3 \pm 11,98 \text{ мкм}^3$ и $207,0 \pm 4,45 \text{ мкм}^3$, а у животных при искусственном вскармливании – $2325,2 \pm 13,28 \text{ мкм}^3$ и $232,0 \pm 4,86 \text{ мкм}^3$. В составе ганглиев сычуга переходного периода выявляются мелкие клетки в контрольной группе до 15%, а в опытной – до 28%. Они имеют объем тела и ядра в контроле: $265,0 \pm 1,36 \text{ мкм}^3$ и $66,0 \pm 3,20 \text{ мкм}^3$; в опыте: $228,0 \pm 1,53 \text{ мкм}^3$ и $57,0 \pm 2,10 \text{ мкм}^3$. Величина ядерно-цитоплазматического отношения нервных клеток ганглиев сычуга ягнят 2,5-месячного возраста составила в контроле: мелких клеток – 0,33; средних клеток – 0,09; крупных клеток – 0,11; в опыте: мелких клеток – 0,33; средних клеток – 0,20; крупных клеток – 0,11 (рисунок 71). Сравнительный анализ показал, что морфогенез средних клеток в ганглиях сычуга животных контрольной группы характеризуется интенсивным ростом как тела ($V=120\%$), так и ядра ($V=105\%$). Одновременно в ганглиях сычуга ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в группе средних клеток относительный прирост тела заметно больше ($V=130\%$), чем ядра ($V=56\%$). Это свидетельствует о глубоких преобразованиях, происходящих в цитоплазме в процессе цитодифференцировки. В группе крупных нейронов ганглиев сычуга переходного периода контрольные показатели относительного прироста тела и ядра составили 96% и 159%, а в опыте соответственно – 86% и 104%. Интенсивность роста крупных нейронов при одновременном увеличении ядерно-цитоплазматического отношения, по сравнению с предыдущим возрастным периодом, свидетельствует о повышении морфофункциональной активности ядра. Это является общей закономерностью морфогенеза крупных клеток в ганглиях сычуга животных 2,5-месячного возраста

сравниваемых групп. Исследование изменения НГИ клеток ганглиев сычуга ягнят переходного периода показало в контроле: мелких клеток – $3,30 \pm 0,20$ шт., средних клеток – $5,50 \pm 0,22$ шт., крупных клеток – $7,30 \pm 0,40$ шт.; в опыте: мелких клеток – $2,70 \pm 0,14$ шт., средних клеток – $5,00 \pm 0,22$ шт., крупных клеток – $7,40 \pm 0,33$ шт. На основании сравнительного анализа установлено, что абсолютная величина НГИ мелких и средних клеток в контрольной группе больше, чем в опыте. По сравнению с предыдущим возрастным периодом, величина НГИ мелких клеток закономерно растёт. Нейроглиальные взаимоотношения средних клеток в группе сравнения имеют иной характер. Относительный прирост НГИ средних клеток в контрольной группе составил $V = -4\%$, тогда как в ганглиях сычуга животных опытной группы аналогичный показатель равен $V = 9\%$. Последнее, возможно, обусловлено нарастанием метаболической активности в процессе цитодифференцировки. В переходный период отмечается уменьшение относительной скорости роста НГИ крупных нейронов ганглиев сычуга животных контрольной группы ($V = -1\%$) и более заметно у ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт ($V = -11\%$). Особенность нейроглиальных взаимоотношений крупных нейронов, очевидно, является следствием адаптационно-компенсаторной перестройки нервной ткани сычуга в связи с характером вскармливания ягнят. В переходный период в ганглиях сычуга увеличивается количество нервных волокон. Усложняются связи между клетками как в пределах ганглия, так и между ганглиями межмышечного нервного сплетения. В формировании этих связей принимают участие не только волокна центрального происхождения, но и отростки ганглионарных клеток. На основании проведенного исследования установлено усложнение отросткового аппарата нейронов. Так в ганглиях сычуга 2,5-месячных животных основные дендронаксональные показатели крупных нейронов составили в контроле: толщина аксона $2,76 \pm 0,011$ мкм, количество дендритов – $6,00 \pm 0,239$ шт., разветвление дендритов – $2,07 \pm 0,143$ шт.; в опыте: толщина аксона – $2,68 \pm 0,011$ мкм, количество дендритов – $6,20 \pm 0,264$ шт., разветвление дендритов – $2,37 \pm 0,139$ шт. Сравнительный анализ показывает, что в ганглиях сычуга животных опытной группы дендритическое поле иннервации крупных нейронов отличается небольшим превосходством

вом от контрольных показателей. Однако, обращает внимание высокая скорость относительного прироста дендритов ($B=50\%$) (рисунок 72) и их боковых ответвлений ($B=29\%$) в ганглиях сычуга ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками. Одновременно, в группе животных при искусственном вскармливании, относительный прирост дендритов составил $B=35\%$, а их боковых ответвлений $B=-1\%$. Последнее обусловлено за счёт их частичной резорбции. Кроме того, дендриты принимают извилистый характер, с резкими поворотами и меняющейся траекторией ответвлений, что придаёт им поисковый характер. Установлено, что концентрация нуклеиновых кислот на единицу площади составила: в средних клетках в контроле – $20,00 \pm 0,33$ ус. ед., в опыте – $28,00 \pm 0,33$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $101,00 \pm 0,20$ ус. ед., в опыте – $116,00 \pm 0,30$ ус. ед. (рисунок 73).

При переходе животных на дефинитивный корм (в 4,5 месяца) межмышечное нервное сплетение сычуга из узко-петлистого становится широко-петлистым. Во многом это обусловлено ростом органа, растяжением стенки. Можно предположить, что это способствовало сближению ганглиев. Расстояние между ганглиями в данном возрасте уменьшается в контроле – $322,0 \pm 2,64$ мкм ($B=-11\%$), а в опыте – $251,0 \pm 1,89$ мкм ($B=-25\%$). Общей закономерностью раннего постнатального морфогенеза ганглиев сычуга является доминирующий их рост в длину по отношению к ширине (рисунок 74). Вследствие чего они, как правило, имеют овально-вытянутую форму. Линейные размеры ганглиев, по результатам морфометрических исследований, составили в контроле $187,0 \pm 2,63$ мкм \times $384,0 \pm 2,63$ мкм; в опыте $147,0 \pm 1,89$ мкм \times $299,0 \pm 4,50$ мкм. Сравнительный анализ показывает, что у ягнят 4,5-месячного возраста при искусственном выращивании ганглии сычуга имеют меньший размер, чем в группе животных, находившихся на естественном вскармливании с овцематками. Клетки средних размеров являются основными представителями в структуре ганглиев сычуга 4,5-месячного возраста (рисунок 75) и имеют объём тела и ядра соответственно в контроле: $1301,7 \pm 11,53$ мкм³ и $111,0 \pm 3,33$ мкм³; в опыте: $837,3 \pm 4,56$ мкм³ и $167,0 \pm 4,22$ мкм³. В сравниваемых группах они содержатся в количестве соответственно 61% и 63% от всего

клеточного состава ганглиев. Содержание мелких клеток в ганглиях сычуга животных данного возрастного периода закономерно уменьшается как в контроле (10%), так и в опыте (17%). Их морфометрические показатели составили в контроле: объём тела $414,0 \pm 5,07$ мкм³ (V=56%), объём ядра $103,0 \pm 1,56$ мкм³ (V=56%); в опыте: объём тела $255,9 \pm 3,14$ мкм³ (V=12%), объём ядра $67,0 \pm 2,12$ мкм³ (V=18%). По сравнению с предыдущим возрастным периодом в составе ганглиев сычуга 4,5-месячных животных в сравниваемых группах увеличилась доля крупных клеток. Их содержание составило в контроле 29%, против 20% в опыте. Можно предположить, что структурная перестройка ганглиев происходит за счёт активно развивающихся клеток средних размеров. Крупные нейроны отличаются большой вариабельностью формы. Основная их часть по морфологической характеристике соответствует клеткам Догеля I типа (рисунок 76). Было установлено, что объём тела и ядра крупных клеток в ганглиях сычуга животных в 4,5-месячном возрасте соответственно равен в контрольной группе: $2865,6 \pm 11,31$ мкм³ и $247,0 \pm 2,40$ мкм³; в опытной: $3936,7 \pm 19,38$ мкм³ и $350,0 \pm 3,11$ мкм³. Показатель ядерно-цитоплазматического отношения составил в контроле: мелкие клетки – 0,33; средние клетки – 0,09; крупные клетки – 0,09; в опыте: мелкие клетки – 0,35; средние клетки – 0,25; крупные клетки – 0,09. Сравнительный анализ показывает, что в ганглиях сычуга животных контрольной группы отмечаются стабильные отношения между цитоплазмой и ядром мелких и средних клеток, что обусловлено их взаимопропорциональным ростом. Одновременно, нельзя не отметить, в ганглиях сычуга ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, что переход их на дефинитивный корм сопровождается в группе средних клеток увеличением ядерно-цитоплазматического отношения при незначительном росте объёма ядра (V=6%) и уменьшении относительного прироста объёма тела (V=-10%). Подобные процессы характерны для клеток, переживающих состояние активной дифференцировки (переход мелких клеток в группу средних, а последние стали крупными). Вместе с тем, динамика роста отдельных крупных нейронов в ганглиях сычуга животных в опытной группе свидетельствует о происходящих в них гипертрофических процессах. Они отличаются не только размерами тела, формой перикарио-

на, характером дендритических отростков. В их цитоплазме происходит огрубение и слипание нейрофибрилярного аппарата, в связи с чем они выглядят гипераргирофильными. Были выявлены нервные клетки с вакуолизированной нейроплазмой и со сморщенной периферической зоной. Для их ядер характерны пикнотические изменения. При исследовании НГИ в ганглиях сычуга ягнят 4,5-месячного возраста установлено, что количество глиоцитов, приходящихся на одну нервную клетку составило в контроле: мелкие – $3,00 \pm 0,22$ шт., средние – $5,70 \pm 0,55$ шт., крупные – $6,80 \pm 0,33$ шт.; в опыте: мелкие – $3,20 \pm 0,14$ шт., средние – $5,50 \pm 0,33$ шт., крупные – $6,50 \pm 0,14$ шт. Обращает внимание, что величина НГИ средних клеток неуклонно растёт, по отношению к предыдущему возрасту. Относительный прирост НГИ средних клеток в контроле ($V=4\%$) был меньше, чем в опыте ($V=10\%$). Возможно, это обусловлено высокой метаболической активностью вследствие глубоких морфологических преобразований, которым подвергаются клетки средних размеров. Одновременно уменьшается глиальное микроокружение крупных нейронов и более стремительно в ганглиях сычуга животных при искусственном выращивании (контроль $V=-7\%$; опыт $V=-12\%$) (рисунок 77). При переходе животных на дефинитивный корм определённые изменения происходят в архитектонике отросткового аппарата крупных нейронов. На основании морфометрического исследования получены следующие результаты: в контроле толщина аксона $2,80 \pm 0,007$ мкм, количество дендритов – $8,00 \pm 0,439$ шт., разветвление дендритов – $2,50 \pm 0,177$ шт.; в опыте толщина аксона $2,73 \pm 0,007$ мкм, количество дендритов – $9,40 \pm 0,492$ шт., разветвление дендритов – $2,30 \pm 0,192$ шт. Сравнительный анализ показал, что общей закономерностью морфогенеза ганглиев сычуга животных 4,5-месячного возраста сравниваемых групп является расширение периферического поля иннервации за счёт увеличения количества дендритических отростков крупных нейронов как в контроле ($V=33\%$), так и в опыте ($V=52\%$). Вместе с тем нельзя не обратить внимание на снижение количества боковых ответвлений дендритов крупных нейронов ганглиев сычуга ягнят в группе искусственного выращивания. Последнее можно объяснить проявлением адаптогенеза под воздействием алиментарного фактора. На основании цитофотометри-

ческих исследований установлено, что содержание нуклеиновых кислот равно: в средних клетках в контроле – $28,00 \pm 0,35$ ус. ед., в опыте – $16,00 \pm 0,20$ ус. ед., в крупных клетках в контроле – $95,00 \pm 0,20$ ус. ед., в опыте – $89,00 \pm 0,10$ ус. ед. (рисунок 78, 79, 80).



Рисунок 62. Межмышечное нервное сплетение сычуга новорожденного ягнёнка.
Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 5.



Рисунок 63. Динамика изменения размеров ганглиев сычуга и расстояния между ними в постнатальном онтогенезе

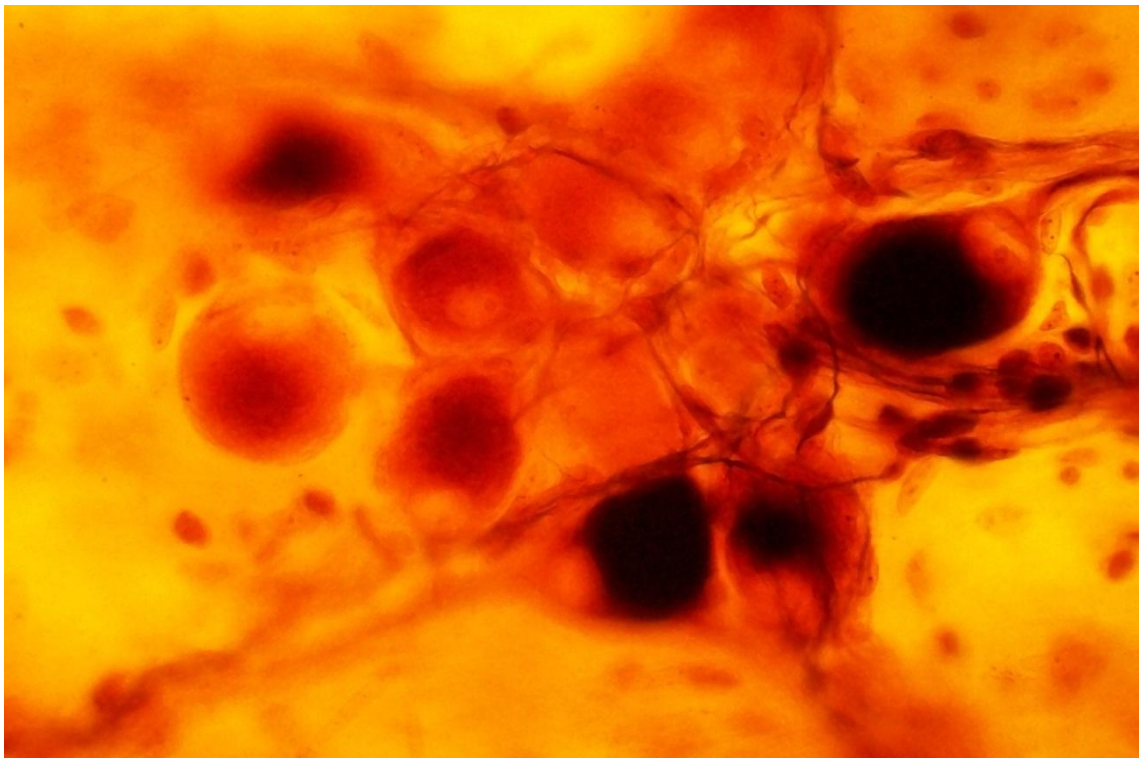


Рисунок 64. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга новорожденного ягнёнка. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 40.

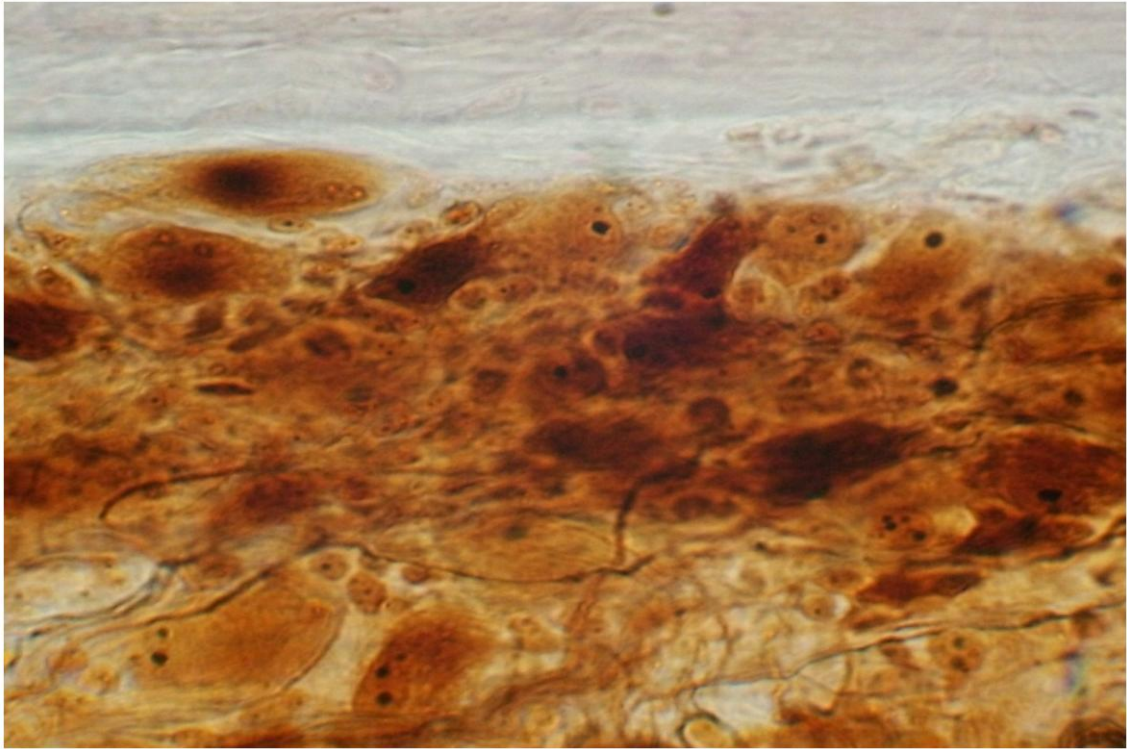


Рисунок 65. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 16. × Об. 20.



Рисунок 66. Динамика изменения объёма нервных клеток ганглиев межмышечно-го нервного сплетения сычуга в постнатальном онтогенезе



Рисунок 67. Изменения процентного соотношения нервно-клеточной популяции ганглиев межмышечного нервного сплетения сычуга в постнатальном онтогенезе

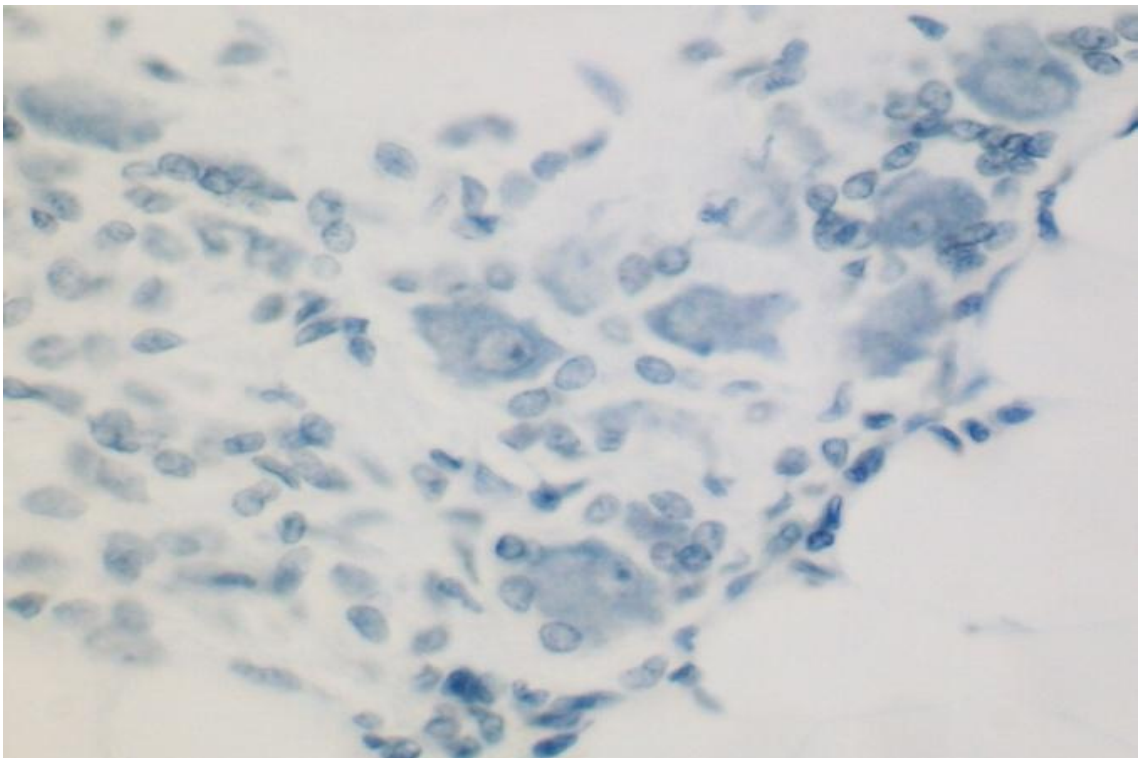


Рисунок 68. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 15-суточного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.

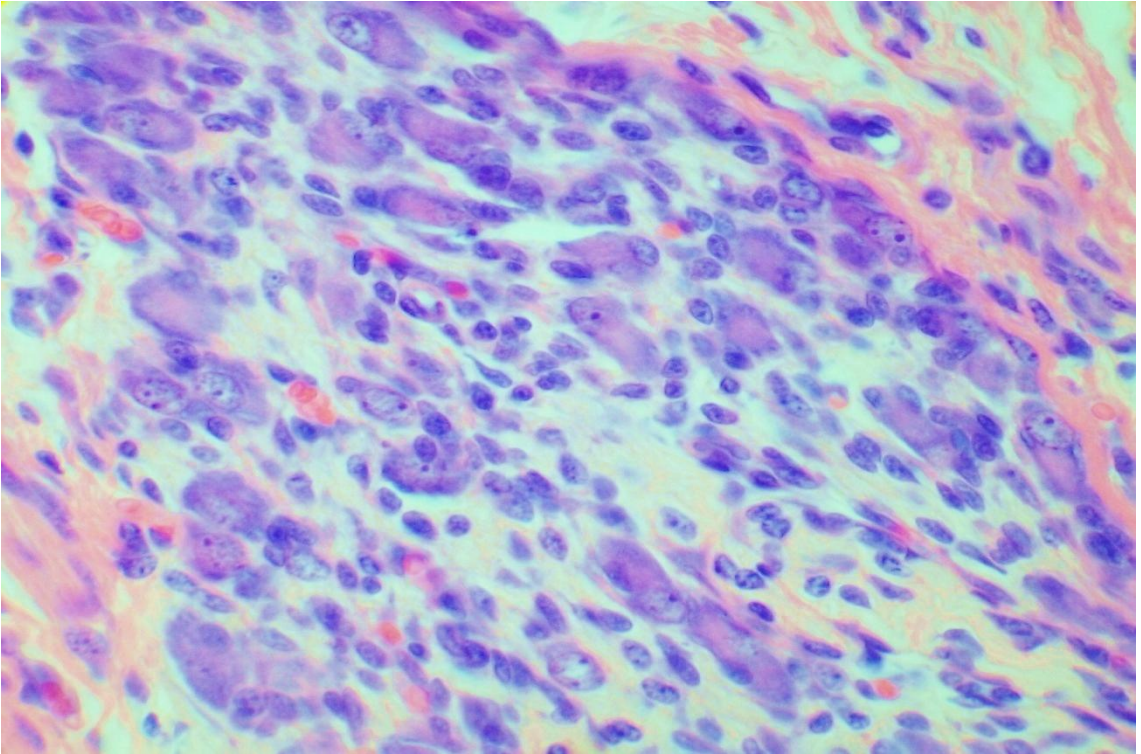


Рисунок 69. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Доминичи – Кедровский. Ув.: Ок. 16. × Об. 10.

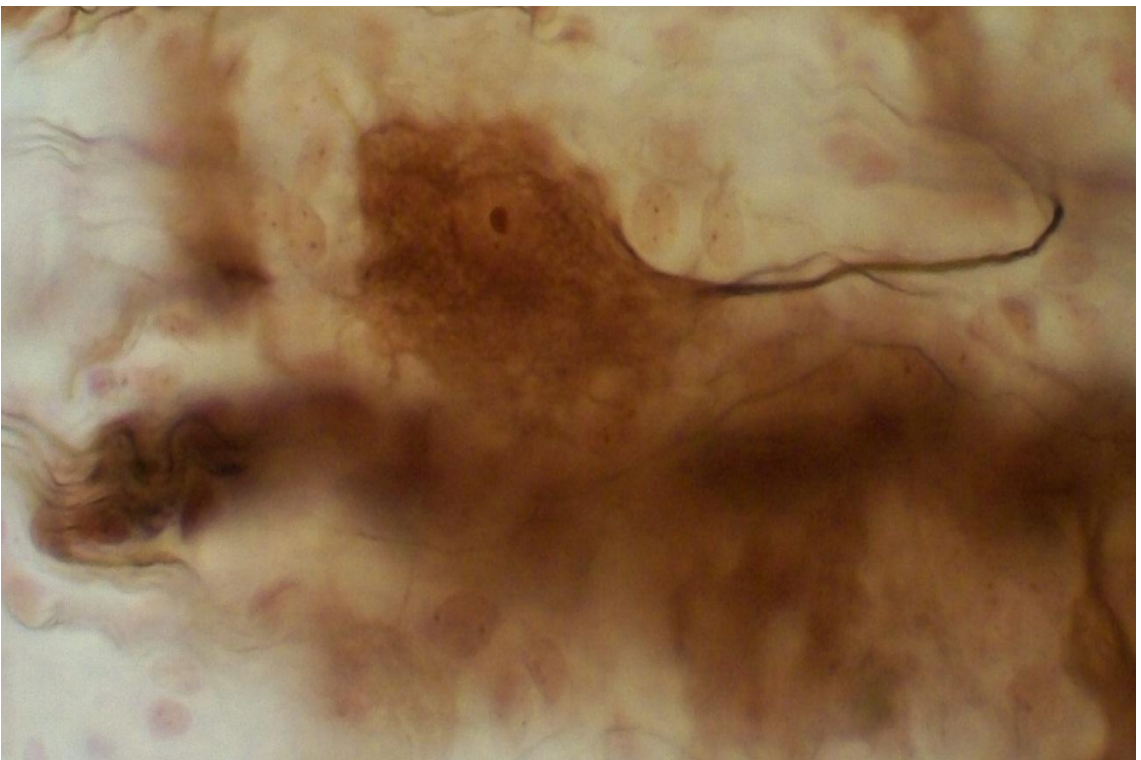


Рисунок 70. Мультиполярный нейрон I типа Догеля. Ганглий сычуга 2,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

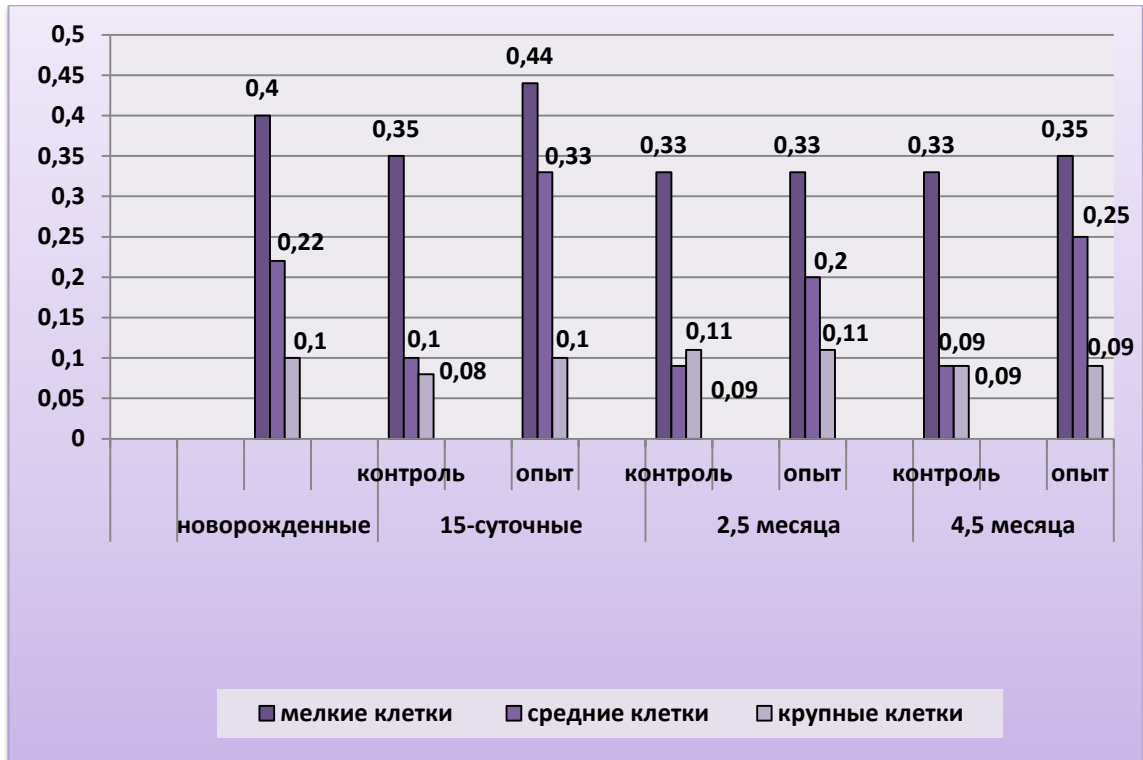


Рисунок 71. Динамика изменения ядерно-цитоплазматического отношения клеток ганглиев межмышечного нервного сплетения сычуга в постнатальном онтогенезе

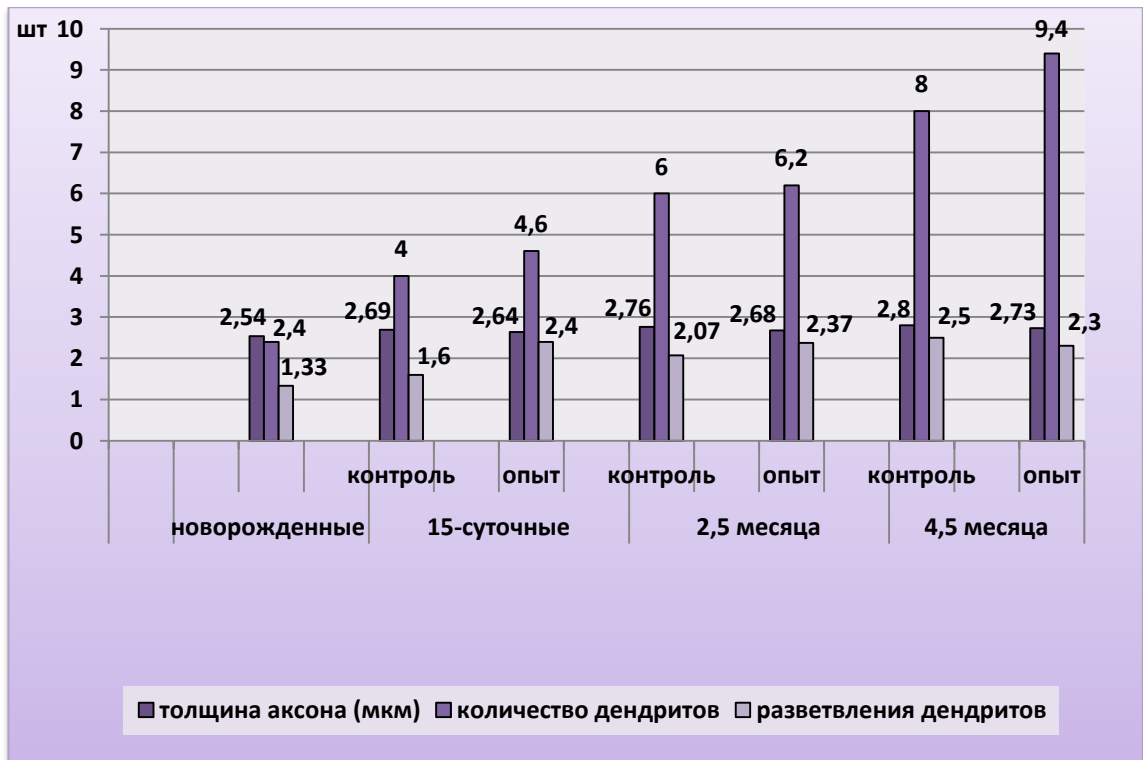


Рисунок 72. Динамика изменения дендро-аксональных показателей крупных клеток ганглиев сычуга в постнатальном онтогенезе

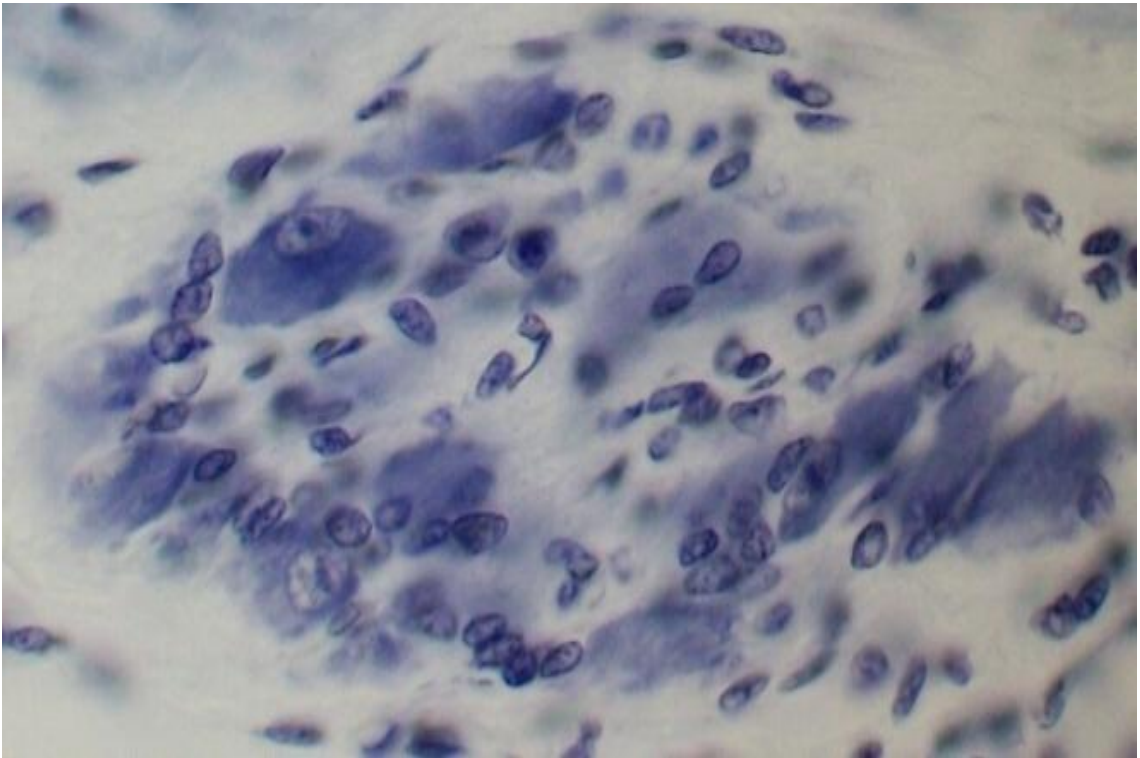


Рисунок 73. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 2,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 16. × Об. 5.

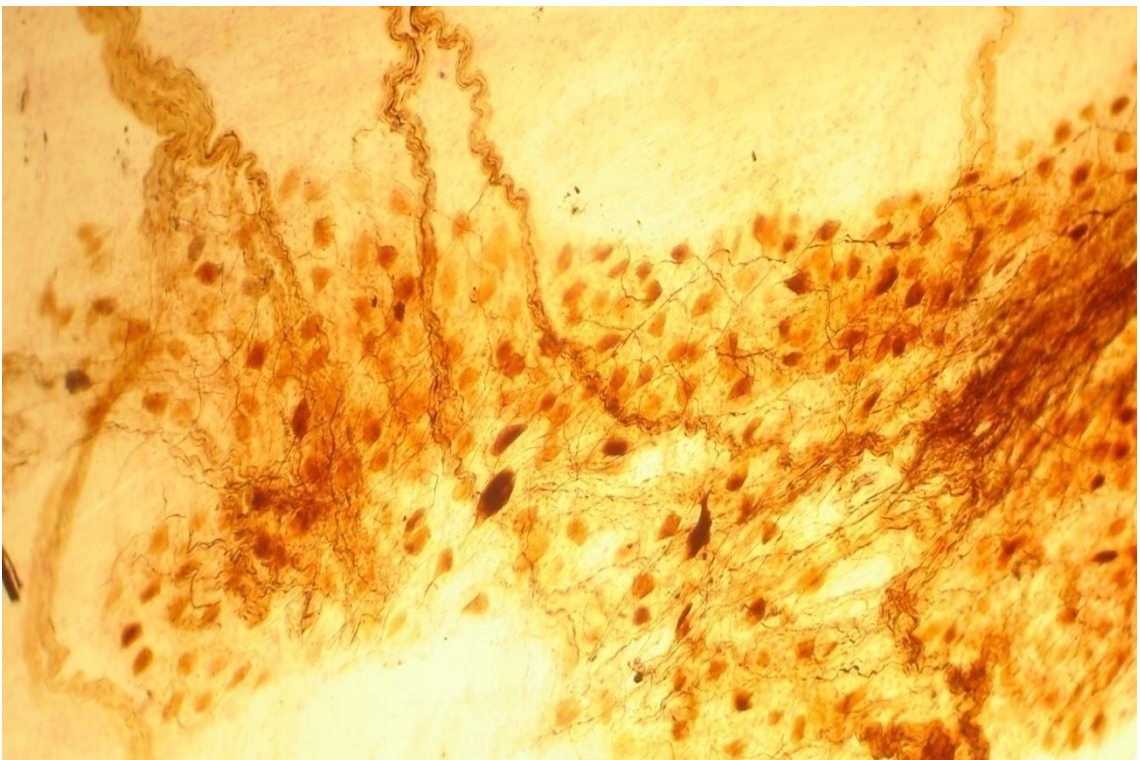


Рисунок 74. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 5. × Об. 10.

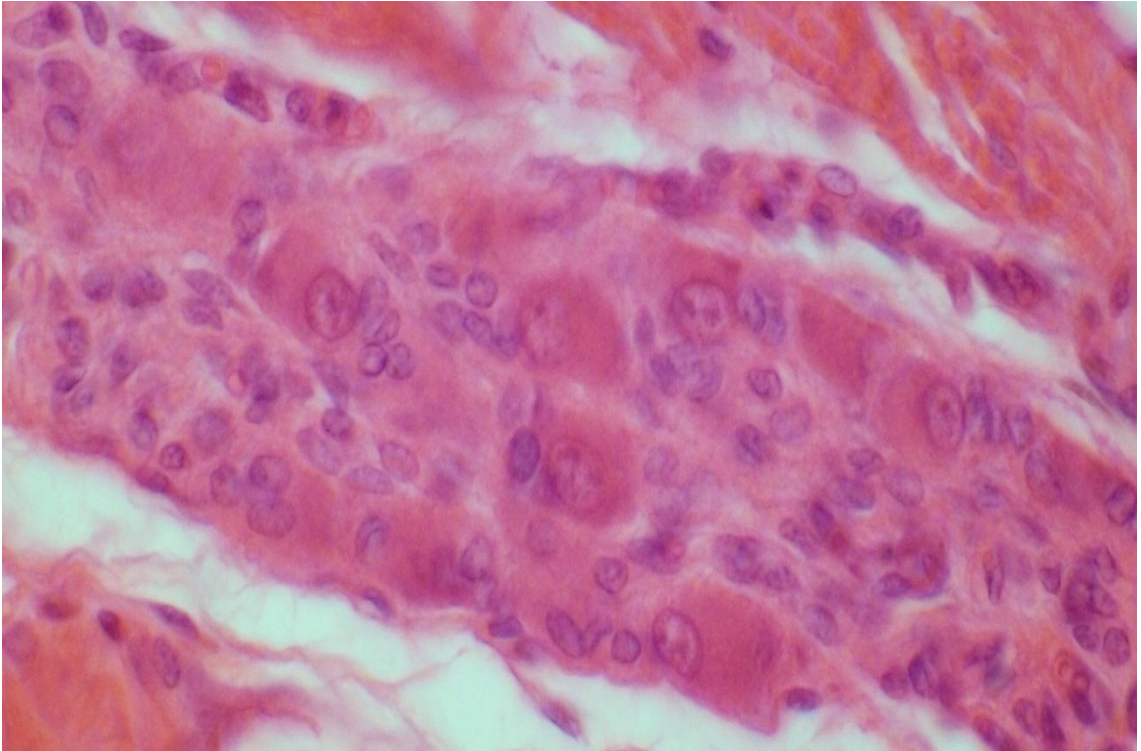


Рисунок 75. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 4,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Гематоксилин, эозин. Ув.: Ок. 16. × Об. 10.

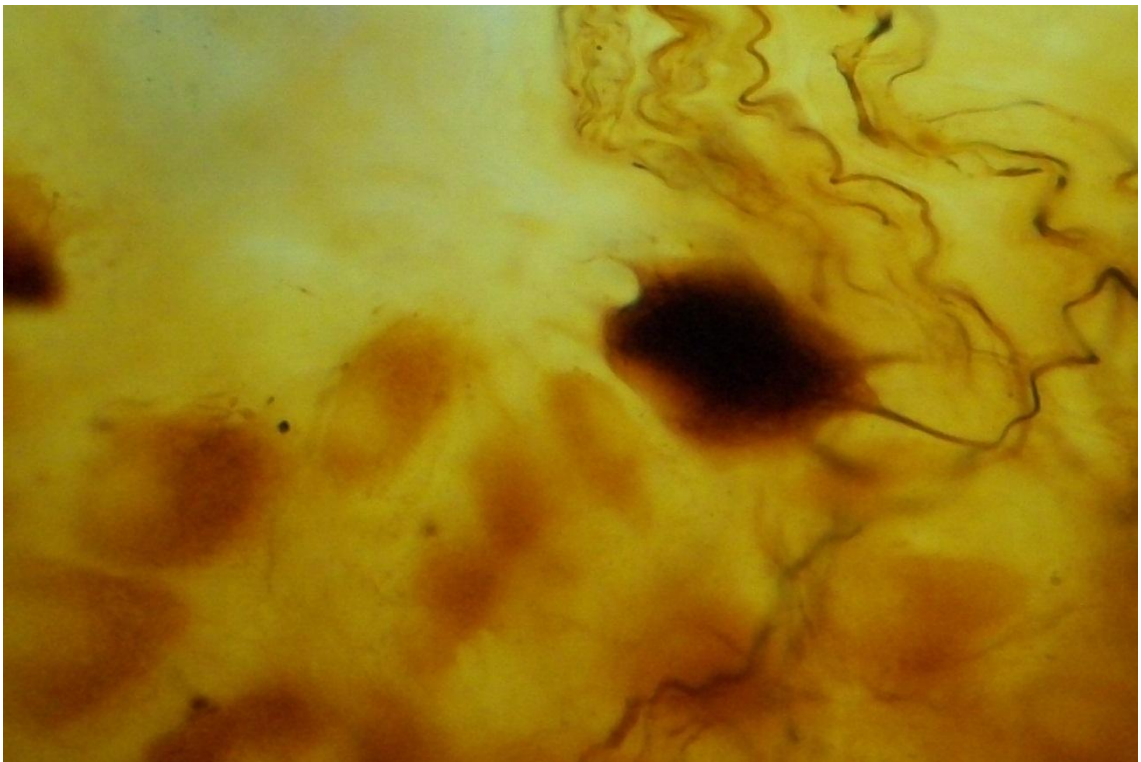


Рисунок 76. Мультиполярный нейрон I типа Догеля. Ганглий сычуга 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Бильшовский – Грос. Ув.: Ок. 10. × Об. 20.



Рисунок 77. Динамика изменения нейро-глиального индекса нервных клеток ганглиев сычуга в постнатальном онтогенезе



Рисунок 78. Динамика изменения концентрации нуклеиновых кислот в единице площади средних и крупных клеток ганглиев сычуга в постнатальном онтогенезе

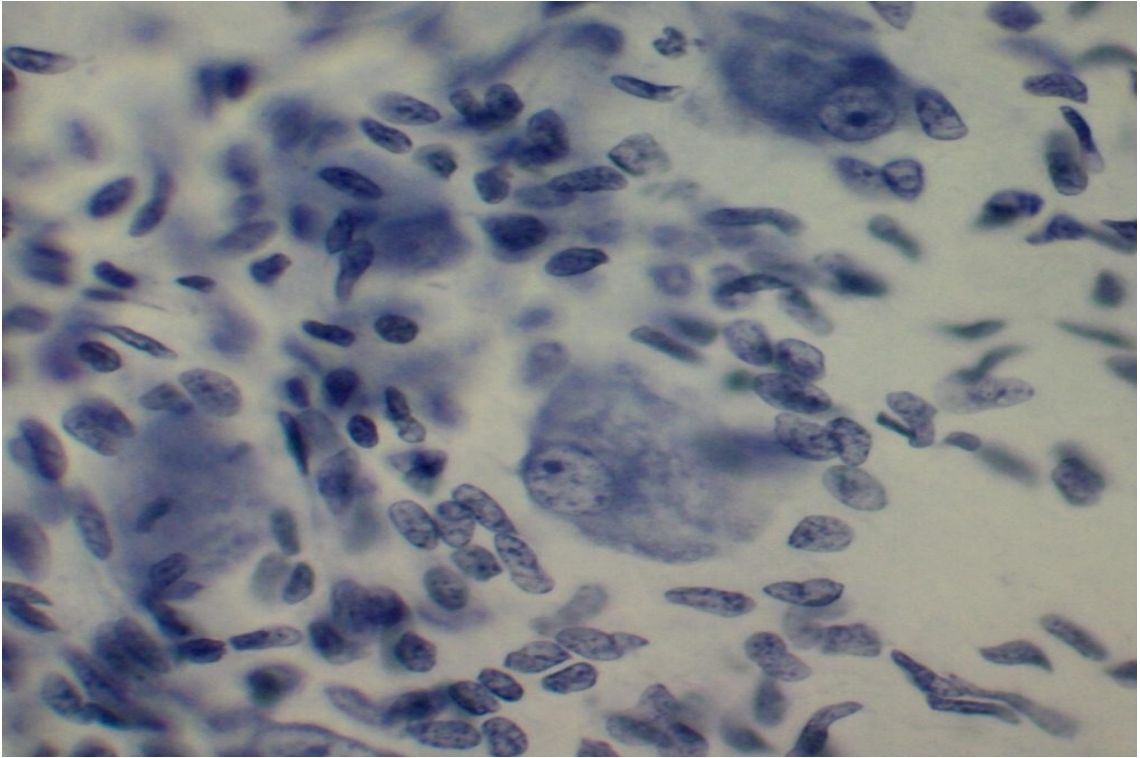


Рисунок 79. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 4,5-месячного ягнёнка. Контрольная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

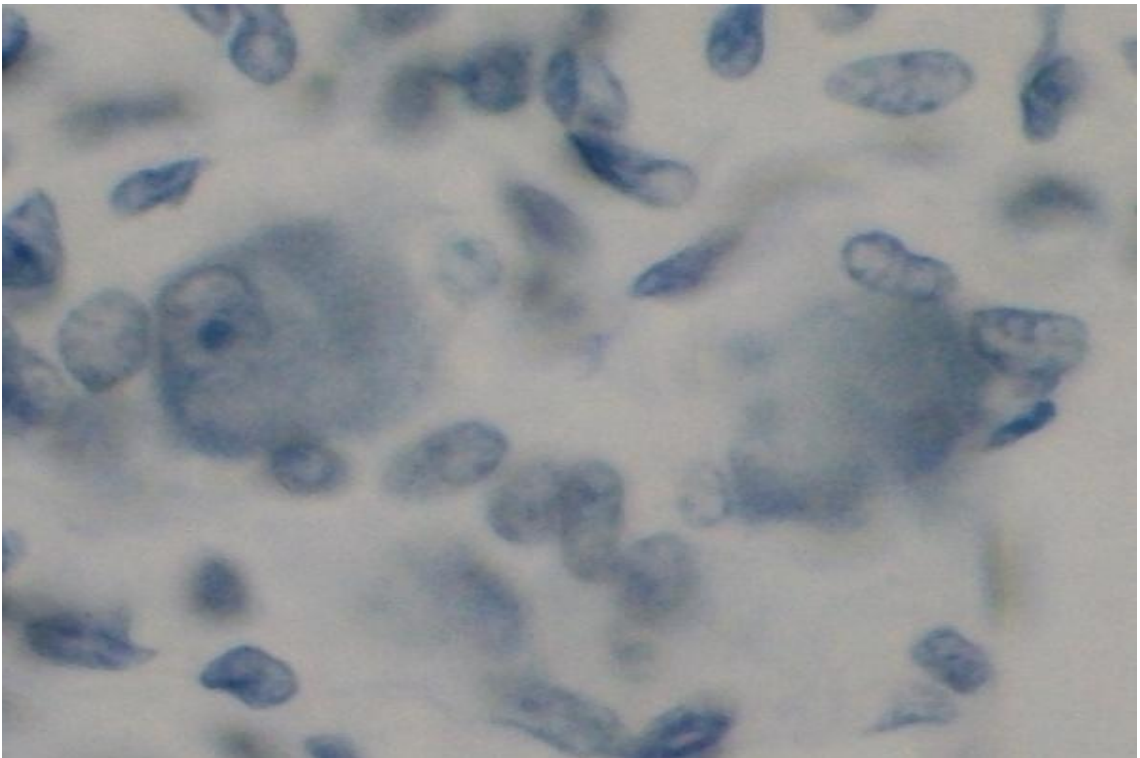


Рисунок 80. Ганглий межмышечного нервного сплетения сычуга 4,5-месячного ягнёнка. Опытная группа. Эйнарсон. Ув.: Ок. 10. × Об. 40.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Межмышечное нервное сплетение является наиболее массивной частью нервной ткани стенки многокамерного желудка овец эдильбаевской породы. Его ганглии (Гн) расположены между продольными и циркулярными слоями гладкомышечных клеток мышечной оболочки стенки органа. Нервные волокна, формирующие петли различных конфигураций, связывают Гн между собой. Внутри Гн безмиелиновые и отчасти тонкие миелиновые волокна ветвятся и образуют густое интерцеллюлярное сплетение. Часть нервных волокон оканчивается синапсами на телах клеток Гн, причём одно волокно может образовывать синапсы на большом количестве клеток или их дендритах. От нервных волокон и из Гн межмышечного нервного сплетения берут начало тонкие нервные стволики, идущие в различных направлениях. Одни следуют в мышечной оболочке, другие проникают и соединяются с элементами подслизистого сплетения. Местами по ходу нервных волокон встречаются отдельные нервные клетки или их небольшие скопления, которые образуются при отделении от крупных Гн в процессе возрастной перестройки. Анализ результатов собственных исследований и их сопоставление с данными литературы показывает, что гистологическое строение Гн межмышечного нервного сплетения желудка овец эдильбаевской породы имеет много общего по принципиальным позициям таковому у овец советского мериноса (Миндубаев Ю.Х., 1961; Бушукина О.С., 2007), других жвачных животных (Жеребцов Н.А., 1983; Ильдудова В.Н., 1989; Перфильева Н.П., 1998; Тельцов Л.П., Кизим Э.В., 2001; Зимина Т.Е., 2005; Здоровинин В.А., 2006), а также у человека, кошки, крысы и других млекопитающих (Колосов Н.Г., 1962; Багаев В.А., 1993; Баженов Д.В., 2001; Кругляков П.П., 2001; Фатеев М.М., и др. 2002; Шведов С.И., Овчинников Д.К., 2004; Овчинников Д.К., 2005; Gershon M.D., 1993; Komuro T., 1982; Lolova I., 1983; Gabella G., 1990). Возрастные изменения межмышечного нервного сплетения обусловлены нарастанием величины Гн, изменением формы петель, увеличением количества нервных волокон.

Проведенный сравнительно-гистологический анализ Гн межмышечного нервного сплетения желудка овец эдильбаевской породы показывает, что у ягнят,

находившихся с овцематками на естественном вскармливании и при технологии искусственного выращивания с применением заменителя овечьего молока (ЗОМ) Кольво-Старт, оно имеет общие принципиально сходные признаки строения и ряд специфических особенностей, обусловленных адаптивной перестройкой под влиянием условий выращивания и характера корма.

В процессе роста и развития от рождения и до 4,5-месячного возраста линейные размеры Гн желудка животных, находившихся с овцематками на естественном вскармливании, увеличиваются: в рубце в ширину от $60,4 \pm 2,37$ мкм до $136,0 \pm 2,26$ мкм; в длину от $136,0 \pm 0,48$ мкм до $235,0 \pm 1,89$ мкм; в сетке в ширину от $94,0 \pm 0,65$ мкм до $192,0 \pm 0,84$ мкм; в длину от $188,0 \pm 0,65$ мкм до $365,0 \pm 4,60$ мкм; в книжке в ширину от $69,5 \pm 1,83$ мкм до $145,2 \pm 0,61$ мкм; в длину от $107,0 \pm 0,30$ мкм до $208,0 \pm 0,66$ мкм; в сычуге в ширину от $111,0 \pm 1,34$ мкм до $187,0 \pm 2,63$ мкм; в длину от $218,0 \pm 1,34$ мкм до $384,0 \pm 2,63$ мкм. Следовательно, при рождении ягнят эдильбаевской породы самые крупные Гн в стенке многокамерного желудка установлены в сычуге, затем в сетке, им уступают Гн рубца и книжки, которые относительно сопоставимы по размеру между собой. Эта закономерность постнатального морфогенеза Гн межмышечного нервного сплетения желудка сохраняется до 4,5-месячного возраста овец эдильбаевской породы. Максимальная напряжённость роста линейных параметров Гн в преджелудках установлена в период потребления ягнятами грубого корма (в 2,5 месяца), а в сычуге – при переходе животных на дефинитивный корм (в 4,5 месяца). Расстояние между Гн в стенке органа от рождения и до 4,5-месячного возраста увеличивается в рубце в 2,6 раза; в сетке – в 1,7 раз; в книжке – в 3,3 раза; в сычуге – в 1,4 раза.

Межмышечные Гн рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, уже на молочном этапе (в 15 суток) уступают по метрическим параметрам Гн рубца животных, находившихся на естественном вскармливании с овцематками. В длину на 12,6%, а в ширину на 6,7%. Однако, обращает внимание, что в переходный период (2,5 месяца) по темпам относительного прироста (согласно коэффициента Майнота) Гн рубца животных подопытной группы ($B=77\%$ ширины; $B=49\%$ длины) значительно опережают аналогичные контрольные показатели. В результате, при

переходе ягнят к потреблению грубого корма Гн рубца у искусственно вскармливаемых ЗОМ Кольво-Старт животных становятся крупнее, чем у находившихся на естественном вскармливании с овцематками. В дальнейшем, в 4,5-месячном возрасте, темп роста Гн уменьшается, но по своим линейным параметрам они больше Гн рубца животных контрольной группы. Одновременно расстояние между Гн рубца у искусственно вскармливаемых ягнят к периоду перехода на дефинитивный корм увеличивается в 2,9 раза. Следовательно, морфогенез межмышечных Гн рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в сравнении с группой животных, естественно вскармливаемых овцематками, характеризуется двухэтапностью: первый (от рождения и до 15 суток) характеризуется уменьшением линейных размеров Гн; второй этап (включает 2,5- и 4,5-месячный возраст) характеризуется увеличением линейных размеров Гн: в ширину на 19% и 6,8%, в длину на 6,3% и 13% соответственно ($p \leq 0,05$). Полученные результаты согласуются с исследованиями (Валькова В.В., 2013), показавшими, что у ягнят при искусственном выращивании происходит увеличение массы рубца, что обусловлено пищевым поведением, проявившемся в раннем потреблении грубого корма. В динамике роста Гн сетки животных сравниваемых групп на молочном этапе установлена общая закономерность – преимущественно увеличиваются в ширину. Следует отметить, что искусственное вскармливание ягнят ЗОМ Кольво-Старт приводит к замедлению темпов относительного прироста Гн сетки. В результате размеры Гн сетки меньше у животных в опыте 15-суточного и 2,5-месячного возраста в ширину на 17% и 22,7%, а в длину на 7,3% и 28% соответственно ($p \leq 0,05$). В дальнейшем, при переходе животных на потребление корма взрослых овец (в 4,5 месяца) размеры Гн сетки ягнят, в группах сравнения, не имели статистически достоверных различий. Это обусловлено высокими темпами роста Гн сетки у 4,5-месячных ягнят в опытной группе (увеличение коэффициента по Майоноту составило в ширину в 5 раз, в длину в 2,4 раза). Это согласуется с адаптационно-компенсаторным характером гистогенеза мышечной оболочки, которая в 4,5 месяца в сетке ягнят при искусственном выращивании имеет относительный прирост её толщины 52,6% (Валькова В.В., 2013). В динамике роста ганглиев книжки ягнят в группах

сравнения выявлена противоположная направленность изменения их линейных параметров. На молочном этапе в подопытной группе животных относительный прирост Гн книжки больше в ширину в 2 раза, а в длину в 4 раза, чем в контроле. Следовательно по линейным показателям Гн книжки в опыте превосходят контрольные параметры в ширину на 18%, а в длину на 20% соответственно ($p \leq 0,05$). В дальнейшем, в 2,5- и 4,5-месячном возрасте, темпы роста Гн книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, понижаются, особенно заметно в длину. Однако, ещё на переходном этапе их размеры доминируют над Гн книжки ягнят, находившихся с овцематками на естественном вскармливании, в ширину на 9%, а в длину на 12% ($p \leq 0,05$). Полученные результаты вполне объяснимы в связи с изменением пищевого поведения животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, на раннем потреблении грубого корма. Можно предположить, что ранняя (в 15 суток и 2,5 месяца) адаптивная перестройка нервной ткани книжки в ответ на искусственное вскармливание обусловлена решающей ролью её гладкой мускулатуры в сократительной деятельности органа. Это согласуется с исследованиями А.Я. Рябикова (1989), показавшего, что размер частиц корма являются основным фактором в механизме эвакуации внутриполостного содержимого в книжку и из неё в сычуг. В период перехода ягнят на потребление дефинитивного корма Гн книжки в группе искусственного выращивания уменьшаются в длину в 1,4 раза по отношению к контролю, а в ширину не имеют статистически достоверных различий с контрольными показателями. Искусственное кормление ягнят ЗОМ Кольво-Старт оказывает неблагоприятное влияние на морфогенез Гн сычуга от рождения и до 4,5-месячного возраста. Этот процесс сопровождается уменьшением средних линейных параметров Гн сычуга (как ширины, так и длины) в 15 суток – на 13%, в 2,5 месяца – на 8%, в 4,5 месяца – на 21% – 22% соответственно ($p \leq 0,05$). Выявлено, что в период перехода ягнят на дефинитивный корм Гн сычуга животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, меньше в 1,27 раз ($p \leq 0,05$). Таким образом, установлено, что в нервной ткани стенки многокамерного желудка овец эдильбаевской породы, выращенных с использованием технологии искусственного выращивания на ЗОМ Кольво-Старт, даже при отсутствии внешних проявлений пато-

логии происходят выраженные изменения морфогенеза Гн межмышечного нервного сплетения. Изменения в динамике роста и развития Гн рубца, сетки, книжки и сычуга овец в связи с меняющимся характером вскармливания является отражением сложных и динамичных процессов компенсаторной адаптации МНС. Это свойственно всей нервной системе в целом, обладающей высокой потенцией к саморегулированию (Мельман Е.П., 1970).

Комплексное нейроморфологическое, морфометрическое и гистохимическое исследование Гн межмышечного нервного сплетения многокамерного желудка овец эдильбаевской породы позволило выявить их гетерогенный характер строения в период раннего постнатального онтогенеза, что как известно (Корочкин Л.И., 1966; Мельман Е.П., 1970; Жеребцов Н.А., 1983; Кнорре А.Г., 1984 и др.) отличает их от других автономных ганглиев. Гетерогенность Гн обусловлена наличием в их составе от рождения и до 4,5-месячного возраста нервных клеток на различных стадиях морфогенеза (среди них нейробласты, аполярные, моно- и мультиполярные малодифференцированные и зрелые клетки), которые по морфометрическим параметрам можно распределить на мелкие, средние и крупные клетки. Соотношение этих клеток в постнатальном онтогенезе (от рождения и до 4,5-месячного возраста животных) оказалось неодинаковым, что принято считать определяющим в оценке морфофункционального состояния иннервационного аппарата желудка овец в различные возрастные периоды (Щелкунов С.И., 1972; Жеребцов Н.А., 1983 и др.). Сопоставление величины нейронов и их ядер, концентрации нуклеиновых кислот (НК), ядерно-цитоплазматического отношения (ЯЦО), количественной оценки глиального микроокружения (НГИ), степени развития дендро-аксонального дерева (по толщине аксона, количеству дендритов, вторичных ответвлений дендритических отростков), которые принято считать за критерии морфогенеза и морфофункциональной активности нейрона (Щелкунов С.И., 1977; Углова М.В., 1978; Жеребцов Н.А., 1987; Ильдудова В.Н., 1989; Перфильева Н.П., 1998; Хохлова С.Н., 2007). Это дало возможность показать, что при рождении ягнят эдильбаевской породы количество дифференцированных нейронов составляет в рубце 13%; в сетке – 22%; в книжке – 20%; в сычуге – 14%. Это

крупные клетки. По характеру строения их можно легко отнести к числу клеток I типа Догеля. В Гн желудка новорожденных ягнят крупные нейроны имели средний показатель объёма тела и ядра: в рубце $438,0 \pm 4,80$ мкм³ и $70,0 \pm 2,30$ мкм³; в сетке $1450,0 \pm 6,57$ мкм³ и $145,0 \pm 3,30$ мкм³; в книжке $1076,0 \pm 6,57$ мкм³ и $110,0 \pm 2,90$ мкм³; в сычуге $874,0 \pm 4,77$ мкм³ и $80,0 \pm 3,50$ мкм³. Для них характерны низкие показатели (по отделам желудка) ЯЦО от 0,10 до 0,19; НГИ от $3,90 \pm 0,20$ шт. до $7,00 \pm 0,22$ шт. Степень развития дендро-аксонального дерева варьирует: по толщине аксона от $1,84 \pm 0,012$ мкм до $2,54 \pm 0,012$ мкм; количеству дендритов от $1,27 \pm 0,106$ шт. до $2,60 \pm 0,183$ шт.; вторичному разветвлению дендритов от $1,00 \pm 0,001$ шт. до $1,78 \pm 0,222$ шт. Большая часть нервных клеток Гн желудка новорожденных ягнят эдильбаевской породы лишена отростков и имеет форму тела от округлой, напоминающей нейробласты до моно- и мультиполярной, что является показателем незрелости нервной системы. Все клетки средних размеров имеют в Гн желудка новорожденных ягнят эдильбаевской породы средний показатель объёма тела и ядра: в рубце $258,0 \pm 4,77$ мкм³ и $65,0 \pm 1,60$ мкм³; в сетке $525,0 \pm 6,57$ мкм³ и $104,0 \pm 2,20$ мкм³; в книжке $471,0 \pm 4,80$ мкм³ и $93,0 \pm 1,20$ мкм³; в сычуге $407,0 \pm 6,55$ мкм³ и $74,0 \pm 2,20$ мкм³. По отделам многокамерного желудка их содержание составляет от 54% до 75%. Клетки средних размеров в ганглиях новорожденных ягнят по классификации, предложенной Л.И. Корочкиным, – малодифференцированные нейроны и характеризуются мультиполярной формой перикариона, эксцентричным расположением ядра, в цитоплазме имеют слабо развитый нейрофибрилярный аппарат и несовершенный по морфологическим показателям отростковый аппарат. По отделам желудка их ядерно-цитоплазматическое отношение находится в пределах от ЯЦО=0,22 до ЯЦО=0,33, что показывает высокие темпы роста ядра по отношению к цитоплазме. Нейро-глиальные отношения клеток средних размеров в Гн многокамерного желудка оценивали по НГИ, который варьирует от $3,20 \pm 0,22$ шт. до $4,50 \pm 0,11$ шт. Концентрация НК на единицу площади приходится от $15,00 \pm 0,20$ ус. ед. до $35,00 \pm 0,20$ ус. ед. Согласно результатам построения гистограмм по исследованным параметрам было установлено, что у новорожденных ягнят процесс дифференцировки клеток средних раз-

меров в Гн рубца, сетки, книжки и сычуга не является плавным, а носит асинхронный характер. Применяемый комплексный подход к оценке становления основных информационных показателей клеток средних размеров дало возможность сопоставить интенсивность и динамику их развития в Гн многокамерного желудка овец эдильбаевской породы, в связи с характером вскармливания от рождения и до 4,5-месячного возраста. Так в Гн рубца 15-суточных животных сравниваемых групп клетки средних размеров растут поступательно, но не равномерно. Искусственное вскармливание ягнят задерживает развитие клеток средних размеров в Гн рубца на молочном этапе. Они уступают аналогичным клеткам в контроле по ряду количественных показателей: темпу роста объёма нейроплазмы ($V=22\%$, против $V=37\%$) величине ядерно-цитоплазматическому отношению ($ЯЦО=0,33$, против $ЯЦО=0,25$), развитию перинейрональной глии ($НГИ=4,30\pm 0,30$ шт., против $НГИ=5,00\pm 0,02$ шт.), концентрации нуклеиновых кислот ($12,00\pm 0,25$ ус. ед., против $13,00\pm 0,20$ ус. ед.). Уменьшение ростового потенциала средних клеток сопровождается одновременным увеличением содержания в Гн рубца ягнят подопытной группы мелких клеток на $28,6\%$ (в 1,4 раза) по отношению к контролю. Процесс активной дифференцировки средних клеток в Гн рубца установлен на переходном этапе как в группе ягнят, вскармливаемых овцематками, так и в группе искусственного выращивания. Подтверждением активизации цитодифференцировки служили высокие темпы роста средних клеток в контроле ($V=177\%$) и опыте ($V=263\%$), а также выявленное изменение скачком в сторону уменьшения показателя, характеризующего взаимоотношения между ядром и цитоплазмой: в контроле $ЯЦО=0,19$; в опыте $ЯЦО=0,16$. Происходит формирование нейрофибрилярного аппарата средних клеток, рост отростков, увеличивается показатель НГИ, отмечается максимальный уровень концентрации НК (в контроле $42,00\pm 0,33$ ус. ед.; в опыте $45,00\pm 0,35$ ус. ед.). По морфологическим признакам клетки средних размеров Гн рубца 2,5-месячных ягнят принимают характерное строение клеток I типа Догеля. Сравнительный анализ показал, что искусственное вскармливание ягнят ЗОМ Кольво-Старт способствовало увеличению на переходном этапе размеров средних клеток на $14,4\%$ ($p\leq 0,05$). При

переходе ягнят в 4,5-месячном возрасте к потреблению корма взрослых животных нервные клетки средних размеров, также как на ранних этапах, представляют основной морфологический субстрат нервной ткани Гн рубца: в контроле 63%; в опыте 70%. О завершении к этому периоду дифференцировки средних клеток в Гн рубца свидетельствовали невысокие показатели относительного прироста цитоплазмы и ядра, стабилизация ядерно-цитоплазматических отношений (в контроле ЯЦО=0,13; в опыте ЯЦО=0,16), исчезновение многоядрышковости, понижение концентрации НК (в контроле $22,00 \pm 0,22$ ус. ед.; в опыте $20,00 \pm 0,11$ ус. ед.). Следует отметить, что завершение дифференцировки средних клеток Гн рубца животных обеих сравниваемых групп не означает окончания их структурного становления. Как показали исследования они продолжают расти, совершенствовать свои структуры, увеличивать глиальное микроокружение и активно наращивать показатели дендро-аксонального дерева. Сравнительный анализ позволил установить, что у 4,5-месячных ягнят размер средних клеток был больше в Гн рубца опытной группы на 14,6% ($p \leq 0,05$). Однако, обращает внимание, что увеличение метрических параметров средних клеток сопровождается потерей глиального микроокружения на 9,8%. Такое явление объясняется более высокой чувствительностью глиального окружения и ранней реакцией на действие различных факторов по сравнению с нейронами (Бугримов Д.Ю., 2008). Полученные данные могут служить доказательством адаптивных перестроочных процессов нервной ткани рубца животных при искусственном выращивании от рождения и до 4,5-месячного возраста.

Анализ данных по сопоставлению количественных параметров нейронных популяций в Гн сетки, показал, что в группе животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, происходит достоверное уменьшение размеров средних клеток в 15 суток на 15%; в 2,5 месяца – на 25,9%; в 4,5 месяца – на 9% соответственно ($p \leq 0,05$). По основным критериям цитодифференцировки на молочном этапе в Гн сетки выявлена вариабельность средних клеток в связи с характером вскармливания животных. По темпам роста тела и ядра (согласно коэффициенту по Майноуту) в контроле $V=23\%$ и $V=-2\%$; в опыте $V=4\%$ и $V=33\%$ соответственно; по ядерно-

цитоплазматическому отношению: в контроле ЯЦО=0,18; в опыте ЯЦО=0,33; по нейроглиальным взаимоотношениям: в контроле НГИ=8,00±0,35 шт.; в опыте НГИ=6,30±0,44 шт.; по содержанию НК (в контроле 48,00±0,33 ус. ед.; в опыте 18,00±0,25 ус. ед.). Установлено, что неравнозначные структурные преобразования в контроле и опыте обусловлены активной дифференцировкой средних клеток в Гн сетки 15-суточных ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками. Тогда, как искусственное вскармливание задерживает цитодифференцировку основной нейронной популяции (68%) в Гн сетки на молочном этапе. По данным литературы известно о влиянии на дифференцировку на ранних стадиях развития ганглиев местных факторов микроокружения (Adler J.E., 1986; Gershon D.M., 1990, 1993). На переходном этапе (в 2,5 месяца) в Гн сетки клетки средних размеров закономерно растут и имеют высокие показатели относительного прироста как в контроле (В=100%), так и в опыте (В=75%). На активизацию дифференцировки средних клеток в Гн сетки в переходный период в группе ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, указывает, прежде всего, перемещение потенциала роста из ядра (где коэффициент по Майоноту составил В=40%) в цитоплазму (В=75%) и связанное с ним уменьшение ЯЦО=0,22, увеличение развития перинейрональной глии (НГИ=7,70±0,35 шт.) и концентрации НК (44,00±0,11 ус. ед.). При переводе ягнят на основной корм (в 4,5 месяца) в Гн сетки животных контрольной группы по основным информационным показателям отмечается стабилизация морфогенеза средних нейронов. Тогда как в Гн сетки животных подопытной группы поддерживается активность дальнейшего формирования основных элементов цитоархитектоники нейронных типов.

Как показали исследования динамики роста и развития нейронной популяции Гн книжки ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, постнатальный морфогенез клеток средних размеров характеризуется поэтапной реализацией комплекса морфогенетических процессов. У 15-суточных ягнят контрольной группы отмечаются относительно невысокие темпы роста тела (В=31%) и ядра (В=13%), ядерно-цитоплазматические отношения свидетельствуют о взаимопропорциональном характере (ЯЦО=0,20), отмечается максимальный

прирост глиального микроокружения ($V=56\%$) и увеличивается концентрация НК ($37,00\pm 0,10$ ус. ед.). На переходном этапе клетки средних размеров Гн книжки претерпевают процесс активной дифференцировки. Основные количественные показатели средних клеток этого периода: максимальный темп роста тела ($V=110\%$), в связи с чем размер средних клеток к 2,5-месячному возрасту увеличивается в 2,7 раза; рост цитоплазмы значительно превалирует над ростом ядра и заметно уменьшается показатель $ЯЦО=0,09$; отмечается активизация нуклеинового обмена ($НК=42,00\pm 0,25$ ус. ед.). В 4,5-месячном возрасте темп роста средних клеток в Гн книжки животных контрольной группы падает, стабилизируется $ЯЦО=0,12$; уменьшается прирост НГИ ($V=9\%$) и понижается содержание НК ($21,00\pm 0,11$ ус. ед.). К периоду перевода ягнят на дефинитивный корм завершается формирование характерной цитоархитектоники средних клеток Гн книжки, в связи с чем усложняются их взаимоотношения с окружающими структурами. Главная особенность морфогенеза средних клеток Гн книжки животных подопытной группы заключается в том, что адаптивная перестройка к искусственному вскармливанию ЗОМ Кольво-Старт сопровождается уменьшением темпов роста от рождения и до 4,5-месячного возраста. В связи с чем объём средних клеток, по отношению к контрольным показателям, уменьшается в 15 суток на 11%, в 2,5 месяца – на 7%, в 4,5 месяца – на 20,6% соответственно ($p\leq 0,05$). Задержку в росте нейроцитов отмечали в исследованиях спинномозговых ганглиев при введении нейротоксина (капсаицина) (Порсева В.В., 2006). Одновременно замедление ростовых потенциалов средних клеток Гн книжки сопровождается уменьшением концентрации НК и глиального микроокружения на 8,4%; 9%; 9,7% соответственно ($p\leq 0,05$). Следует отметить, что уровень адаптации к искусственному вскармливанию не вызвал нарушения этапности реализации генетического потенциала морфогенеза средних клеток Гн книжки животных подопытной группы. Было выявлено, что процесс активной дифференцировки средних клеток Гн книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, также как в контроле, приходится на переходный период. Это доказывается количественными параметрами средних клеток 2,5-месячного возраста: максимальный темп роста тела ($V=95\%$); уменьшение

ЯЦО=0,10; прирост глиального микроокружения (В=21%); отмечается метаболическая активность (НК=39,00±0,30 ус. ед.). В период перехода ягнят подопытной группы на дефинитивный корм (в 4,5-месячном возрасте) средние клетки Гн книжки проявляют низкие потенциалы роста цитоплазмы (В=4%), ядра (В=2%), глиального микроокружения (В=7%) и понижение метаболической активности (НК=18,00±0,25 ус. ед.).

По результатам нейроморфологических, морфометрических и гистохимических исследований установлены неравнозначные структурные преобразования средних клеток в Гн сычуга животных сравниваемых групп. Подавляющее большинство (70%) средних клеток в Гн сычуга ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, на молочном этапе (в 15-суточном возрасте) проявляют признаки активизации процесса цитодифференцировки. Это подтверждается изменением ядерно-цитоплазматического отношения (ЯЦО=0,10), приростом перинейрональной глии (В=27%). Последнее сочеталось с максимальной концентрацией НК (54,00±0,22 ус. ед.) в средних клетках Гн сычуга 15-суточных ягнят в контрольной группе. В дальнейшем постнатальный морфогенез средних клеток Гн сычуга животных контрольной группы характеризуется пропорциональным ростом цитоплазмы и ядра. Их ядерно-цитоплазматические отношения в 2,5- и 4,5-месячном возрасте постоянно стабильны (ЯЦО=0,09). Следует отметить, что в динамике роста средних клеток на переходном этапе установлен максимальный темп относительного прироста тела (В=120%) и ядра (В=105%), а к 4,5-месячному возрасту – заметно понижается (тела В=25%; ядра В=23%). От рождения и до перехода на дефинитивный корм размер средних клеток в Гн сычуга ягнят, находившихся на естественном вскармливании, увеличивается в 3 раза. Искусственное вскармливание ягнят ЗОМ Кольво-Старт вызывает нарушение нормальной возрастной динамики роста средних клеток в Гн сычуга. В результате, размер средних клеток в Гн сычуга ягнят, подопытной группы уменьшается по отношению к контрольным показателям в 15 суток на 14,6%; в 2,5 месяца – на 10,5%; в 4,5 месяца – на 35,6% соответственно ($p \leq 0,05$). Искусственное вскармливание вызывает задержку процесса дифференцировки на молочном этапе. В 15-суточном возрасте

показатель относительного прироста по Майноту средних клеток составил $V=1\%$, ядерно-цитоплазматические отношения ($ЯЦО=0,33$) также свидетельствовали о высоком темпе роста ядра ($V=36\%$). На замедление цитодифференцировки указывали параметры НГИ ($V=2\%$) и невысокий уровень метаболической активности ($НК=14,00\pm 0,11$ ус. ед.). Активизация роста средних клеток в Гн сычуга подопытных ягнят происходит в переходный период. Анализ данных по сопоставлению количественных параметров средних клеток в 2,5 месяца показал следующее: относительный прирост тела ($V=130\%$) и ядра ($V=56\%$); $ЯЦО=0,20$; увеличение перинейрональной глии ($V=9\%$); повышение концентрации НК ($28,00\pm 0,33$ ус. ед.). При переводе ягнят на дефинитивный корм в 4,5-месячном возрасте было установлено, что по основным критериям (по содержанию нуклеиновых кислот, ядерно-цитоплазматическому отношению, развитию перинейрональной глии) дифференцировка средних клеток Гн сычуга в опыте не достигла уровня средних клеток животных находившихся на естественном вскармливании. Задержка цитодифференцировки даёт основание рассматривать систему средних клеток Гн сычуга менее устойчивой к искусственному выращиванию, по сравнению с преджелудками. Полученные результаты согласуются с данными исследований, где рассматривают угнетение секреторной функции желудка при голодании у собак, как адаптивный механизм, защищающий слизистую оболочку желудка от самоповреждения, что имеет в своей основе различные механизмы, включающие и вагусный (Андреева Ю.В., 2007).

Региональные различия по степени дифференцировки в системе клеток средних размеров Гн рубца, сетки, книжки и сычуга ягнят эдильбаевской породы сравниваемых групп проявляются чередованием снижения, активизацией с последующей стабилизацией показателя. Это обуславливает гетерогенность состава популяции средних клеток Гн в стенке органа и обеспечивает высокую функциональную лабильность нервного аппарата многокамерного желудка овец эдильбаевской породы. Искусственное вскармливание ягнят ЗОМ Кольво-Старт вызывает на ранних этапах постнатального онтогенеза в Гн рубца, сетки, книжки и сычуга отклонение в темпах роста и дифференцировки средних клеток, одновременно

меня соотношение нейронной популяции (т.е. содержание мелких, средних, крупных клеток). В связи с чем морфофункциональная гетерогенность Гн в стенке многокамерного желудка у искусственно вскармливаемых ягнят нарастает.

Исследование динамики возрастных преобразований и цитоархитектоники Гн многокамерного желудка ягнят эдильбаевской породы от рождения и до 4,5-месячного возраста показало, что важным формообразующим фактором в структуре межмышечных ганглиев является рост и созревание крупных нейронов. Морфологические критерии развития крупных клеток связаны с ростом тела и ядра, арборизацией отростков, усложнением нейроглиальных взаимоотношений и степенью вовлечения в систему внутриорганных связей. Было выявлено, что в 15-суточном возрасте Гн рубца ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, содержат крупных клеток в пределах 7% от всей нервноклеточной популяции. В дальнейшем (2,5 месяца) отмечается увеличение их содержания, которое затем поддерживается стабильно на уровне 18% – 19% до перехода ягнят на дефинитивный корм. От рождения и до 4,5-месячного возраста размер крупных клеток увеличивается в 7 раз (от $438,0 \pm 4,80 \text{ мкм}^3$ до $3227,0 \pm 14,86 \text{ мкм}^3$). Высокий уровень дифференцировки крупных клеток на молочном этапе доказывается, согласно морфологической характеристике, принадлежностью к типам клеток Догеля и низким показателям ЯЦО=0,18. В динамике роста крупных клеток Гн рубца животных контрольной группы в раннем постнатальном онтогенезе отмечается три периода: период (15 суток) – равномерного роста объема нейроплазмы (В=91%) и ядра (В=90%); второй период (включает 2,5-месячный возраст) – максимального роста нейроплазмы (В=142%) при невысоких темпах роста ядра (В=45%); третий (4,5 месяца) – спад ростового потенциала нейроплазмы (В=60%) при сохранении стабильности ядерно-цитоплазматических отношений (ЯЦО=0,09). Оценивая ряд параметров, характеризующих динамику роста крупных клеток Гн рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, удалось установить, что адаптация к искусственному вскармливанию сопряжена с одной стороны с уменьшением их содержания, а с другой повышением ростовых потенциалов. Количество крупных клеток в Гн рубца животных подопытной группы стабильно

уменьшается, по сравнению с контролем, в 15 суток в 1,4 раза (на 28,6%); в 2,5 месяца – в 1,8 раз (на 44,4%); в 4,5 месяца – в 1,46 раз (на 31,6%) соответственно ($p \leq 0,05$). Параллельно развиваются компенсаторно-приспособительные реакции в Гн рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, проявляющиеся активизацией роста крупных клеток в 15 суток ($V=107\%$) и в 2,5 месяца ($V=168\%$). В 4,5-месячном возрасте в Гн рубца животных в опыте темп роста крупных клеток понижается ($V=55\%$). Отмечаются стабильные ядерно-нейроплазматические взаимоотношения ($ЯЦО=0,07$). Следовательно, искусственное вскармливание не нарушает этапности морфогенетических процессов крупных клеток Гн рубца в раннем постнатальном онтогенезе. Однако, в результате устойчивого раннего гипертрофического роста крупных клеток в Гн рубца ягнят подопытной группы, отмечается увеличение их размеров в 15 суток на 7,6%; в 2,5- и 4,5-месячном возрасте – на 14,4% ($p \leq 0,05$). Зависимость изменения объёма цитоплазмы и ядра от продолжительности и интенсивности экологических раздражителей была установлена в ЦНС (Жданова Н.Б. и др., 2006). Результаты количественного гистохимического анализа содержания НК показали высокий уровень метаболических процессов крупных клеток Гн рубца, у искусственно вскармливаемых ягнят, на молочном и переходном этапах ($82,00 \pm 0,10$ ус. ед.; $101,00 \pm 0,20$ ус. ед.), а затем его спад у 4,5-месячных животных ($63,00 \pm 0,40$ ус. ед.). Важным результатом нейроморфологических и морфометрических исследований являются полученные данные о формировании отросткового аппарата крупных клеток Гн желудка овец эдильбаевской породы, в связи с особенностями вскармливания. Развитие дендронального дерева крупных клеток Гн рубца в опытной группе связано с одной стороны с утолщением диаметра основного отростка – аксона, а с другой – с образованием и увеличением количества дендритных отростков и их вторичным ветвлением. Формирование аксона на молочном этапе отличалось по толщине в контроле ($2,16 \pm 0,013$ мкм) и опыте ($2,26 \pm 0,068$ мкм). В динамике развития аксона крупных клеток Гн рубца ягнят, находившихся на естественном вскармливании и получавших ЗОМ Кольво-Старт, выделяется период повышенного роста в толщину – переходный (в контроле $V=20\%$; в опыте $V=26\%$). Снижение темпов роста

аксона в толщину установлено в Гн рубца подопытных животных 4,5-месячного возраста ($V=4\%$), против контроля ($V=11\%$, $p\leq 0,05$). Вместе с тем, это не привело к выравниванию показателя. Следовательно, искусственное вскармливание ягнят ЗОМ Кольво-Старт способствовало формированию более утолщённого аксона крупных клеток Гн рубца. Анализ данных по сопоставлению количественных параметров дендритических отростков показал следующее: максимальное количество дендритов крупных клеток Гн рубца образуется на молочном этапе как в контроле ($V=136\%$), так и в опыте ($V=176\%$); процесс дендритообразования продолжается на переходном этапе и при переходе ягнят на потребление дефинитивного корма. Показатели относительного прироста дендритов крупных клеток Гн рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, были выше, чем у животных, находившихся на естественном вскармливании. От рождения и до 4,5-месячного возраста количество дендритов крупных клеток Гн рубца животных контрольной группы увеличивается от $1,27\pm 0,106$ шт. до $10,00\pm 0,336$ шт. (т.е. в 7,9 раз), тогда как в группе сравнения аналогичный показатель увеличивается в 9,4 раза. Установлено, что искусственное вскармливание способствует увеличению количества дендритов крупных клеток Гн рубца в 15 суток на 14%; в 2,5 месяца – на 27,5%; в 4,5 месяца – на 16,6% соответственно ($p\leq 0,05$). Многие авторы расценивают процесс повышенного дендритообразования, как расширение рецепторного поля нейрона (Kalus P. et al, 2000). Исследование процесса образования вторичных ответвлений у дендритов крупных клеток в Гн рубца ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, показало, что максимальный относительный прирост происходит на переходном этапе ($V=100\%$), а затем, в 4,5 месяца, наблюдается небольшой спад ($V=75\%$). От рождения и до перехода на дефинитивный корм число вторичных ответвлений дендритов крупных клеток Гн рубца животных контрольной группы увеличивается от $1,00\pm 0,001$ шт. до $3,50\pm 0,115$ шт. У ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в Гн рубца образование вторичных ответвлений дендритов крупных клеток начинается раньше, чем в контроле, на молочном этапе ($V=25\%$). Максимальное ответвление от дендритических отростков в опыте происходит в 2,5 месяца ($V=114\%$) и продолжается в 4,5-месячном возрас-

те, но с меньшими темпами ($V=60\%$). От рождения и до 4,5 месяцев количество вторичных ответвлений у дендритов крупных клеток Гн рубца ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, увеличивается в 4,27 раз. На основании сравнительного анализа установлено, что искусственное вскармливание способствовало формированию более мощных дендритических отростков, у которых число вторичных ответвлений было больше, чем в контроле, в 15 суток на 20%; в 2,5 месяца – на 25%; в 4,5 месяца – на 18% соответственно ($p \leq 0,05$).

Существует мнение, что глиальные клетки осуществляют энергетическую и трофическую поддержку нейронов, а также экспрессируют специфические факторы, от которых зависят размеры и архитектура дендритного дерева нейронов (Dai X. et al., 2003). Развитие глиального микроокружения, находившихся в контакте с крупными нейронами Гн рубца животных сравниваемых групп варьировало в широких пределах. В группе ягнят, находившихся на естественном вскармливании, максимальный рост НГИ крупных клеток Гн рубца установлен в 2,5 месяца ($V=69\%$), затем, при переходе на дефинитивный корм, отмечается спад в развитии перинейрональной глии ($V=39\%$). У ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, межгрупповая разница в развитии глиального микроокружения крупных клеток Гн рубца установлена на молочном этапе, когда отмечается максимальный рост НГИ ($V=62\%$). На переходном этапе относительный прирост (согласно коэффициента по Майоноту) перинейрональной глии крупных нейронов Гн рубца у животных подопытной группы был ниже ($V=35\%$), чем в контроле. Однако, это не привело к снижению показателя НГИ крупных клеток Гн рубца искусственно вскармливаемых животных 2,5-месячного возраста. Межгрупповая разница в развитии перинейрональной глии крупных нейронов Гн рубца ягнят подопытной группы возрастала при переходе на дефинитивный корм, когда происходит резкий спад относительного прироста НГИ ($V=4\%$). Сравнительный анализ показал, что искусственное вскармливание приводит к увеличению НГИ крупных клеток Гн рубца в 15 суток на 28,6%; в 2,5 месяца – на 10,6%; а в 4,5-месячном возрасте НГИ уменьшается на 17% соответственно ($p \leq 0,05$). Следует отметить, что появление в нейронном составе Гн рубца адапционных форм морфологической изменчиво-

сти дает основание предполагать о возникновении в нервной ткани органа функционального напряжения в условиях искусственного выращивания овец эдильбаевской породы.

Как показали результаты, количественного морфометрического исследования на молочном этапе наибольшее содержание крупных клеток в межмышечных Гн желудка отмечается в сетке и равно 19% от всего клеточного состава. Следует отметить, что количество крупных нейронов в Гн сетки в периоды раннего постнатального онтогенеза, не является постоянным. На гистограммах, отражающих содержание крупных клеток в Гн сетки ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, максимальный пик зарегистрирован в 2,5-месячном возрасте. В этот период их число достигло 29% от всей нервноклеточной популяции. На основании сравнительного анализа установлено, что искусственное вскармливание приводит к уменьшению содержания крупных клеток Гн сетки в 15 суток на 26%; в 2,5 месяца – на 24%; а в 4,5-месячном возрасте – на 9% соответственно ($p \leq 0,05$). В динамике роста крупных клеток Гн сетки ягнят контрольной группы отмечается этапность: в 15 суток происходит доминирующий рост цитоплазмы по отношению к ядру при низких показателях ЯЦО=0,09; в 2,5 месяца – это период максимального роста тела ($V=64\%$) и ядра ($V=83\%$) крупных клеток; в 4,5 месяца отмечается спад ростового потенциала ($V=23\%$) при сохранении стабильности ядерно-цитоплазматического отношения (ЯЦО=0,11). От рождения и до перехода на дефинитивный корм в Гн сетки контрольной группы объём крупных клеток увеличивается от $1450,0 \pm 6,57 \text{ мкм}^3$ до $3474,0 \pm 13,98 \text{ мкм}^3$ (т.е. в 2,4 раза). В группе животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, рост крупных клеток в Гн сетки на молочном этапе характеризуется стремительным ростом ядра ($V=134\%$). Темп относительного прироста тела крупных нейронов ($V=32\%$) был выше, чем в контроле. На переходном этапе относительный прирост крупных нейронов Гн сетки в группе ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт достиг максимальных значений ($V=86\%$) за весь период исследований. При переходе ягнят на поедание дефинитивного корма в подопытной группе происходит более заметно, чем в контроле, спад ростового потенциала крупных нейронов Гн сетки ($V=3\%$).

На основании сравнительного анализа установлено, что искусственное вскармливание способствовало увеличению размеров крупных клеток Гн сетки в 15 суток на 10%; в 2,5 месяца – на 20,6%, а в 4,5-месячном возрасте – на 4,8% соответственно ($p \leq 0,05$). Следовательно, раннюю гипертрофию крупных нейронов Гн сетки следует расценивать как включение компенсаторных возможностей нервной ткани многокамерного желудка в ответ на искусственное вскармливание. Ряд исследователей также установили (Малашко В.В., 1983; 1993; Степочкин А.А., 1988; Лу J. 1983), что на размеры нейронов желудка и кишечника животных влияет изменение структуры и композиция корма. Отмечая увеличение ростового потенциала крупных нейронов, необходимо указать на расширение диапазона структуры клеточных тел и пространственной ориентации отросткового аппарата. На всем протяжении исследований крупные клетки, как полиморфные образования, постоянно усложняют форму клеточного тела от грушевидной, овальной, округлой до целого ряда переходных форм. Важным звеном внутриклеточного метаболизма нейронов принято считать обмен НК (Ашапкин В.В., 1999). Изучение, в сравнительном аспекте, изменений оптической плотности локализации НК показало высокий уровень метаболических процессов в крупных нейронах Гн сетки животных опытной группы на молочном и переходном этапах ($104,00 \pm 0,20$ ус. ед.; $108,00 \pm 0,33$ ус. ед.), а в период перехода на дефинитивный корм – спад ($66,00 \pm 0,22$ ус. ед.). В период раннего постнатального онтогенеза установлен асинхронный характер в динамике развития и роста аксона крупных клеток Гн сетки в связи с особенностями кормления ягнят. В контрольной группе толщина аксона крупных клеток, который признан «лидирующим» отростком (Szentagothai J., 1994), от рождения и до 4,5-месячного возраста, увеличивается от $2,14 \pm 0,06$ мкм до $2,85 \pm 0,09$ мкм. На молочном этапе относительный прирост толщины аксона крупных нейронов Гн сетки животных в контроле больше ($B=20\%$), чем в опыте ($B=9\%$). Противоположная направленность результатов отмечается в переходный период, когда темп прироста толщины аксона крупных клеток Гн сетки животных подопытной группы становится больше ($B=12\%$), чем контрольной ($B=6\%$). Адаптационно-компенсаторный характер морфогенеза аксона крупных

клеток Гн сетки животных, получавших ЗОМ Кольво-Старт, установлен в результате морфометрического анализа, который показал, что если на ранних этапах развития искусственное вскармливание приводит к формированию более тонкого аксона, то при переходе на дефинитивный корм достоверных отличий в толщине аксона в группах сравнения не установлено. Известно, что роль тканевого окружения принимает участие в индукции морфологических характеристик аксонов (Журавлева З.Н., 1999). В качестве основных морфологических аспектов дендритообразования крупных клеток Гн сетки ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками следует выделить: максимальное образование их количества на молочном этапе ($V=85\%$); снижение темпов роста в 2,5- и 4,5-месячном возрасте. От рождения и до перехода животных на дефинитивный корм количество дендритов крупных клеток Гн сетки в контрольной группе увеличивается от $2,60\pm 0,183$ шт. до $9,00\pm 0,303$ шт. (т.е. в 3,5 раза). Особенность влияния искусственного кормления ЗОМ Кольво-Старт на процесс дендритообразования крупных клеток Гн сетки заключается в опережающем, по отношению к контролю, темпе увеличения количества дендритов на молочном этапе и последующем, замедлением роста в 2,5- и 4,5-месячном возрасте. Как известно дендриты служат средством увеличения поверхности клетки и следовательно поверхности воспринимающей импульсы (Бабминдра В.П., 1982). Тем не менее, адаптационно-компенсаторные механизмы нервной ткани сетки в условиях искусственного выращивания ягнят способствовали возвращению процесса дендритообразования крупных нейронов к контрольному уровню 4,5-месячных ягнят. На ранних этапах постнатального морфогенеза процесс максимального разветвления дендритических отростков крупных клеток Гн сетки ягнят, находившихся на естественном вскармливании, установлен в 2,5-месячном возрасте, когда относительный прирост вторичных ответвлений (согласно коэффициента по Майоноту) составил $V=53\%$. В 4,5-месячном возрасте образование вторичных ответвлений от дендритов продолжается, но менее выражено ($V=30\%$). От рождения и до перехода на дефинитивный корм количество вторичных разветвлений дендритов крупных клеток Гн сетки ягнят в контрольной группе увеличивается от $1,78\pm 0,222$ шт. до

3,00±0,152 шт. (т.е. в 1,7 раз). У ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, образование вторичных ответвлений от дендритов крупных клеток Гн сетки максимально происходит на молочном этапе (В=40%). Следовательно процесс носит асинхронный характер по отношению к контролю. В дальнейшем, в 2,5 месяца отмечается спад ветвления дендритических отростков (В=12%), а в 4,5-месячном возрасте – частичная потеря вторичных ответвлений дендритов (В=-1%) крупных клеток Гн сетки животных опытной группы. Частичную редукцию дендритного дерева рассматривают (Hammer R.P. et al, 1981), как фактор к ограничению афферентного притока из тканей органа к Гн. Нейрон и глия, как известно – это структурно-функциональная единица (Гейнисман Ю.Я., 1974; Углов Б.А., 1994; Новожилова А.П., 1996). Сравнительный анализ показал, что максимально глиальное микроокружение крупных клеток Гн сетки формируется на молочном этапе как в контроле (В=80%), так и в опыте (В=111%). На переходном этапе происходит спад в наращивании перинейрональной глии крупных клеток Гн сетки. Это особенно заметно в Гн сетки искусственно выращиваемых ягнят (В=5%). Привлекает внимание, что в Гн сетки 4,5-месячных ягнят опытной группы отмечается уменьшение глиальных клеток, находившихся в контакте с крупными нейронами на 9%. При сравнении полученных результатов с современными представлениями о тесном взаимодействии нейрона и глиоцита, как интегральной единицы (Fellin T. et Carmignoto G., 2004) можно предположить, что уменьшение НГИ крупных клеток Гн сетки указывает на их низкие резервные возможности.

В период раннего постнатального онтогенеза в Гн книжки на основании сравнительного комплексного нейроморфологического, гистохимического и количественного морфометрического исследований выявлено наличие постоянной перестройки нервной ткани в связи с характером вскармливания животных. Так содержание крупных клеток в Гн книжки ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, от рождения и до 15-суточного возраста уменьшается (от 20% до 16%), а затем к периоду перехода животных на дефинитивный корм, линейно возрастает от всего клеточного состава до 26% ($p \leq 0,05$). У ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, динамика содержания крупных клеток в Гн

книжки характеризуется спадом и подъёмом показателя. Особенно заметно, по сравнению с контролем, происходит уменьшение количества крупных клеток в Гн книжки животных в опытной группе в 15 суток на 25% и в 4,5-месячном возрасте – на 23% соответственно ($p \leq 0,05$). Однако, на переходном этапе (в 2,5 месяца) содержание крупных клеток в Гн книжки ягнят в опыте достигает максимального значения и превышает контрольный показатель на 20%. При сопоставлении количественных параметров дало возможность показать выраженность компенсаторно-приспособительных процессов крупных клеток Гн книжки у искусственно вскармливаемых ягнят, как проявление адаптации в ответ на уменьшение их содержания. В морфогенезе крупных клеток Гн книжки ягнят, находившихся на естественном вскармливании, обнаруживается этапность, при которой меняется характер интенсивности роста. От рождения и до 4,5-месячного возраста размер крупных клеток Гн книжки в контроле увеличивается от $1076,0 \pm 6,57 \text{ мкм}^3$ до $3875,0 \pm 14,45 \text{ мкм}^3$ (в 3,6 раз). В 2,5-месячном возрасте установлен максимальный относительный прирост тела ($V=84\%$) и ядра ($V=74\%$) крупных клеток Гн книжки ягнят, находившихся с овцематками на естественном вскармливании, при сохранении стабильности ядерно-цитоплазматических отношений ($ЯЦО=0,09$). Однако, на молочном этапе и при переходе животных на дефинитивный корм отмечается спад ростового потенциала крупных нейронов ($V=38\%$ и $V=42\%$ соответственно). Искусственное вскармливание не изменяет принципиальной этапности в динамике роста крупных клеток Гн книжки в ранний период постнатального онтогенеза. В опыте крупные клетки Гн книжки с признаками компенсаторно-приспособительных процессов имеют относительный прирост тела больше чем в контроле на молочном ($V=63\%$) и переходном этапах ($V=98\%$), а при переходе на дефинитивный корм – меньше ($V=38\%$). Сравнительный анализ показал, что искусственное вскармливание способствовало увеличению размеров крупных клеток Гн книжки в 15 суток на 14,9%; в 2,5 месяца – на 7,4%; в 4,5-месячном возрасте – на 4,8% соответственно ($p \leq 0,05$). Сопоставление показателей интенсивности роста крупных клеток Гн книжки со средними данными по оптической плотности локализации НК показало определённую взаимосвязь. Усиление интенсивности

роста крупных клеток в опыте у 15-суточных и 2,5-месячных ягнят сочеталось с увеличением концентрации в них НК ($98,00 \pm 0,30$ ус. ед., против $80,00 \pm 0,20$ ус. ед. и $110,00 \pm 0,20$ ус. ед., против $99,00 \pm 0,40$ ус. ед., соответственно ($p \leq 0,05$)). На основании имеющихся данных в литературе увеличение содержания рибонуклеопротеидов в нервных клетках интрамурального нервного аппарата при портальной гипертензии относят к числу компенсаторных изменений нервного аппарата (Чепур С.В., 1994). Однако, у 4,5-месячных животных, выращенных на ЗОМ Кольво-Старт, концентрация НК крупных клеток уменьшается по сравнению с контрольным показателем ($74,00 \pm 0,30$ ус. ед., против $88,00 \pm 0,20$ ус. ед.). В развитии дендро-аксонального дерева крупных клеток Гн книжки у животных в группах сравнения прослеживаются как общие закономерности, так и особенности, обусловленные характером вскармливания. Установлено, что толщина аксона крупных клеток Гн книжки ягнят, находившихся на естественном вскармливании, от рождения и до 4,5-месячного возраста увеличивается от $1,84 \pm 0,012$ мкм до $2,77 \pm 0,005$ мкм (в 1,5 раза). На молочном этапе темп относительного прироста толщины аксона крупных клеток Гн книжки повышен в группе ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт ($V=24\%$, против $V=18\%$ в контроле). На переходном этапе (2,5 месяца) принципиальных отличий в интенсивности роста аксона в группах сравнения не установлено. Обращает внимание, что в отрезке времени от 2,5- до 4,5-месячного возраста у искусственно выращиваемых ягнят в Гн книжки не происходит роста толщины аксона крупных клеток, в отличие от животных контрольной группы. Процесс образования дендритических отростков крупных клеток Гн книжки у животных в группах сравнения, закономерно имеет высокие показатели относительного прироста на молочном этапе как в контроле ($V=150\%$), так и опыте ($V=194\%$). Групповое различие в темпах относительного прироста дендритов крупных клеток у 15-суточных животных приводит к увеличению их количества на $14,8\%$ ($p \leq 0,05$) в Гн книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт. Некоторые исследователи увеличение роста дендритов (или появление гиперотросчатых нейроцитов) относят к числу компенсаторноприспособительных изменений структур нервного аппарата в процессе долговременной адаптации (Чепур С.В., 1994).

Процесс дендритообразования крупных клеток Гн книжки в группах сравнения происходит до перехода животных на дефинитивный корм. Установлено, что количество дендритических отростков Гн книжки ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, в 4,5-месячном возрасте больше на 9,5%, чем у находившихся на естественном вскармливании с овцематками. В Гн книжки ягнят, находившихся с овцематками на естественном вскармливании, разветвление дендритов крупных клеток начинается на молочном этапе ($V=50\%$), затем процесс образования вторичных ответвлений продолжается и имеет максимальный относительный прирост у 2,5-месячных животных ($V=67\%$). В дальнейшем, в 4,5-месячном возрасте, отмечается спад процесса ветвления дендритических отростков крупных клеток Гн книжки животных в контрольной группе. От рождения и до перехода ягнят на дефинитивный корм количество вторичных ветвлений дендритов в контроле увеличивается от $1,00 \pm 0,001$ шт. до $3,00 \pm 0,152$ шт. (т.е. в 3 раза). В Гн книжки у ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, процесс разветвления дендритов крупных клеток протекает интенсивнее, чем в контроле на молочном этапе ($V=60\%$), а затем продолжается на переходном ($V=64\%$). В дальнейшем, при переходе животных на дефинитивный корм, относительный прирост вторичных разветвлений дендритов крупных клеток в Гн книжки приравнивается к контрольному уровню ($V=21\%$). На основании сравнительного анализа установлено, что искусственное вскармливание способствовало увеличению вторичных ответвлений дендритов крупных клеток Гн книжки в 15 суток на 6%; в 2,5- и 4,5 месяца – на 5%. Развитие глиального микроокружения крупных клеток Гн книжки ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, с возрастом увеличивается от $5,13 \pm 0,22$ шт. до $10,20 \pm 0,40$ шт. (т.е. в 2 раза). Максимальный рост показателя НГИ крупных клеток Гн книжки животных контрольной группы отмечается в 2,5-месяца ($V=33\%$). На молочном этапе и при переходе животных на дефинитивный корм интенсивность образования перинеурональной глии крупных клеток Гн книжки в контроле варьирует в пределах 23% – 21%. В группе ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, напротив, зафиксирован максимальный рост показателя НГИ крупных клеток Гн книжки на молочном этапе ($V=66\%$), а затем, на переходном

этапе, отмечается спад ($V=21\%$). При переходе на дефинитивный корм животных в опытной группе установлено уменьшение количества глиальных клеток, находившихся в контакте с крупными нейронами Гн книжки ($V=-9\%$). На основании сравнительного анализа показано, что искусственное вскармливание приводит к увеличению перинейрональной глии крупных клеток Гн книжки в 15 суток на 25,8%; в 2,5 месяца – на 18,4% соответственно ($p \leq 0,05$), а в 4,5-месячном возрасте – к потере на 8%.

В динамике возрастных преобразований Гн сычуга ягнят от рождения и до 4,5-месячного возраста, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, отмечается увеличение содержания крупных клеток от 14% до 29%. На молочном и переходном этапах количество крупных клеток стабильно поддерживается на уровне 17% от всего нервноклеточного состава ганглия. Заметно увеличивается число крупных клеток в Гн сычуга животных контрольной группы при переходе к поеданию дефинитивного корма (в 4,5 месяца). В группе ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, содержание крупных клеток в Гн сычуга, по отношению к контролю, на молочном этапе меньше на 4%, а затем, в 2,5 месяца, межгрупповые различия составили 5%. В 4,5-месячном возрасте число крупных клеток в Гн сычуга ягнят в опыте повышается до 20%, однако меньше на 9% контрольного уровня. Следовательно, сравнительный анализ показал, что адаптивная перестройка крупных клеток, в условиях искусственного вскармливания, характеризуется уменьшением их содержания в Гн сычуга. В литературе встречаются сообщения о гибели части нейронов в ходе голодания в гипоталамической области, которой принадлежит ведущее место в регуляции потребления пищи (Абушов Б.М., 1984). Морфогенез крупных клеток Гн сычуга ягнят, находившихся с овцематками на естественном вскармливании, протекает поэтапно: в 15 суток относительный прирост цитоплазмы ($V=21\%$) доминирует над ядром, при сохранении низких показателей ЯЦО=0,08; в 2,5 месяца – период максимального роста крупных клеток как со стороны цитоплазмы ($V=96\%$), так и ядра ($V=159\%$); в 4,5-месячном возрасте – замедление ростовых потенциалов цитоплазмы ($V=38\%$) и ядра ($V=19\%$), при стабильном показателе ЯЦО=0,09. Оценка количественных па-

раметров роста крупных клеток Гн сычуга ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, показала, что искусственное вскармливание не нарушает этапности морфогенеза. Однако, влияет на потенциал интенсивности относительного прироста крупных клеток в периоды раннего постнатального онтогенеза. На основании сравнительного анализа установлено, что искусственное вскармливание вызывает ранний гипертрофический рост крупных клеток Гн сычуга. В результате отмечается увеличение их размеров в 15 суток на 15,5%; в 2,5 месяца – на 10,8%; в 4,5-месячном возрасте – на 27% соответственно ($p \leq 0,05$). Результаты количественного анализа содержания НК показали высокий уровень метаболических процессов крупных клеток Гн сычуга ягнят, при искусственном вскармливании ЗОМ Кольво-Старт, на молочном ($112,00 \pm 0,30$ ус. ед., против $95,00 \pm 0,40$ ус. ед.) и переходном ($116,00 \pm 0,30$ ус. ед., против $101,00 \pm 0,20$ ус. ед.) этапах, а затем его спад у 4,5-месячных животных. В формировании отросткового аппарата крупных клеток Гн сычуга в периоды раннего постнатального онтогенеза отмечено, что дендритное дерево развивается интенсивнее, чем аксональное. В Гн сычуга ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, толщина аксона крупных клеток от рождения и до 4,5-месячного возраста увеличивается от $2,54 \pm 0,012$ мкм до $2,80 \pm 0,007$ мкм, тогда, как количество дендритов крупных клеток – от $2,40 \pm 0,123$ шт. до $8,00 \pm 0,439$ шт., а их вторичных ответвлений от $1,33 \pm 0,333$ шт. до $2,50 \pm 0,177$ шт. Отмечено, что искусственное вскармливание задерживает рост толщины аксона крупных клеток в Гн сычуга ягнят на молочном и переходном этапах ($B=4\%$ и $B=2\%$). При переходе на дефинитивный корм толщина аксона в опыте, по отношению к контрольному показателю, меньше на 2,5%. Межгрупповые различия не были столь значительными вследствие того, что формирование аксона крупных клеток Гн сычуга протекает в эмбриогенезе более интенсивно, чем на ранних этапах постнатального онтогенеза (Перфильева Н.П., 1998). В развитии дендритических отростков крупных клеток Гн сычуга ягнят контрольной группы, происходит увеличение прироста количества дендритов и их вторичных ответвлений на молочном ($B=67\%$ и $B=20\%$) и переходном этапах ($B=50\%$ и $B=29\%$). При переходе ягнят на дефинитивный корм процесс дендритообразова-

ния крупных клеток Гн сычуга в контрольной группе продолжается, но с меньшей интенсивностью (количество дендритов $V=33\%$; разветвление дендритов $V=21\%$). При искусственном вскармливании ягнят ЗОМ Кольво-Старт установлена противоположная направленность ростового потенциала в формировании дендритического дерева крупных клеток Гн сычуга, по отношению к животным, находившихся на естественном вскармливании. В 15 суток относительный прирост дендритообразования (согласно коэффициента по Майноту) крупных клеток Гн сычуга у животных в опытной группе выше ($V=92\%$), чем в контроле, в 2,5 месяца – меньше ($V=35\%$), а в 4,5-месячном возрасте вновь выше контрольного показателя ($V=52\%$). Сравнительный анализ показал, что искусственное вскармливание способствовало увеличению количества дендритов крупных клеток Гн сычуга животных в 4,5-месячном возрасте на $14,9\%$ ($p \leq 0,05$). Однако, при искусственном выращивании ягнят на переходном этапе и при переходе на дефинитивный корм в дендритическом дереве крупных клеток отмечается частичная потеря вторичных дендритов ($V=-1\%$; $V=-3\%$, соответственно). Считают, что количество дендритов и сложность их ветвления зависит от функциональной нагрузки на данный отрезок органа (Лихачева Т.Л., 1981; Valatx Z., 1988). В развитии перинейрональной глиии крупных клеток Гн сычуга ягнят, находившихся на естественном вскармливании с овцематками, наблюдаются незначительные изменения: в 15 суток НГИ= $7,40 \pm 0,25$ шт.; в 2,5 месяца НГИ= $7,30 \pm 0,40$ шт.; в 4,5 месяца НГИ= $6,80 \pm 0,33$ шт. Искусственное вскармливание стимулирует рост глиального микроокружения крупных клеток Гн сычуга на молочном этапе, когда увеличение НГИ, по отношению к контрольному показателю, составило $10,8\%$ ($p \leq 0,05$). На переходном этапе и при переходе ягнят на дефинитивный корм в опытной группе количество глиальных клеток, находившихся в контакте с крупными нейронами уменьшается соответственно на 11% – 12% . Следовательно, адаптация нервной ткани сычуга к искусственному вскармливанию сопряжена с одной стороны с ранним гипертрофическим ростом крупных клеток, уменьшением их содержания и изменением нейроглиальных отношений в межмышечных ганглиях. С другой – уменьшение НГИ вносит изменение в развитие нервной ткани сычуга, что проявилось умень-

шением концентрации НК, замедлением роста диаметра аксона и частичной потерей вторичных ответвлений дендритов. Полученные данные свидетельствуют в пользу представлений, что потеря глии приводит к нарушению гомеостаза нейронных популяций (Lehnardt S. et al, 2002). Адаптационно-компенсаторные изменения в Гн сычуга можно рассматривать как напряжение структурно-функционального потенциала, происходящее в нервной ткани органа при искусственном выращивании ягнят эдильбаевской породы.

В свете приведенных данных, нервная ткань многокамерного желудка овец эдильбаевской породы не должна рассматриваться как стабильная и лишённая восстановительных возможностей. Среди нервных клеток межмышечных ганглиев многокамерного желудка ягнят, в группах сравнения, в постнатальном онтогенезе присутствуют мелкие клетки, составляющие, по мнению большинства авторов (Williams R.W. et al, 1988), морфофункциональный резерв, обеспечивающий надёжность функционирования МНС. По отделам многокамерного желудка ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт, это выглядит следующим образом: – увеличение содержания в Гн мелких клеток, по отношению к контролю составило в 15 суток: в рубце 28,6%; сетке – 38,9%; сычуге – 43,5%; в 2,5 месяца: в рубце – 12%; сетке – 50%; сычуге – 46,4%, а в книжке, напротив, – происходит уменьшение: в 15 суток на 10%; в 2,5 месяца – на 16,7%. К 4,5-месячному возрасту содержание мелких клеток в Гн многокамерного желудка приближается к контрольному показателю в рубце и сетке, тогда как в книжке и сычуге их количество повышено. Последнее обусловлено асинхронным характером и задержкой дифференцировки основных представителей нервно-клеточной популяции Гн желудка ягнят, получавших ЗОМ Кольво-Старт. Мелкие клетки в Гн желудка ягнят, в группах сравнения, от рождения и до 4,5-месячного возраста имеют свою морфологическую характеристику и динамику развития. Они, при определённых условиях, проявляют потенции к росту и дифференцировке. На импрегнированных по Бильшовскому-Грос препаратах, от рождения и до 4,5-месячного возраста, можно проследить все стадии возникновения отростчатых нейронов до проявления клеточной типизации по Догелю. Относительно самого «резерва» малодифференцированных клеток можно

присоединиться к мнению известных нейроморфологов (Калетин В.М., 1971; Лукашин В.Г., 1986; Жеребцов Н.А., 2000), которые считают, что наличие в составе Гн молодых нервных клеток, типа нейробластов следует рассматривать не как «запас» остановившихся в своём развитии камбиальных элементов, а как субстрат, из которого происходит восстановление ганглиозных клеток, в связи с их интенсивным ростом. Благодаря этим постепенно созревающим формам на протяжении раннего постнатального онтогенеза постоянно происходит перестройка нервных элементов межмышечных ганглиев многокамерного желудка ягнят эдильбаевской породы, которая выражается в физиологической регенерации.

Таким образом, на основании сравнительного анализа установлены адаптивно-компенсаторные изменения межмышечных ганглиев многокамерного желудка овец эдильбаевской породы при искусственном выращивании с использованием ЗОМ Кольво-Старт, которые одновременно могут расцениваться как структурная пластичность нервной ткани метасимпатической системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное комплексное нейроморфологическое, морфометрическое и гистохимическое исследование ганглиев межмышечного нервного сплетения многокамерного желудка (его отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга) ягнят эдильбаевской породы позволило установить, что на ранних этапах постнатального онтогенеза (от рождения и до 4,5-месячного возраста) в условиях искусственного выращивания с применением ЗОМ Кольво-Старт, реализуются многие морфогенетические процессы, которые включают рост ганглиев в ширину и в длину, увеличение расстояния между ними, дифференцировку нервно-клеточной популяции, становление нейро-глиальных и нейро-тканевых взаимоотношений, что демонстрирует высокую степень детерминированности развития. С другой стороны проявляются значительные способности нервной ткани рубца, сетки, книжки и сычуга к пластическим адаптационно-компенсаторным перестройкам. В результате проведенного (в сравнительном аспекте) исследования ганглиев межмышечного нервного сплетения желудка ягнят, выращенных с применением технологии искусственного кормления ЗОМ Кольво-Старт (опытная группа) и находившихся на естественном вскармливании с овцематками (контрольная группа) получены следующие **выводы**:

1. Адаптационные возможности нервной ткани многокамерного желудка включают два периода. Период замедленного морфогенеза, когда размеры ганглиев уменьшаются: в рубце на молочном этапе; в сетке от рождения и до переходного периода; в книжке при переходе на дефинитивный корм; в сычуге от рождения и до 4,5-месячного возраста, вследствие чего размеры ганглиев в сычуге уменьшаются в 1,27 раз ($p \leq 0,05$). Период активизации морфогенетических процессов, сопровождающийся увеличением ганглиев преджелудков: в рубце (от 15 суток до 4,5 месяцев), в ширину – на 19% ($p \leq 0,05$) (в 2,5 месяца), в длину – на 13% ($p \leq 0,05$) (в 4,5 месяца); в сетке (от 2,5- до 4,5-месячного возраста) достигают размеров ганглиев животных находившихся на естественном вскармливании; в книжке (от рождения и до переходного периода) в ширину – на 18% ($p \leq 0,05$) (в 15-суток), в длину – на 20% ($p \leq 0,05$) (в 2,5 месяца).

2. Адаптация к искусственному выращиванию проявляется в ганглиях изменением соотношения клеток нейронной популяции, находившихся на разных стадиях морфогенеза. По отделам многокамерного желудка содержание мелких клеток увеличивается: в 15 суток – на 28,5% – 43,4%; в 2,5 месяца – на 12% – 50%; в 4,5 месяца – на 41% – 46%, а содержание крупных клеток уменьшается: в 15 суток – на 23% – 28,5%; в 2,5 месяца – на 24% – 44%; в 4,5 месяца – на 9% – 31,5%, что наглядно демонстрирует усиление морфофункциональной гетерогенности ганглиев.

3. Искусственное выращивание оказывает влияние на морфогенез клеток средних размеров, представляющих основную нейронную популяцию (54% – 75%) в ганглиях многокамерного желудка, что проявляется задержкой цитодифференцировки на молочном этапе в сетке и сычуге; уменьшением ростового потенциала от рождения и до 4,5 месяцев в сетке, книжке и сычуге; в рубце, напротив, увеличением темпов относительного прироста от 2,5- и до 4,5-месячного возраста. В связи с чем размеры средних клеток в сычуге уменьшаются на 35,6% ($p \leq 0,05$); в сетке и книжке уменьшаются на 9% и 20,6% ($p \leq 0,05$), тогда как в рубце увеличиваются на 14,6% ($p \leq 0,05$). При переходе животных на дефинитивный корм цитодифференцировка средних клеток в сычуге не достигает по ядерно-цитоплазматическому отношению, содержанию нуклеиновых кислот, развитию перинейрональной глии уровня средних клеток животных находившихся на естественном вскармливании.

4. Основными структурными механизмами, показывающими компенсаторное влияние нервной ткани в условиях искусственного выращивания являются: повышение ростового потенциала крупных нейронов, их метаболической активности, степени арборизации дендритических отростков, наращивание перинейрональной глии. В результате раннего интенсивного роста отмечается увеличение размеров крупных нейронов в ганглиях многокамерного желудка: на молочном этапе – на 7,6% – 15,6% ($p \leq 0,05$); на переходном этапе – на 4,5% – 20,6% ($p \leq 0,05$); при переходе животных на дефинитивный корм – на 4,8% – 27% ($p \leq 0,05$).

5. Адаптация дендро-аксональных отростков крупных нейронов в условиях искусственного выращивания в период раннего постнатального онтогенеза сопряжена с одной стороны с формированием более тонкого аксона в сетке, книжке, сычуге и, напротив, более толстого в рубце, а с другой стороны – с образованием и увеличением дендритических отростков: в 15 суток – на 6% – 14% ($p \leq 0,05$); в 2,5 месяца – на 6% – 27% ($p \leq 0,05$); в 4,5 месяца – на 6% – 25% ($p \leq 0,05$) и их вторичных ответвлений в 15 суток и 2,5 месяца – на 6% – 14% ($p \leq 0,05$), а при переходе животных на дефинитивный корм происходит частичная потеря вторичных дендритов.

6. Нейроглиальные взаимоотношения в ганглиях многокамерного желудка в условиях искусственного выращивания характеризуются уменьшением развития перинейрональной глии в группе клеток средних размеров, в связи с чем нейроглиальный индекс уменьшается на молочном этапе – на 8,4% – 21% ($p \leq 0,05$); на переходном этапе – на 8% – 10,5% ($p \leq 0,05$); при переходе животных на дефинитивный корм – на 4% – 10% ($p \leq 0,05$). В группе крупных клеток нейроглиальный индекс увеличивается в 15 суток – на 10,8% – 28,6% ($p \leq 0,05$); в 2,5 месяца – на 2% – 10,6% ($p \leq 0,05$); а при переходе животных на дефинитивный корм – потеря глиального микроокружения на 4,5% – 17% ($p \leq 0,05$).

7. Метаболическая активность нейронов ганглиев многокамерного желудка в условиях искусственного выращивания характеризуется волнообразной динамикой нуклеинового обмена: на молочном этапе отмечается десинхронизация метаболической активности в крупных и средних нейронах, что проявляется уменьшением концентрации нуклеиновых кислот в клетках средних размеров, и увеличением концентрации нуклеиновых кислот в крупных клетках; на переходном этапе выделяется пик метаболической активности, что проявляется увеличением концентрации нуклеиновых кислот в средних и крупных нейронах, а при переходе животных на дефинитивный корм снижение метаболической активности, как в средних, так и в крупных клетках.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. Результаты исследований адаптационно-компенсаторной перестройки нервной ткани многокамерного желудка овец при искусственном выращивании являются критериями морфофункциональной оценки воздействия на организм заменителя овечьего молока Кольво-Старт, что можно использовать как дополнительную научную информацию раннего постнатального онтогенеза межмышечных нервных ганглиев и как информационную основу в учебном процессе в области анатомии, гистологии, физиологии, оформлении учебно-методических указаний.

2. Основные положения и выводы диссертации могут быть использованы в качестве теоретической основы при разработке биологически полноценных заменителей овечьего молока, а также для научных разработок при решении вопросов сохранности молодняка овец.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдильманова, А. З. Постэмбриональное развитие мышечного нервного сплетения сетки в связи с её гистогенезом у овец / А. З. Абдильманова, Н. А. Гороховский // Тезисы докл. Всесоюзн. конф. по анатом., гистол. и эмбриол. с.-х. животных. – М., 1972. – С. 86 – 87.
2. Абрамова, Л. Н. Чувствительные нервные окончания в книжке овцы / Л. Н. Абрамова // Труды Ставропольск. с.-х. ин – та. – Ставрополь, 1967. – В. 24. – С. 198 – 203.
3. Абушов, Б. М. Нейроны и межнейрональные связи латеральной гипоталамической области крыс в норме, при пищевой депривации и после её отмены : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Б. М. Абушов. – М., 1984. – 22 с.
4. Автандилов, Г. Г. Медицинская морфометрия. Руководство / Г. Г. Автандилов. – М. : Медицина, 1990. – 384 с.
5. Агаджанян, Н. А. Влияние инфранизкочастотного магнитного поля на ритмику нервных клеток и их устойчивость к гипоксии / Н. А. Агаджанян, И. Г. Власов // Биофизика. – 1996. – № 4. – С. 681 – 689.
6. Акаевский, А. И. Анатомия домашних животных / А. И. Акаевский, Ю. Ф. Юдичев, Н. В. Михайлов, И. В. Хрусталёва. – М. : Колос, 1984. – 543 с.
7. Алексеева, Е. Б. Регенерация седалищного нерва крысы после кратковременного дозированного вытяжения его центрального отрезка : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Б. Алексеева. – Саранск, 2003. – 18 с.
8. Андреева, Ю. В. Влияние голодания и возобновления кормления на секреторную функцию желудка : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю. В. Андреева. Спб., 2007. – 14 с.
9. Арчакова, Л. И. Ультраструктурные основы развития симпатических ганглиев в разные периоды онтогенеза / Л. И. Арчакова, В. Н. Бочарова, В. И. Лапша, С. А. Новаковская // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 15 – 16.

10. Ашапкин, В. В. Особенности нуклеиновых кислот и хроматина в нервной ткани / В. В. Ашапкин // Нейрохимия. – М. : Изд – во ин – та биомед. Химии РАМН. 1996. – С. 9 – 37.
11. Батраков, В. В. Постнатальный морфогенез нейроцитов мышечно-кишечного нервного сплетения кур в условиях клеточного и напольного их содержания : автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. В. Батраков. – Казань, 1984. – 20 с.
12. Бабминдра, В. П. Структурные основы межнейронной интеграции / В. П. Бабминдра, Т. А. Брагина. – Л. : Наука, 1982. – 164 с.
13. Бабминдра, В. П. Аксонный транспорт / В. П. Бабминдра // Итоги науки и техники ВИНТИ. Морфология человека. Антропология, 1983. – С. 82 – 93.
14. Багаев, В. А. Морфологические особенности парасимпатической иннервации пилорического сфинктера у кошки / В. А. Багаев, Л. В. Филлипова, Ф. Н. Макаров // Морфология. – СПб. : Гипократ. – 1993. – Т. 104. – В. 5 – 6. – С. 34 – 39.
15. Баженов, Д. В. Развитие нервных элементов стенки толстой книжки человека / Д.В. Баженов // Макро-, микроструктура тканей в норме, патологии и эксперименте. – Чебоксары, 1975. – В 2. – С. 9 – 10.
16. Баженов, Д. В. Электронно-микроскопическое изучение двигательной иннервации пищеводно-желудочного перехода у человека и экспериментальных животных / Д. В. Баженов // Современные проблемы нейробиологии : Тез. докл. третий междунар. симпозиум. – Саранск : Изд – во Мордов. ун – та, 2001. – С. 10.
17. Банецкая, Н. В. Изменение структурного фонда интрамуральных нервных сплетений толстой книжки на этапах постнатального развития и старения : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н. В. Банецкая. – М., 1987. – 19 с.
18. Блинова, И. И. К возрастной морфологии нервных сплетений и интрамуральных ганглиев рубца овцы / И. И. Блинова // Труды Ставропольская с.-х. ин – та. – Ставрополь, 1978. – В. 24. – С. 213 – 218.
19. Боголепов, И. Н. Строение и развитие гипоталамуса человека / И. Н. Боголепов. – М. : Медицина, 1968. – 176 с.

20. Бугримов, Д. Ю. Математическое моделирование морфофункционального состояния спинномозговых ганглиев при хроническом воздействии импульсов электромагнитных полей: автореф. дис. ... канд. мед. наук / Д. Ю. Бугримов. – Воронеж, 2008. – 24 с.
21. Будко, К. П. Нейроонтогенез / К. П. Будко, Н. К. Гладкович, Е. В. Максимова и др. – М. : Наука, 1985. – 270 с.
22. Бушукина, О. С. Закономерности дифференцировки ганглиозного аппарата сложного желудка / О. С. Бушукина // Морфология. – 2006. – № 5. – С. 30 – 31.
23. Бушукина, О. С. Взаимоотношения нейронов ганглиев межмышечного нервного сплетения желудка овцы с окружающими структурами / О. С. Бушукина // Российский ветеринарный журнал. – М. : Колос С. 2007. – № 3. – С. 33 – 34.
24. Бушукина, О. С. Онтогенез нервной ткани стенки многокамерного желудка овец : автореф. дис. ... докт. вет. наук / О. С. Бушукина. – Иваново, 2008. – 32 с.
25. Быков, В. Л. Цитология и общая гистология (функциональная морфология клеток и тканей человека) / В. Л. Быков. – СПб. : СОТИС. 2003. – 519 с.
26. Быков, В. Н. Соотношение морфологических маркеров гибели нейронов и содержания низкомолекулярной ДНК в плазме крови и ткани головного мозга при токсических судорогах / В. Н. Быков, С. А. Понкратов, С. В. Чепур, А. А. Бажин, А. С. Никифоров // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 25.
27. Валькова, В. В. Морфология многокамерного желудка овец эдильбаевской породы при искусственном выращивании : автореф. дис. ... канд. вет. наук / В. В. Валькова. – Саранск, 2013. – 25 с.
28. Васягина, Т. И. Структурные особенности компонентов интрамурального нервного сплетения зоны синусно-предсердного узла после максимальной физической нагрузки / Т. И. Васягина // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 26 – 27.

29. Величанская, А. Г. Структурная характеристика симпатического ганглия белой крысы в норме и в условиях посттравматической регенерации : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. Г. Величанская. – Н. Новгород, 2004. – 22 с.
30. Вечканова, Н. А. Особенности морфофункциональной адаптации интрамуральных ганглиев желудка ягнят при искусственном вскармливании / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина, В. А. Здоровинин // Морфология. – 2013. – Т. 144 № 5. – С. 69 – 70.
31. Вечканова, Н. А. Морфологические изменения в интрамуральных ганглиях желудка ягнят при искусственном вскармливании / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина, В. А. Здоровинин // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2013. – Т. 215. – С. 49 – 53.
32. Вечканова, Н. А. Адаптивная перестройка в интраорганный иннервации стенки многокамерного желудка при искусственном вскармливании / Н. А. Вечканова // Материалы II Всероссийской научно-практической конференции : Актуальные проблемы медико-биологических дисциплин. – Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2013. – С. 16 – 18.
33. Вечканова, Н. А. Морфологические особенности в нейроглиальной системе интрамуральных ганглиев желудка ягнят при искусственном вскармливании / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина, В. А. Здоровинин // Материалы IX международной научно-практической конференции, посвящённой 85-летию со дня рождения и памяти доктора сельскохозяйственных наук профессора, заслуженного деятеля науки Российской Федерации и Республики Мордовия Сергея Александровича Лапшина : в 2 ч. Ч.1 : Ресурсосберегающие экологически безопасные технологии производства и переработки сельскохозяйственной продукции. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2013. – С. 200 – 201.
34. Вечканова, Н. А. Постнатальный морфогенез межмышечных ганглиев желудка овец при искусственном выращивании / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина, В. А. Здоровинин // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2014. – Т. 219. – С. 79 – 83.

35. Вечканова, Н. А. Адаптационно-компенсаторная перестройка нервной ткани многокамерного желудка / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. – 2015. – № 1. – С. Публикация 2 – 5. URL : [http : //www.medtsu.tula.ru/VNMT/Bulletin/E2015-1/5092.pdf](http://www.medtsu.tula.ru/VNMT/Bulletin/E2015-1/5092.pdf) (дата обращения : 09.02.2015).
36. Вовенко, Е. П. Продольный градиент напряжения кислорода внутри капилляров коры головного мозга / Е. П. Вовенко, К. П. Иванов // Доклады Российской Академии наук. – 1997. – Т. 353. – № 1. – С. 121 – 123.
37. Вовенко, Е. П. Напряжение кислорода на артериолах коры головного мозга при спонтанном дыхании гипоксической газовой смесью / Е. П. Вовенко, И. Б. Соколов // Российский физиол. журн. – 1998. – Т. 84. – № 5 – 6. – С. 527 – 535.
38. Волкова, О. В. Нейродистрофический процесс / О. В. Волкова. – М. : Медицина, 1978. – 256 с.
39. Воробьёва, О. Б. Возрастные преобразования сократительной активности двенадцатиперстной кишки белой крысы в норме и при химической денервации : автореф. дис. ... канд. биол. наук / О. Б. Воробьёва. – Ярославль, 2005. – 22 с.
40. Вшивцева, В. В. Возрастные изменения моторных окончаний в мускулатуре пищевода овец / В. В. Вшивцева // Вопросы функциональной гистологии : учёные записки. – Саранск, 1979. – С. 50 – 54.
41. Гапеев, И. А. Развитие нервно-клеточных элементов Ауэрбаховского сплетения тонкой кишки человека / И. А. Гапеев // Вопросы морфологии периферической нервной системы. – Минск, 1963. – В. 6. – С. 116 – 133.
42. Гаркави, Л. Х. Адаптационные реакции и резистентность у организма / Л. Х. Гаркави, Е. Б. Квакина, М. А. Уколова. – Ростов на Дону: РГУ, 1990. – 243 с.
43. Гейнисман, Ю. Я. Структурные и метаболические проявления функции нейрона / Ю. Я. Гейнисман. – М. : Наука, 1974. – 207 с.
44. Голиков, С. Н. Общие механизмы токсического действия / С. Н. Голиков, И. В. Саноцкий, А. А. Тиунов. – Л. : Медицина, 1986. – 280 с.

45. Гретен, А. Г. Посттравматическая регенерация нервных связей в верхнем шейном ганглии крысы при старении / А. Г. Гретен, И. Ю. Серебрякова, А. Г. Величанская // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 33.
46. Гущина, С. В. Ультраструктурная организация ганглиозного аппарата кишечника в онтогенезе и при свинцовой интоксикации : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. В. Гущина. – Саранск, 2000. – 17 с.
47. Емелева, Т. Ф. Структурно-функциональные особенности мозжечка при стрессе : автореф. дис... канд. биол. наук / Т. Ф. Емелева. – Уфа, 2005. – 15 с.
48. Ермолин, И. Л. Морфология спинномозгового узла в норме и в условиях деафферентации у взрослой крысы : автореф. дис. ... докт. биол. наук / И. Л. Ермолин. – Саранск, 2006, – 42 с.
49. Ершова, В. П. Некоторые вопросы дифференцировки вегетативных ганглиев куриного зародыша / В. П. Ершова // Доклады АН СССР. – 1973. – Т. 213. – № 3. – С. 711 – 713.
50. Ефремов, Г. Г. Роль аксоплазмы блуждающих нервов в постнатальном структурном развитии многокамерного желудка у овец : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г. Г. Ефремов. – Казань, 1988. – 22 с.
51. Жданова, Н. Б. Некоторые морфометрические параметры структур двигательного анализатора у грызунов / Н. Б. Жданова, Т. М. Лютикова // Матер. V междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 38.
52. Жеребцов, Н. А. О некоторых результатах и задачах изучения постнатального морфогенеза нейроцитов / Н. А. Жеребцов // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм : сб. науч. тр. – Ульяновск : УСХИ, 1983. – С. 3 – 11.
53. Жеребцов, Н. А. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов домашних млекопитающих и птиц / Н. А. Жеребцов, Г. К. Жеребцова, В. В. Батраков и др. // Возрастная и экологическая морфология жи-

- вотных в условиях интенсивного животноводства : сб. науч. тр. Ульяновско-го с.-х. ин – та. – Ульяновск, 1987. – С. 24 – 35.
54. Жеребцов, Н. А. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов домашних животных / Н. А. Жеребцов // Морфология. – 2000, – № 3. – С. 46.
55. Жук, О. Н. Влияние низкоинтенсивного лазерного излучения на ультраструктуру нейронов коры большого мозга кроликов после моделирования церебральной ишемии / О. Н. Жук, Г. Т. Маслова, Н. И. Нечипуренко // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 38 – 39.
56. Журавин, И. А. Структурные изменения в сенсомоторной коре новорожденных крысят после пренатальной гипоксии / И. А. Журавин, Н. Л. Туманова, Д. О. Потапов // Эвол. биох. физиол. – 2001. – Т. 37. – № 6. С. 518 – 520.
57. Журавин, И. А. Постнатальное физиологическое развитие крыс после острой пренатальной гипоксии / И. А. Журавин, Н. М. Дубровская, Н. Л. Туманова // Рос. физиол. журнал. – 2003. – № 5. – С. 522 – 532.
58. Журавин, И. А. Формирование структурной и ультраструктурной организации стриатума в раннем постнатальном онтогенезе крыс при изменении условий их эмбрионального развития / И. А. Журавин, Н. А. Туманова, Е. В. Озирская, Д. С. Васильев, Н. М. Дубровская // Морфология. – 2005. – Т. 125. – № 2. – С. 31 – 36.
59. Журавин, И. А. Нейродегенеративные процессы в мозгу крыс, перенесших пренатальную гипоксию / И. А. Журавин, Н. Л. Туманова, Д. С. Васильев, Н. М. Дубровская // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 39 – 40.
60. Журавлёва, З. Н. Ультраструктурное исследование пластичности клеточных элементов и межклеточных взаимодействий в трансплантатах нервной ткани : автореф. дис. ... докт. биол. наук / З. Н. Журавлева. – Пушкино, 1999. – 44 с.
61. Завалишина, О. А. Развитие интрамуральных ганглиев пищеварительной трубки у зародышей кролика в условиях тиреоидиновой нагрузки материн-

- ского организма / О. А. Завалишина, Л. В. Суворова // Архив. анатом., гистол. и эмбриологии, 1977. – Т. 73. – В. 8. – С. 11 – 18.
62. Зайцева, В. Б. Некоторые вопросы дифференцировки нервных элементов двенадцатиперстной кишки овцы / В. Б. Зайцева // Труды Ставропольск. с.-х. ин – та. – Ставрополь, 1979. – Т. 3. – В. 42. – С. 93 – 95.
63. Захаров, И. В. Нервный аппарат поджелудочной железы в условиях воздействия гравитационных перегрузок / И. В. Захаров // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 42.
64. Здоровинин, В. А. Развитие интрамуральных нервных ганглиев в раннем эмбриогенезе толстой кишки крупного рогатого скота / В. А. Здоровинин, Э. В. Кизим, Л. П. Тельцов // Морфологические ведомости. – М. – Берлин, 2006. – № 1 – 2. – С. 163 – 165.
65. Здоровинин, В. А. Закономерности развития тканей толстой кишки у плодов и новорожденных телят черно-пестрой породы : автореф. дис. ... докт. вет. наук / В. А. Здоровинин. – Казань, 2007. – 41 с.
66. Зенкина, С. И. Морфофункциональные изменения в интрамуральном нервном аппарате сердца крыс после истощающей физической нагрузки : автореф. дис. ... канд. мед. наук / С. И. Зенкина. – Волгоград, 2002. – 22 с.
67. Зими́на, Т. Е. Микроморфология пищеводного жёлоба крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т. Е. Зими́на. – Саранск, 2005. – 20 с.
68. Иванов, А. В. Нервный аппарат желудка после воздействия общей вибрации, железорудной пыли и их сочетанных влияний : автореф. дис. ... канд. мед. наук / А. В. Иванов. – Симферополь, 1989. – 20 с.
69. Ильдудова, В. Н. О возрастных особенностях морфологии интрамуральных нейроцитов толстого отдела кишечника крупного рогатого скота / В. Н. Ильдудова // Новое в краевой патологии с.-х. животных и птиц : Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1986. – С. 38 – 42.

70. Ильдудова, В. Н. Возрастные особенности морфологии интрамуральных нейроцитов толстого отдела крупного рогатого скота: автореф. дис... канд. биол. наук / В. Н. Ильдудова, – Казань, 1989. – 16 с.
71. Ильин, П. А. К возрастной морфологии и гистохимии тканей органов переднего отдела пищеварительного канала крупного рогатого скота / П. А. Ильин // Материалы науч. –метод. конф. анатом., гистол. и эмбриол. с.-х. вузов. – М., 1964. - В. – С. 36 – 38.
72. Исраилов, Б. И. Состояние нервных элементов кишки стареющего организма / В. И. Исраилов // Архив анатом., гистол. и эмбриолог. – 1975. – Т. 68. – В. 2. – С. 32 – 35.
73. Калетин, В. М. Некоторые вопросы дифференцировки нервных элементов илеоцекальной области кишечника крупного рогатого скота в онтогенезе / В. М. Калетин // Труды Алтайского с.-х. института. – Барнаул, 1971. – В. 23 – Ч. 2. – С. 133 – 136.
74. Карлсон, Б. М. Регенерация / Б. М. Карлсон. – М. : Наука, 1986. – 296 с.
75. Киселёва, Р. Е. К вопросу о развитии интрамурального нервного аппарата в книжке плодов овец / Р. Е. Киселева // Ученые записки. – Саранск, 1985. – С. 162 – 167.
76. Клишов, А. А. О содержании и соотношении понятий «дифференцировка», детерминация» и «специализация» / А. А. Клишов // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1983. – В. 84. – № 3. – С. 73 – 81.
77. Кнорре, А. Г. Развитие вегетативной нервной системы в эмбриогенезе. – М. : Медицина, 1984. – 272 с.
78. Козловская, С. Г. Влияние различных пищевых рационов на содержание биогенных аминов в гипоталамусе, энергетический обмен и продолжительность жизни старых крыс / С. Г. Козловская, Ю. Г. Григоров, Т. М. Семсько // Вестник АМН СССР. – 1986. № 10. – С. 52 – 62.
79. Колесник, Ю. М. Постнатальный морфогенез вазопрессинергических нейронов паравентрикулярного ядра гипоталамуса в норме и его модификация под влиянием пренатального стресса / Ю. М. Колесник, Ю. В. Лебедь, А. В. Аб-

- рамов // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 48.
80. Колосов, Н. Г. Иннервация пищеварительного тракта человека / Н. Г. Колосов. – М. – Л., 1962. – 137 с.
 81. Колосов, Н. Г. Вегетативный узел / Н. Г. Колосов. – Л. : Наука, 1976. – 45 с.
 82. Кононский, А. И. Биохимия животных / А. И. Кононский. – М. : Колос, 1992. – 526 с.
 83. Корочкин Л. И. Дифференцировка и старение вегетативного нейрона / Л. И. Корочкин. М. – Л. : Наука, 1965. – 188 с.
 84. Корочкин, Л. И. Механизмы и факторы развития нейронов и межнейронных связей в онтогенезе / Л. И. Корочкин, С. Н. Оленев // Успехи совр. биологии. – 1966. Т. 1. – В. 4. – С. 77 – 96.
 85. Косицын, Н. С. Структурные перестройки в межнейрональных синапсах при различных режимах функционирования / Н. С. Косицын // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 49.
 86. Красота, В. Ф. Методы изучения роста / В. Ф. Красота, В. Т. Лобанов, Г. Г. Джапаридзе // Разведение с.-х. животных. – М. : Агропромиздат, 1990. – С. 91 – 102.
 87. Кругляков, П. П. Возрастные изменения вегетативных ганглиев млекопитающих животных и человека / П. П. Кругляков // Современные проблемы нейробиологии : Тез. докл. третий Междунар. симпозиум. – Саранск : Изд – во Мордовского университета, 2001. – С. 53 – 54.
 88. Куропаткин, Н. А. Материалы по возрастной морфологии интрамурального нервного аппарата слепой кишки свиньи / Н. А. Куропаткин // Диагностика, терапия и профилактика болезней с.-х. животных. – Ульяновск, 1974. – С. 196 – 169.
 89. Курская, О. В. Полидан усиливает синтетические процессы в нейронах неокортекса и гиппокампа крыс / О. В. Курская // Матер. V Междунар. конф. по

- функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 51.
90. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М. : Высшая школа, 1990. – 352 с.
91. Ледяйкина, Л. В. Нервный аппарат желудочно-кишечного тракта при опухолях / Л. В. Ледяйкина, П. И. Шелестюк, А. А. Сосунов // Вестник Мордовского университета. – Саранск, 1996. – № 4. – С. 48 – 50.
92. Леонтович, Т. А. Закономерности качественно-количественной организации нейронов подкорковых и древнейших корковых образований переднего мозга хищных : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Т. А. Леонтович. – М., 1972. – 32 с.
93. Лихачёва, Т. Л. Вегетативные рецепторные нейроны пищеварительного тракта / Т. Л. Лихачёва // Тезисы докладов биохимической конференции. – Орёл, 1981. – С. 138 – 141.
94. Лукашин, В. Г. Гетерогенность тинкториальных свойств интрамуральных нейронов тонкой кишки / В. Г. Лукашин // Цитология. – 1986. – Т. 28. – № 5. – С. 573 – 577.
95. Малашко, В. В. Морфология иннервационного аппарата тонкой кишки свиней при воздействии антибиотиков немедицинского назначения : автореф. дис. ... канд. вет. наук / В. В. Малашко. – Витебск, 1983. – 18 с.
96. Малашко, В. В. Гистологические и морфометрические методы исследования / В. В. Малашко // Учебное пособие. – Горки, 1993. – 24 с.
97. Малашко, В. В. Особенности онтогенеза нервного аппарата тонкого кишечника свиней при действии ростовых факторов : автореф. дис. ... докт. вет. наук / В. В. Малашко. – СПб., 1993. – 34 с.
98. Малашко, В. В. Структурно-функциональные изменения организации энтеральной нервной системы телят и поросят под воздействием низкоинтенсивного лазерного излучения / В. В. Малашко, В. Л. Ковалевич, С. Н. Лавушева, Д. В. Малашко // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 57 – 58.

99. Маслов, Н. В. Влияние малых доз радиации на содержание РНК в нейронах средних слоёв теменной коры головного мозга крыс / Н. В. Маслов // Журнал анатомии и гистологии. – 2012. – Т. 1. – № 2. – С. 33.
100. Мельман, Е. П. Функциональная морфология иннервации органов пищеварения / Е. П. Мельман. – М. : Медицина, 1970. – 327 с.
101. Меркулов, Г. А. Курс патогистологической техники / Г. А. Меркулов. – М. : Медицина, 1969. – 326 с.
102. Милохин, А. А. О зависимости строения нервной системы пищеварительного тракта от рода пищи у некоторых представителей карповых (CYPRLibai) / А. А. Милохин // Док. АН СССР. – 1955. – Т. 105. – № 1. – С. 182 – 184.
103. Милохин, А. А. Дальнейшие исследования по чувствительной иннервации нейронов в ганглиях Ауэрбахова сплетения млекопитающих / А. А. Милохин // Морфологические аспекты кортико-висцер. связей. – Л., 1970. – С. 16 – 27.
104. Миндубаев, Ю. Х. Вегетативная иннервация органов грудной, брюшной и тазовой полостей у домашних жвачных животных : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Ю. Х. Миндубаев. – М., 1961. – 24 с.
105. Новожилова, А. П. Нейронная теория и новые концепции строения нервной системы / А. П. Новожилова, В. П. Бабминдра // Морфология. – 1996. – Т. 110. – № 4. – С. 7 – 16.
106. Ноздрачёв, А. Д. Автономная нервная система / А. Д. Ноздрачёв, Т. Г. Абдуллин, В. Б. Зайцев, Е. В. Коледаева, А. Б. Панфилов. – Киров : Кировская гос. мед. академия, 2004. – 96 с.
107. Нужный, В. П. Токсикологическая характеристика этилового спирта, алкогольных напитков и содержащих их примесей / В. П. Нужный // Вопросы наркологии. – 1995. – № 3. – С. 65 – 74.
108. Овчинников, Д. К. Морфология кровеносных сосудов и некоторых структур желудка, тонкой и толстой кишок пушных зверей клеточного содержания : автореф. дис. ... канд. вет. наук / Д. К. Овчинников. – Омск, 2005. – 18 с.

109. Отеллин, В. А. Формирование и структурная организация барьера на наружной поверхности головного мозга / В. А. Отеллин, Д. Э. Коржевский // Морфология. – 2002. – № 6. – С. 14 – 18.
110. Перфильева, Н. П. Морфометрическое изучение межмышечного нервного сплетения желудка крупного рогатого скота в онтогенезе и их нормативные параметры / Н. П. Перфильева. – Ульяновск : УГСХА, 1997. – 27 с.
111. Перфильева, Н. П. Морфогенез межмышечного нервного сплетения желудка крупного рогатого скота в онтогенезе : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Н. П. Перфильева. – Ставрополь, 1998. – 34 с.
112. Пивнева, Т. А. Влияние кратковременной глобальной ишемии на микроглиальную и астроглиальную реакции в зоне Са1 гиппокампа песчанки / Т. А. Пивнева, О. М. Цупиков, Г. Г. Скибо // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 76.
113. Пивченко, П. Г. Структура серого вещества спинного мозга человека и экспериментальных животных / П. П. Пивченко // Здоровоохранение Белоруссии. – 1993. – № 10. – С. 56.
114. Пивченко, П. Г. Информационный анализ функциональных особенностей нейронов серого вещества спинного мозга / П. Г. Пивченко, Д. В. Ковалева // Фундаментальные проблемы морфологии : Матер. Междунар. научн. конф. БГМУ. – 2004. – С. 89 – 90.
115. Пирс, Э. Гистохимия / Э. Пирс. – М. : Иностран. литература, 1962. – 962 с.
116. Пономаренко, А. И. Развитие интрамуральных ганглиев тонкой кишки / А. И. Пономаренко // Возрастные особенности физиол. систему детей и подростков : Спб. науч. тр. – М., 1977. – Т. 2. – С. 76 – 77.
117. Порсева, В. В. Возрастные преобразования ядер спинного мозга и спинномозговых ганглиев в норме и в условиях химической деафферентации : автореф. дис. ... канд. мед. наук // В. В. Порсева. – Ярославль, 2006. – 22 с.
118. Проскуряков, С. Я. Биология окиси азота / С. Я. Проскуряков, А. Г. Коноплянников, А. И. Иванников, В. Г. Скворцов // Успехи современной биологии. – 1999. – Т. 119, – № 4. – С. 380.

119. Рачинов, И. С. Взаимодействие чувствительных нейронов и клеток-сателлитов при стимуляции регенерации нерва / И. С. Рачинов, Ю. А. Челыщев, Т. Ф. Шагидуллин // Морфология. – 2002. – Т. 122. – № 4. – С. 37 – 39.
120. Романова, Т. А. Закономерности развития стенки тонкой кишки и её эпителиальной ткани крупного рогатого скота в онтогенезе : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Т. А. Романова. – Саранск, 2010. – 44 с.
121. Романова, Т. П. Изменения соотношения в системе нейрон-глия-капилляр большого мозга гипертензивных крыс при стрессе / Т. П. Романова, Н. В. Богомолова, Г. П. Воробьева, И. А. Уварова // Матер. V междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 82.
122. Румянцева, Т. А. Влияние введения капсаицина на нейроны спинномозговых ганглиев / Т. А. Румянцева, Т. Р. Ковригина, В. И. Филимонов // Макро- и микроморфология. – Саратов, 1999. – С. 117 – 119.
123. Румянцева, Т. А. Влияние химической деафферентации на постнатальное развитие нейроцитов интрамуральных ганглиев желудка и двенадцатиперстной кишки / Т. А. Румянцева, О. Б. Воробьева // Актуальные проблемы биологии и медицины : Материал. Междунар. конф. – Астрахань, 2000. – С. 137.
124. Румянцева, Т. А. Изменения нейроцитов интрамуральных ганглиев желудка у десимпатизированной и деафферентированной белой крысы / Т. А. Румянцева // Морфология. – 2001. – Т. 120. – № 4. – С. 82 – 83.
125. Румянцева, Т. А. Возрастные преобразования морфометрических и гистохимических характеристик нейроцитов различных ганглиев у белых крыс / Т. А. Румянцева // Морфология. – 2004. – Т. 125. – № 3. – С. 40 – 45.
126. Рябиков, А. Я. Роль рецепторов книжки в рефлекторной регуляции сократительной деятельности мускулатуры желудка овец / А. Я. Рябиков // Науч. труды Омского ветеринарного института. – 1978. – Т. 35. – В. 1. – С. 52 – 56.
127. Рябиков, А. Я. Методы изучения пищеварительной функции желудка жвачных животных / А. Я. Рябиков // Биология с.-х. животных. – Омск : Омский СХИ, 1989. – 57 с.

128. Садыхова, Э. Р. Характеристика морфоцитохимических изменений в гипоталамусе и коре головного мозга в процессе перестроек пищевого режима у белых крыс : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Э. Р. Садыхова. – Баку, 1982. – 20 с.
129. Самосудова, Н. В. Нейрон-глиальные контакты в молекулярном слое мозжечка при стимуляции параллельных волокон в присутствии оксида азота (модель инсульта) / Н. В. Самосудова, В. П. Реутов, Н. П. Ларионова // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 84.
130. Саркисов, С. А. Электронная микроскопия мозга / С. А. Саркисов. – М. : Медицина, 1987. – 172 с.
131. Светлов, Н. Ф. Физиология (механика) развития / Н. Ф. Светлов. – Л. : Наука, 1978. – Т. 1. – 279 с.
132. Сгибнева, Н. В. Тинкториальные свойства нейронов сенсомоторной зоны головного мозга после γ -облучения в малых дозах на ранних и поздних этапах пострadiационного периода / Н. В. Сгибнева // Журнал анатомии и гистологии. – 2012. – Т. 1. – № 3. – С. 50 – 52.
133. Семенченко, И. И. Изменения нейронов и межнейронных связей сенсомоторной коры мозга крыс при гипокинезии и после её отмены : автореф. дис. ... канд. биол. наук / И. И. Семенченко. – М., 1984. – 22 с.
134. Семченко, В. В. Гистологическая техника / В. В. Семченко, С. А. Барашкова, В. Н. Артемьев. – Омск : Омская медицинская академия, 2006. – 152 с.
135. Скибо, Г. П. Структурная пластичность гиппокампа при экспериментальной ишемии мозга / Г. П. Скибо, Т. Н. Коваленко, И. А. Осадченко // Матер. V междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 87.
136. Смирнова, Г. В. Морфометрический анализ вегетативных ганглиев в онтогенезе: корреляции в развитии и старении симпатических и парасимпатических нейронов / Г. В. Смирнова, Г. Гуски, В. Н. Швалёв, П. П. Кругляков // Сове-

- менные проблемы нейробиологии : тез. докл. третьего междунар. симпозиума. – Саранск : Издательство Мордовского университета, 2001. – С. 70 – 71.
137. Сокуренок, Л. М. Изменения спинномозговых ганглиев крыс в условиях микромеркуриализма (электронно-микроскопическое исследование) / Л. М. Сокуренок, В. Б. Раскалей, Л. К. Горовенко // Матер. V междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 89.
138. Соловьёва, И. А. Двойная чувствительная иннервация интрамуральных ганглиев / И. А. Соловьёва // Внутриузловые межнейрональные связи и нейротканевые взаимоотношения. – Л., 1975. – С. 58 – 62.
139. Сосунов, А. А. Ультраструктурные основы развития нервного аппарата сердца / А. А. Сосунов, В. Н. Швалёв // Архив анатом., гистол. и эмбриол. – 1988. – Т. 24. – № 1. – С. 5 – 19.
140. Сосунов, А. А. Роль NO-синтазосодержащей системы и её неспецифического ингибитора (L-Name) в развитии невроза, обусловленного хроническим стрессом / А. А. Сосунов, А. В. Ховряков, Е. П. Круглякова, Н. П. Шиханов, М. А. Подрезов, В. Н. Швалёв, Д. И. Медведев, П. П. Кругляков // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 90.
141. Стельмашук, Е. В. Снижение жизнеспособности культивированных клеток-зерен мозжечка при ацидозе / Е. В. Стельмашук, Е. А. Беляева, Н. А. Андреева, Н. К. Исаев // Матер. V Междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 91.
142. Степочкин, А. А. Влияние раннего отъёма поросят на некоторые показатели морфогенеза стенки дна желудка и тощей кишки и их нервного аппарата : автореф. дис. ... канд. вет. наук / А. А. Степочкин. – М., 1988, – 14 с.
143. Тельцов, Л. П. Периодизация развития нервной ткани стенки тонкого и толстого кишечника / Л. П. Тельцов, Э. В. Кизим // Современные проблемы нейробиологии: Тез. докл. третий Междунар. симпозиум. – Саранск : издательство Мордовского университета, 2001. – С. 74 – 75.

144. Тельцов, Л. П. Адаптация и законы индивидуального развития организмов / Л. П. Тельцов, В. А. Столяров // Ресурсосберегающие экологически безопасные технологии получения сельс. продукции : Матер. V Межд. н.-пр. конф., посвященная памяти проф. С. А. Лапшина. – Саранск, 2009. – С. 443 – 453.
145. Тельцов, Л. П. Закономерности индивидуального развития человека и животных / Л. П. Тельцов, В. В. Семченко, Е. В. Зайцева // Морфология. – 2014. – Т. 145 (3). – С. 192 – 193.
146. Туманишвили, Г. Д. Дифференцировка клеток / Г. Д. Туманишвили. – Тбилиси: Мецниереба, 1977. – 223 с.
147. Туманский, В. А. Морфологические изменения в кардиореспираторных ядрах ствола мозга при осложнённых инсультах / В. А. Туманский, С. И. Тертышный // Матер. V междунар. конф. по функциональной нейроморфологии «Колосовские чтения». – М., 2006. – С. 96.
148. Углова, М. В. Дифференцировка, зрелость и старение сердечных нейроцитов человека в постнатальном онтогенезе : автореф. дис. ... докт. мед. наук / М. В. Углова. – М., 1978. – 25 с.
149. Углов, Б. А. Основы статистического анализа и математического моделирования в медико-биологических исследованиях / Б. А. Углов, Г. П. Котельников, М. В. Углова. – Самара: СГМИ, 1994. – 68 с.
150. Фатеев, М. М. Связи чувствительных нейроцитов интрамуральных ганглиев / М. М. Фатеев, А. А. Стрелков, П. М. Маслюков, В. В. Шилкин // Морфология. – 2002. – Т. 121. – № 2 – 3. – С. 153.
151. Фоканова, О. А. Возрастные преобразования центров иннервации прямой кишки в норме и в условиях химической десимпатизации и деафферентации : автореф. дис. ... канд. мед. наук / О. А. Фоканова. – Ярославль, 2006. – 20 с.
152. Фомин, Н. А. Адаптация : общебиологические и психофизиологические основы / Н. А. Фомин. – М. : Издательство теория и практика физической культуры, 2003. – 383 с.

153. Фролов, В. И. Количественная морфология парасимпатических ганглиев кошек при хроническом эндотоксикозе / В. И. Фролов // Успехи современного естествознания. – 2004. – № 3. – С. 39 – 40.
154. Хохлова, С. Н. Возрастные особенности морфологии некоторых симпатических ганглиев и нервов собаки : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. Н. Хохлова. – Саранск, 2007. – 20 с.
155. Чельшев, Ю. А. Посттравматическое выживание нейронов спинальных ганглиев при стимуляции регенерации нерва / Ю. А. Чельшев, И. С. Рагинов // Бюл. exper. биол., – 2002. – Т. 134. № 6. – С. 597 – 599.
156. Чепур, С. В. Состояние интрамурального нервного аппарата кишечника в норме и при портальной гипертензии : автореф. дис. ... канд. мед. наук / С. В. Чепур. – СПб., 1994. – 20 с.
157. Чепур, С. В. Морфофункциональная характеристика структур нервной системы в норме и закономерности их изменений при печеночной энцефалопатии : автореф. дис. ... доктор. мед. наук / С. В. Чепур. – СПб., 2003. – 42 с.
158. Чусовитина, С. В. Нитрооксидергическая иннервация пищеварительного тракта некоторых видов костных рыб : автореф. дис. ... канд. биол. наук / С. В. Чусовитина. – Владивосток, 2005. – 22 с.
159. Шакирова, Д. М. Морфофункциональное состояние чревного сплетения и печени крыс при экспериментальной патологии и методы её коррекции : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Д. М. Шакирова. – Уфа, 2004. – 19 с.
160. Швалёв, В. Н. Этапность преобразований вегетативной нервной системы в онтогенезе / В. Н. Швалев, А. А. Сосунов // Архив анатом. – 1989. – № 5. – С. 5 – 17.
161. Швалёв, В. Н. Морфологические основы иннервации сердца / В. Н. Швалёв, А. А. Сосунов, Х. Гуски. – М.: Наука, 1992. – 367 с.
162. Шведов, С. И. Морфологические аспекты иннервации желудка и кишечника пушных зверей клеточного содержания / С. И. Шведов, Д. К. Овчинников //

- Проблемы ветеринарного образования и научных исследований в агропромышленном комплексе : Сб. науч. тр. ОмГАУ. – 2004. – С. 397 – 403.
163. Шеянова, Г. М. Морфология межмышечного нервного сплетения рубца овцы / Г. М. Шеянова, О. С. Бушукина // Предупреждение болезней животных и птиц. – Саранск, 1984. – С. 140 – 145.
 164. Шилкин, В. В. Влияние введения капсаицина на нейроны спинномозговых ганглиев белой крысы / В. В. Шилкина, Т. А. Румянцева, Т. Р. Ковригина // Российские морфологические ведомости. – 1999. – № 1 – 2. – С. 167 – 168.
 165. Шульпин, Г. В. Возрастная морфология эфферентной и афферентной иннервации вегетативных ганглиев млекопитающих : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г. В. Шульпин. – Л., 1968. – 22 с.
 166. Щелкунов, С. И. Современная теория гистогенеза и проблема дифференцировки и детерминации тканей / С. И. Щелкунов // Тезисы симпозиума пленума правления Всесоюзн. науч. общ-ва анатом., гистол. и эмбриол. – Днепропетровск, 1972. – С. 44 – 45.
 167. Щелкунов, С. И. Основные принципы клеточной дифференцировки / С. И. Щелкунов. – М.: Медицина, 1977. – 255 с.
 168. Яценко, А. Д. Морфометрические и цитохимические особенности нейронов спинного мозга и спинномозговых узлов грызунов : автореф. дис. ... канд. биол. наук / А. Д. Яценко. – Томск, 2010. – 22 с.
 169. Adler, J. E. Membrane contact regulates transmitter phenotypic expression / J. E. Adler, I. B. Black // *Developmental Brain Res.* – 1986. – V. 30. – P. 237 – 241.
 170. Altman, J. Programmed cell death : the paths to suicide / J. Altman // *TINS.* – 1992. – V. 15. – № 8. – P. 278 – 281.
 171. Andersen, L. Number volume and size distribution of nucleoli in neurosecretory cell with suppressed and stimulated secretion / L. Andersen // *Acta anatom.* – 1990. – V. 137. – № 4. – P. 311 – 315.
 172. Arbuckle, J. B. Expression of tetrodotoxin-resistant sodium channels in capsaicin sensitive dorsal root ganglion neurons of adult rats / J. B. Arbuckle, R. J. Docherty // *Neurosci. Lett.* – 1995. – V. 185. – № 1. – P. 70 – 73.

173. Baluk, P. The enteric nervous system in tissue culture. II Ultrastructural studies of cell types and their relationships / P. Baluk, K. R. Jessen, M. Saffrey et. al. // *Brain Res.* – 1983. – V. 262. – № 1. – P. 47 – 57.
174. Blum, K. Ethanol ingestive behavior as a function of central neurotransmission / K. Blum, A. Briggs // *Experientia.* – 1989. – V. 45. – № 5. – P. 444 – 452.
175. Bronner-Fraser, M. Cell lineage reveals multipotency of some avian neural crest cells / M. Bronner-Fraser, S. E. Fraser // *Nature.* – 1988. – V. 335. – P. 161 – 164.
176. Bronner-Fraser, M. Environmental influences on neural crest cell migration / M. Bronner-Fraser // *J. Neurobiology.* – 1993. – V. 24. – № 2. – P. 233 – 247.
177. Chard, P. S. Capsaicin-induced neurotoxicity in cultured dorsal root ganglion neurons : involvement of calcium-activated proteases / P. S. Chard, D. Bleakman // *Neuroscience.* – 1995. – V. 65. – № 4. – P. 1099 – 1108.
178. Clarke Peter, G. H. Developmental cell death : morphological diversity and multiple mechanisms / G. H. Clarke Peter // *Anat. And Embryol.* – 1990. – V. 181. – № 3. – P. 195 – 213.
179. Clendening, B. Cell interactions regulate dendritic morphology and responses to neurotransmitters in embryonic chick sympathetic preganglionic neurons in vitro / B. Clendening, R. I. Hume // *J. Neuroscience.* – 1990. – V. 10. – № 12. – P. 3992 – 4005.
180. Dai, X. Role of neurotrophic factors in adaptational processes of the nervous system / X. Dai, N. I. Chalisova, G. N. Akoev // *Neurosci. Behav. Physiol.* – 2003. – V. 27. – № 3. – P. 207 – 211.
181. Duband, J. L. Spatial and temporal distribution of vinculin and talin in migrating avian neural crest cells and their derivatives / J. L. Duband, J. P. Thiery, // *Development.* – 1990. – V. 108. – P. 421 – 433.
182. Dussor, G. O. The effects of chemical or surgical deafferentation on H-acetylcholine release from rat spinal cord / G. O. Dussor, D. J. Jones, C. E. Hulsebosch, T. A. Edelland, C. M. Flores // *Brain. Res.* – 2005. – V. 36. – № 5. – P. 257 – 268.

183. Fellin, T. The cellular and molecular basis of peripheral nerve regenerating / T. Fellin, G. Carmignoto // *Mol. Neurobiol.* – 2004. – V. 14. – P. 67 – 116.
184. Fifkova, E. A. Possible mechanism of morfometric changes in dendritic spins induced by stimulation / E. A. Fifkova // *Cell. And Mol. Neorobiol.* – 1985. – 5. – № 1 – 2. – P. 47 – 63.
185. Fukiishi, Y. Migration of cranial neural crest cells to the pharyngeal arches and heart in rat embryos / Y. Fukiishi, G. M. Morriss-Kay // *Cell Tissue Res.* – 1992. – V. 268. – P. 1 – 8.
186. Gabella, G. Ultrastructure of the nerve plexus of the mammalian intestine : the enteric glial cells / G. Gabella // *Neuroscience.* – 1981. – V. 6. – № 3. – P. 425 – 436.
187. Gabella, G. Intramural neurons in the urinary bladder of the guinea-pig / G. Gabella // *Cell Tissue Res.* – 1990. V. 261. – P. 231 – 237.
188. Gershon, D. M. The mammalian myenteric plexus : structure and neurochemistry / D. M. Gershon // *Proc. Ynt. Union Physiol. Sci.* – Paris, 1977. – 556 p.
189. Gershon, D. M. The enteric nervous system : neurotransmitters and neuromodulators / D. M. Gershon // *Curr. Opin. Neurol. Neurosurg.* – 1990. – V. 3. – P. 515 – 522.
190. Gershon, D. M. Transient and differential expression of aspects of the catecholaminergic phenotype during development of the fetal bowel of rats and mice / D. M. Gershon, T. P. Rothman, T. H. Jon, G. N. Teitelman // *J. Neurosci.* – 1991. – V. 4. – P. 2269 – 2280.
191. Gershon, D. M. Development of the neural crest / D. M. Gershon // *J. Neurobiology.* – 1993. – V. 24. – № 2. – P. 141 – 145.
192. Gregg, A. R. Mouse models and role of nitric oxide in reproduction / A. R. Gregg // *Curr. Pharm. Des.* – 2003. – V. 9. – P. 391 – 398.
193. Hammer, R. P. Development of the brain stem reticular core : An assessment of dendritic state and configuration in the perinatal rat / R. P. Hammer, R. D. Linday, A. B. Scheibel // *Develop. Brain. Res.* – 1981. – V. 1. – P. 179 – 190.
194. Hansen J. T. Adrenal chromaffin cells as transplants in animal models of parkinson's disease / J. T. Hansen, G. Bing, M. F. D. Notter, J. H. Kordower, M. S.

- Fiandaca, D. M. Gash // *J. Electron Microscopy Technigue.* – 1989. – V. 12. – № 4. – P. 308 – 315.
195. Hansen, M. B. The enteric nervous system. I. Organisation and classification / M. B Hansen // *Pharmacol. Toxicol.* – 2003. – V. 92. – P. 105 – 113.
196. Hansen, M. B The enteric nervous system. II. Gastrointestinal functions / M. B Hansen // *Pharmacol. Toxicol.* – 2003. – V. 92. – P. 249 – 257.
197. Hansen, M. B The enteric nervous system. III. A target for pharmacological treatment / M. B Hansen // *Pharmacol. Toxicol.* – 2003. – V. 93. – P. 1 – 13.
198. Kasprzak, K. S. Reversal by nickel of inhibitory effects of some scavengers of active oxygen species upon hydroxylation of 2'-deoxyguanosine in vitro / K. S. Kasprzak, S. L. North // *Chem. Biol. Interact.* – 1992. – V. 84. – № 1. – P. 11 – 19.
199. Kluwe, W. M. Pharmacological and toxicological evaluation of orally administered pyridostigmine in dogs / W.M. Kluwe, J. G. Page, J. D. Toft // *Fundam. Appl. Toxicol.* – 1990. – V. 14. – № 1. – P. 40 – 53.
200. Komuro, T. An ultrastructural study of neurons and non - neuronal cells in the myenteric plexus of the rabbit colon / T. Komuro, P. Baluk, G. Burnstock // *Neurosci.* – 1982. – V. 7. – № 7. – P. 1797 – 1806.
201. Krotoski, D. Distribution of a putative cell surface receptor for fibronectin and laminin in the avian embryo / D. Krotoski, C. Domingo, M. Bronner-Fraser // *J. Cell Biol.* – 1986. – V. 103. – P. 1061 – 1072.
202. Le Douarin, N. M. Ontogeny of the peripheral nervous system from the neural crest and placodes. A developmental model studied on the basis of the guail-ckick chimaerasystem / N. M. Le Douarin // *Harvey Lectures.*, Alan R. Liss, Inc. – 1986. – V. 80. – P. 137 – 187.
203. Le Douarin, N. M. Cell lineage analysis in neural crest ontogeny / N. M. Le Douarin, E. Dupln // *J. Neurobiology.* – 1993. – V. 24. – № 2. – P. 146 – 161.
204. Lehnardt, S. Neurotrophic factors and their receptors in axonal regeneration and functional recovery after peripheral nerve injury / S. Lehnardt // *Mol. Neurobiol.* – 2002. – V. 27. – P. 277 – 324.

205. Levi, G. Modes of cell migration in the vertebrate embryo / G. Levi, J. L. Duband, J. P. Thiery // *International Review of Cytology*. – 1990. – V. 123. – P. 201 – 253.
206. Lolova, I. Structure of myenteric plexus in the sphincters of cat gastrointestinal tract. V. Ultrastructure on the nerve cell bodies and dendrites / I. Lolova, J. Petrov, M. Papisova // *Acta Physiol. Pharmacol. Bulg.* – 1981. – V. 6. – № 3. – P. 28 – 37.
207. Lolova, I. Ontogenesis of the myenteric Plexus in the cat gastro-intestinal sphincters. III. Synaptogenesis / I. Lolova // *Z. mikrosk. – anatom. Forsch.* – 1983. – V. 97. – № 4. – P. 597 – 614.
208. Ly, J. Large intestine digestion of pigs fed molasses / I. Ly // *M. Mollineda*. – 1983. – V. 17. – № 3. – P. 285 – 297.
209. Ma, Q. P. Colocalization of CGRP with 5-HT_{1B/1D} receptors and substance P in trigeminal ganglion neurons in rats / Q. P. Ma, R. Hill, D. Sirinath-Singhji // *Eur. J. Neurosci.* – 2001. – V. 13. – № 11. – P. 2099 – 2104.
210. Madsen, T. A role for glial cells in activity-dependent central nervous plasticity : review and hypothesis / T. Madsen // *International review of neurobiology*. – 2003. – V. 34. – P. 215 – 281.
211. Martin, S. J. Apoptosis : suicide, execution or murder / S. J. Martin // *Trends in Cell Biology*. – 1993. – V. 3. – P. 141 – 145.
212. Mense, S. A lack of in the spinal cord as a possible for occurrence of spontaneous pain / S. Mense, U. Hoheisel // *Schmerz*. – 2001. – V. 15. – № 1. – P. 19 – 25.
213. Mungrue, I. N. From molecules to mammals : what's NOS got to do with it? / I. N. Mungrue, D. S. Bredt, D. J. Stewart, M. Husain // *Acta Physiol. Scand.* – 2003. – V. 179. – P. 123 – 135.
214. Muller, C. M. A role for glial cells in activity – dependent central nervous plasticity : review and hypothesis / C. M. Muller // *International review of neurobiology*. – 1992. – V. 34. – P. 215 – 281.
215. Nagata, T. Aquantitative study on the ganglian cella in the small intestine of the dog / T. Nagata // *Med. J. Shinachu Univ.* – 1996. – V. 10. – № 1. – P. 1 – 11.
216. Nakajima, K. Immunohistochemical demonstration of choline acetyltransferase of a peripheral type in the enteric nervous system of rats / K. Nakajima, I. Tooyama,

- O. Yasuhara, Y. Aimi, H. Kimura // *J. Chem. Neuroanat.* – 2000. – V. 18. – № 1. – P. 31 – 40.
217. Newgreen, D. F. Fibronectin in early embryos : synthesis and distribution along the migration pathways of neural crest cells / D. F. Newgreen, J. P. Thiery // *Cell Tissue Res.* – 1980. – V. 211. – P. 269 – 291.
218. Paivarinta, H. Glucocorticoid – induced PNMT – immunoreactive sympathetic cells in the superior cervical ganglion of the rat / H. Paivarinta, V. M. Pickel, L. Eranko, T. H. Joh // *J. Electron Microscopy Technigue.* – 1989. – V. 12. – № 4. – P. 389 – 396.
219. Pellegrino, D Control of cardiovascular function in the icefish *chionodraco hamatus* : involvement of serotonin and nitric oxide / D. Pellegrino, R. Acierno, B. Tota // *Comp. Biochem. Physiol.* – 2003. – V. 134 A. – P. 471 – 480.
220. Perris, R. Colla – gens in avian neural crest cell development : in vivo and migration-promoting ability in vitro / R. Perris, D. Krotoski , M. Bronner-Fraser // *Development.* – 1991. – V. 113. – P. 207 – 216.
221. Rao, M. S. Cell interactions that determine sympathetic neuron transmitter phenotype and the neurokines that mediate them / M. S. Rao, S. C. Landis // *J. Neurobiology.* – 1993. – V. 24. – № 2. – P. 215 – 232.
222. Rhelps, P. Quelgues spectrs dela cutoarchitectonic ganglionnare / P. Rhelps // *Bull. Assoc. Anatom.* – 2000. – V. 59. – № 167. – P. 985 – 994.
223. Ross, S. Differentiation of embryonic chick sympathetic neurons in vivo : ultrastructure, and quantitative determinations of catecholamines and somatostatin / S. Ross, A. Fischer, K. Unsicker // *Cell Tissue Res.* – 1990. – V. 260. – P. 147 – 159.
224. Seilheimer, B. Neural cell adhesion molecule expression is regulated by Schwann cell-neuron interactions in culture / B. Seilheimer, E. Persohn, M. Schachner // *J. Cell Biol.* – 1989. – V. 108. – P. 1909 – 1915.
225. Shah, V. Nitric oxide in gastrointestinal health and disease / V. Shah, G. Lyford, G. Gores, G. Farrugia // *Gastroenterology.* – 2004. – V. 126. – P. 903 – 913.

226. Skoff, R. P. Fine structure of dendritic and axonal growth cones in embryonic chick spinal cord / R. P. Skoff, V. Hamburger // *J. Comp. Neurol.* – 1974. – V. 153. – P. 107 – 148.
227. Szentagothai, J. The structure of the autonomic interneuronal synapse / J. Szentagothai // *Acta neuroveget.* – 1994. – V. 26. – № 2 – 3. – P. 338 – 359.
228. Takahashi, T. Pathophysiological significance of neuronal nitric oxide synthase in the gastrointestinal tract / T. Takahashi // *J. Gastroenterol.* – 2003. – V. 38. – P. 421 – 430.
229. Tsigos, C. The neuroendocrinology of the stress response / C. Tsigos, G. P. Chrousos // *Stress, Gender, and Alcohol – Seeking Behavior. Research Monograph No. 29.* – 1995. – P. 125 – 139.
230. Valatx, Z. Cerveau et pensee Approche phylogénique et ontogénique / Z. Valatx // *Cah/ Ynst. cathol. lyon.* – 1998. – № 18. – P. 117 – 138.
231. Voger, K. S. Restriction of neurogenic ability during neural crest cell differentiation / K. S. Voger, M. F. Marusich, J. A. Weston // *J. Neurobiology.* – 1993. – V. 24. – № 2. – P. 162 – 171.
232. Weston, J. A. The migration and differentiation of neural crest cells / J. A. Weston // *Advan. Morphogenesis.* – 1970. – V. 8. – P. 41 – 114.
233. Williams, R.W. The control of neuron number / R. W. Williams, K. Herrup // *Annu. Rev. Neurosci. Palo Alto, Calif.* – 1988. – V. 11. – P. 423 – 453.
234. Wu, K. Transsynaptic impulse activity regulates postsynaptic density molecules in developing and adult rat superior cervical ganglion / K. Wu, I. B. Black // *Proc. Natl. Acad. : Sei. USA.* – 1988. – V. 85. – P. 6207 – 6210.
235. Yan, G. M. Diphenylhydantoin induces apoptotic cell death of cultured rat cerebellar granule neurons / G. M. Yan, R. P. Irwin, S. Z. Lin // *J. Pharmacol. Exp. Ther.* – 1993. – V. 274. – № 2. – P. 983 – 990.
236. Yomamori, T. Localization of CDF/LTF mRNA in the rat brain and USA / T. Yomamori // *Anatom. Rec.* – 1991. – V. 88. – P. 7298 – 7302.

Приложение

Таблица 1 Морфометрические показатели ганглиев межмышечного нервного сплетения рубца

Показатели	Возраст животных												
	Новорожденный период	15-суточные				2,5 месяца				4,5 месяца			
		Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Линейные параметры ганглиев (мкм)													
Расстояние между ганглиями	148,0±0,48	162,9±2,25	10	186,0±2,26*	26	257,6±1,83	58	301,9±1,72*	62	387,0±2,26	50	436,0±2,63*	44
Ширина ганглия	60,4±2,37	75,0±1,86	24	70,0±1,73	16	100,0±2,88	33	124,0±0,71*	77	136,0±2,26	36	146,9±2,62*	19
Длина ганглия	136,0±0,48	158,0±0,49	16	138,0±0,66*	2	192,9±0,84	22	205,0±0,48*	49	235,0±1,89	22	271,0±2,26*	32
Объем клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	63,9±0,48	132,9±0,48	108	116,0±0,47*	82	282,0±2,13	112	335,0±5,04*	189	373,0±1,63	32	445,0±2,29*	33
Средние клетки	258,0±4,77	352,9±0,75	37	315,0±1,11*	22	977,0±4,84	177	1142,0±7,29*	263	1409,0±14,33	44	1651,0±11,85*	45
Крупные клетки	438,0±4,80	837,9±1,17	91	906,0±1,91*	107	2023,0±10,46	142	2434,0±11,50*	168	3227,0±14,86	60	3771,0±13,86*	55
Объем ядра клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	20,0±0,30	34,5±0,33	73	36,0±0,19	80	71,0±0,36	106	66,5±0,47*	85	78,0±0,33	10	116,0±1,26*	74
Средние клетки	65,0±1,60	70,0±0,24	8	79,0±0,28	22	154,0±0,55	120	160,0±2,20	103	170,0±1,30	10	231,0±0,68*	44
Крупные клетки	70,0±2,30	133,0±0,60	90	105,0±0,52*	50	193,0±1,20	45	160,0±1,34	52	287,0±3,40	49	247,0±2,40	54
Ядерно-цитоплазматическое отношение клеток													
Мелкие клетки	0,46	0,35		0,45		0,33		0,25		0,26		0,25	
Средние клетки	0,33	0,25		0,33		0,19		0,16		0,13		0,16	
Крупные клетки	0,19	0,18		0,13		0,11		0,07		0,09		0,07	

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Нейро-глиальный индекс клеток (шт)													
Мелкие клетки	6,50±0,20	3,50±0,20	-46	2,70±0,11	-58	3,20±0,10	-9	2,40±0,11	-11	2,00±0,09	-38	2,20±0,10	-8
Средние клетки	3,20±0,22	5,00±1,02	56	4,30±0,30*	34	5,50±0,70	10	6,50±0,33*	51	6,54±0,11	19	5,90±0,20	-9
Крупные клетки	3,90±0,20	4,50±0,14	15	6,30±0,36*	62	7,60±0,24	69	8,50±0,11*	35	10,60±0,22	39	8,80±0,30*	4
Дендро-аксональные показатели крупных клеток													
Толщина аксона (мкм)	1,92±0,012	2,16±0,013	13	2,26±0,068	18	2,60±0,051	20	2,84±0,011*	26	2,89±0,051	11	2,96±0,012	4
Количество Дендритов (шт)	1,27±0,106	3,00±0,214	136	3,50±0,208*	176	5,80±0,182	93	8,00±0,152*	129	10,00±0,336	72	12,00±0,235*	50
Разветвление Дендритов (шт)	1,00±0,001	1,00±0,001	0	1,25±0,250*	25	2,00±0,152	100	2,67±0,088*	114	3,50±0,115	75	4,27±0,117*	60
Процентное содержание (%)													
Мелкие клетки	33	25		35		22		25		18		17	
Средние клетки	54	68		60		60		65		63		70	
Крупные клетки	13	7		5		18		10		19		13	
Концентрация НК на единицу площади (ус. ед.)													
Средние клетки	15,00±0,20	13,00±0,20	-13	12,00±0,25	-20	42,00±0,33	69	45,00±0,35*	73	22,00±0,22	-48	20,00±0,11	-56
Крупные клетки	69,00±0,30	75,00±0,20	9	82,00±0,10*	19	97,00±0,33	29	101,00±0,20	23	77,00±0,40	-21	63,00±0,40	-38

Примечание: * $p \leq 0,05$ по сравнению с контрольными животными

Таблица 2 Морфометрические показатели ганглиев межмышечного нервного сплетения сетки

Показатели	Возраст животных												
	Новорожденный период	15-суточные				2,5 месяца				4,5 месяца			
		Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Линейные параметры ганглиев (мкм)													
Расстояние между ганглиями	130,0±0,66	149,0±0,49	15	134,0±0,66*	3	208,0±1,34	40	148,0±0,98*	10	226,0±2,26	9	218,0±2,63*	47
Ширина ганглия	94,0±0,65	129,0±0,47	37	107,0±0,66*	14	180,0±1,71	40	139,0±0,80*	30	192,0±0,84	7	189,0±0,48	36
Длина ганглия	188,0±0,65	191,0±2,26	2	177,0±2,26*	-6	265,0±1,73	39	190,0±1,72*	7	365,0±4,60	38	364,0±2,63	92
Объём клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	166,0±0,62	194,0±1,34	17	142,0±1,34*	-15	303,0±1,09	56	199,0±1,78*	40	398,0±1,53	3	350,0±2,18*	76
Средние клетки	525,0±6,57	643,0±1,13	23	546,0±1,17*	4	1291,0±6,91	100	956,0±4,90*	75	1377,0±14,11	7	1253,0±13,07*	31
Крупные клетки	1450,0±6,57	1719,0±6,53	19	1909,0±6,33*	32	2825,0±13,53	64	3558,0±15,09*	86	3474,0±13,98	23	3648,0±12,47*	3
Объём ядра клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	51,5±1,30	49,0±0,80	-5	50,0±0,44	3	79,0±0,66	61	62,0±1,40	24	98,0±2,60	24	86,0±3,30	39
Средние клетки	104,0±2,20	102,0±1,14	-2	138,0±2,20*	33	156,0±2,60	53	175,0±2,45	27	167,0±4,20	7	189,0±2,44	8
Крупные клетки	145,0±3,30	153,0±3,12	6	340,0±4,33*	134	280,0±4,70	83	350,0±5,04*	3	345,0±1,75	23	378,0±2,50	8
Ядерно-цитоплазматическое отношение клеток													
Мелкие клетки	0,45	0,33		0,55		0,35		0,45		0,33		0,33	
Средние клетки	0,25	0,18		0,33		0,13		0,22		0,13		0,17	
Крупные клетки	0,11	0,09		0,22		0,11		0,11		0,11		0,11	

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Нейро-глиальный индекс клеток (шт.)													
Мелкие клетки	6,50±0,24	5,03±0,11	-22	4,70±0,20	-27	4,60±0,35	-9	4,00±0,22	-15	4,20±0,11	-9	4,50±0,14	13
Средние клетки	4,10±0,22	8,00±0,35	95	6,30±0,44*	54	8,60±0,24	8	7,70±0,35*	22	8,50±0,55	-1	7,90±0,20	3
Крупные клетки	4,60±0,30	8,30±0,50	80	9,70±0,40*	111	9,50±0,30	14	10,20±0,40	5	9,80±0,40	3	8,90±0,22	-13
Дендро-аксональные показатели крупных клеток													
Толщина аксона (мкм)	2,14±0,006	2,56±0,014	20	2,33±0,020*	9	2,72±0,051	6	2,61±0,032*	12	2,85±0,049	5	2,82±0,026	7
Количество дендритов (шт)	2,60±0,183	4,80±0,130	85	5,50±0,093*	111	6,80±0,200	42	7,20±0,260	31	9,00±0,303	32	9,00±0,507	25
Разветвление дендритов (шт)	1,78±0,222	1,80±0,307	1	2,50±0,093*	40	2,30±0,119	53	2,80±0,111*	12	3,00±0,152	30	2,77±0,157	-1
Процентное содержание (%)													
Мелкие клетки	10	11		18		11		22		12		12	
Средние клетки	68	70		68		60		56		66		70	
Крупные клетки	22	19		14		29		22		22		20	
Концентрация НК на единицу площади (ус. ед.)													
Средние клетки	22,00±0,35	48,00±0,33	58	18,00±0,25*	-10	20,00±0,20	-58	44,00±0,11*	-59	22,00±0,33	9	21,00±0,25	-52
Крупные клетки	83,00±0,10	90,00±0,44	8	104,00±0,20*	25	98,00±0,40	9	108,00±0,33*	4	72,00±0,11	-27	66,00±0,22	-39

Примечание: * $p \leq 0,05$ по сравнению с контрольными животными

Таблица 3 Морфометрические показатели ганглиев межмышечного нервного сплетения книжки

Показатели	Возраст животных												
	Новорожденный период	15-суточные				2,5 месяца				4,5 месяца			
		Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Линейные параметры ганглиев (мкм)													
Расстояние между ганглиями	57,5±0,30	86,0±0,29	50	112,0±0,70*	95	155,9±0,66	81	181,0±1,33*	62	191,9±0,73	23	159,0±0,66*	-12
Ширина ганглия	69,5±1,83	89,3±1,71	28	109,2±1,55*	57	134,8±4,28	51	147,3±1,11*	35	145,2±0,61	8	154,0±0,66	5
Длина ганглия	107,0±0,30	117,0±0,66	9	147,0±0,69*	37	137,3±0,65	17	156,0±1,14*	6	208,0±0,66	52	147,7±1,84*	-6
Объём клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	112,0±2,20	178,0±0,66	59	142,0±0,65*	27	323,0±1,68	81	293,0±1,55*	65	408,0±3,10	26	303,0±6,55*	3
Средние клетки	471,0±4,80	615,0±0,80	31	546,0±2,07*	16	1290,0±6,10	110	1198,0±5,75*	95	1560,9±15,09	21	1239,5±11,25*	4
Крупные клетки	1076,0±6,57	1490,0±6,02	38	1750,8±6,17*	63	2735,0±13,00	84	2953,0±15,05*	98	3875,0±14,45	42	4074,0±19,52*	38
Объём ядра клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	35,0±0,70	46,0±0,34	32	40,0±0,46	14	64,0±2,12	39	74,0±1,86	85	95,0±1,33	48	75,0±0,99	1
Средние клетки	93,0±1,20	105,0±0,66	13	94,0±0,33*	1	115,0±4,33	10	110,0±2,20	17	170,0±2,40	48	112,0±2,22*	2
Крупные клетки	110,0±2,90	132,0±1,90	20	120,0±2,24	9	230,0±4,66	74	175,0±3,30*	46	250,0±4,33	9	340,0±6,65	94
Ядерно-цитоплазматическое отношение клеток													
Мелкие клетки	0,45	0,35		0,40		0,25		0,33		0,30		0,30	
Средние клетки	0,25	0,20		0,20		0,09		0,10		0,12		0,09	
Крупные клетки	0,11	0,09		0,07		0,09		0,06		0,06		0,09	

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Нейро-глиальный индекс клеток (шт)													
Мелкие клетки	5,70±0,30	4,30±0,12	-25	4,70±0,11	-18	3,20±0,14	-26	3,30±0,11	-30	2,60±0,10	-19	2,50±0,14	-24
Средние клетки	3,50±0,11	5,46±0,22	56	5,00±0,30*	43	6,60±0,55	21	6,05±0,14*	21	7,20±0,24	9	6,50±0,20*	7
Крупные клетки	5,13±0,22	6,30±0,12	23	8,50±0,60*	66	8,40±0,35	33	10,30±0,22	21	10,20±0,40	21	9,40±0,60	-9
Дендро-аксональные показатели крупных клеток													
Толщина аксона (мкм)	1,84±0,012	2,18±0,064	18	2,29±0,014	24	2,55±0,051	17	2,68±0,013*	17	2,77±0,005	9	2,68±0,007*	0
Количество дендритов (шт)	1,60±0,189	4,00±0,186	150	4,70±0,215*	194	6,30±0,145	58	7,20±0,363*	53	10,40±0,252	65	11,50±0,257*	60
Разветвление дендритов (шт)	1,00±0,001	1,50±0,093	50	1,60±0,140	60	2,50±0,093	67	2,63±0,195	64	3,00±0,152	20	3,17±0,230	21
Процентное содержание (%)													
Мелкие клетки	10	20		18		12		10		8		15	
Средние клетки	70	64		70		68		65		66		65	
Крупные клетки	20	16		12		20		25		26		20	
Концентрация НК на единицу площади (ус. ед.)													
Средние клетки	30,00±0,11	37,00±0,10	19	16,50±0,20	-45	42,00±0,25	60	39,00±0,30*	58	21,00±0,11	-50	18,00±0,25	-54
Крупные клетки	70,00±0,30	80,00±0,22	14	98,00±0,30*	40	99,00±0,44	24	110,00±0,22	12	88,00±0,20	-11	74,00±0,30	-33

Примечание: * $p \leq 0,05$ по сравнению с контрольными животными

Таблица 4 Морфометрические показатели ганглиев межмышечного нервного сплетения сычуга

Показатели	Возраст животных												
	Новорожденный период	15-суточные				2,5 месяца				4,5 месяца			
		Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%	Контроль	В%	Опыт	В%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Линейные параметры ганглиев (мкм)													
Расстояние между ганглиями	225,0±1,40	246,0±1,34	9	215,0±1,34*	-4	362,0±1,33	47	333,0±1,32*	55	322,0±2,64	-11	251,0±1,89*	-25
Ширина ганглия	111,0±1,34	146,0±1,31	32	127,0±0,64*	14	157,0±1,34	8	144,0±1,31*	13	187,0±2,63	19	147,0±1,89*	2
Длина ганглия	218,0±1,34	230,0±1,34	6	199,0±1,29*	-9	276,0±1,32	20	254,0±1,13*	28	384,0±2,63	39	299,0±4,50*	18
Объём клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	132,8±1,37	159,0±1,00	20	129,8±0,82*	-2	265,0±1,36	67	228,0±1,53*	77	414,0±5,07	56	255,9±3,14*	12
Средние клетки	407,0±6,55	473,3±1,81	16	404,3±3,71*	-1	1038,6±5,20	120	929,0±3,33*	130	1301,7±11,53	25	837,3±4,56*	-10
Крупные клетки	874,0±4,77	1058,0±6,14	21	1252,2±3,71*	43	2073,3±11,98	96	2325,2±13,28*	86	2865,6±11,31	38	3936,7±19,38*	69
Объём ядра клеток (V, мкм ³)													
Мелкие клетки	38,0±3,10	41,5±2,20	9	40,0±1,60	5	66,0±3,20	59	57,0±2,10	43	103,0±1,56	56	67,0±2,12	18
Средние клетки	74,0±2,20	44,0±2,60	-41	101,0±2,66*	36	90,0±3,41	105	158,0±2,26*	56	111,0±3,33	23	167,0±4,22	6
Крупные клетки	80,0±3,50	80,0±4,47	0	114,0±3,22*	43	207,0±4,45	159	232,0±4,86*	104	247,0±2,40	19	350,0±3,11	51
Ядерно-цитоплазматическое отношение клеток													
Мелкие клетки	0,40	0,35		0,44		0,33		0,33		0,33		0,35	
Средние клетки	0,22	0,10		0,33		0,09		0,20		0,09		0,25	
Крупные клетки	0,10	0,08		0,10		0,11		0,11		0,09		0,09	

Продолжение таблицы 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Нейро-глиальный индекс клеток (шт)													
Мелкие клетки	3,64±0,12	3,20±0,10	-12	2,40±0,11	-34	3,30±0,20	3	2,70±0,14	13	3,00±0,22	-9	3,20±0,14	19
Средние клетки	4,50±0,11	5,70±0,55	27	4,60±0,20*	2	5,50±0,22	-4	5,00±0,22	9	5,70±0,55	4	5,50±0,33	10
Крупные клетки	7,00±0,22	7,40±0,25	6	8,30±0,44*	19	7,30±0,40	-1	7,40±0,33	-11	6,80±0,33	-7	6,50±0,14	-12
Дендро-аксональные показатели крупных клеток													
Толщина аксона (мкм)	2,54±0,012	2,69±0,064	6	2,64±0,060	4	2,76±0,011	3	2,68±0,011*	2	2,80±0,007	2	2,73±0,007*	2
Количество дендритов (шт)	2,40±0,123	4,00±0,186	67	4,60±0,207*	92	6,00±0,239	50	6,20±0,264	35	8,00±0,439	33	9,40±0,492*	52
Разветвление дендритов (шт)	1,33±0,333	1,60±0,140	20	2,40±0,090*	80	2,07±0,143	29	2,37±0,139	-1	2,50±0,177	21	2,30±0,192	-3
Процентное содержание (%)													
Мелкие клетки	11	13		23		15		28		10		17	
Средние клетки	75	70		64		70		60		61		63	
Крупные клетки	14	17		13		17		12		29		20	
Концентрация НК на единицу площади (ус. ед.)													
Средние клетки	35,00±0,20	54,00±0,22	35	14,00±0,11*	-60	20,00±0,33	-63	28,00±0,33*	14	28,00±0,35	29	16,00±0,20*	-43
Крупные клетки	82,00±0,60	95,00±0,45	16	112,00±0,30*	37	101,00±0,20	6	116,00±0,30	4	95,00±0,20	-6	89,00±0,10	-23

Примечание: * $p \leq 0,05$ по сравнению с контрольными животными

Характеристика и наставление
по применению заменителя овечьего молока
«Кольво-Старт»

ООО НПО «Голландские технологии в животноводстве»

г. Днепропетровск, ул. Краснозаводская, 24 Ж.

тел./факс: +380 562 355-163, 346-512.

E-mail: dtai@a-teleport.com

Кольво-Старт – это высококачественный заменитель цельного молока, предназначенный для замены материнского молока в случае его дефицита или полного отсутствия. Кольво-Старт приготовлен на молочной основе и легко усваивается молодым организмом животного.

Заменители молока для ягнят приготовлены с учетом чувствительности к минеральным веществам. Ягнята рождаются со слаборазвитой подкожной жировой клетчаткой, и впервые 2 недели жизни они нуждаются в большом количестве энергии для согревания организма, а так как в этом возрасте основным питанием является молоко, мы создали заменитель молока с оптимальными показателями для ягнят на самом старте жизни.

Жидкий заменитель готовят путём растворения сухого порошка в теплой воде (50–55°C) в соотношении 1:4 – 1:5. Первое кормление производят вскоре после отъёма теплым заменителем (36–38°C) из бутылочек с детскими (медицинскими) сосками.

При нормированной выпойке до 2-недельного возраста выпаивают заменитель 5 раз в сутки по 200-300 г на одного ягненка при температуре 36–38 °С. С 2-недельного возраста заменитель дают четыре раза в день по 400-500 граммов при температуре 25–30°C.

Сводная характеристика Заменителей молока для ягнят

На искусственное выращивание рекомендуется ставить ягнят из многоплодных пометов (третьего из тройни, третьего и четвертого из четверни и т.д.), а также ягнят сирот и ягнят от маломолочных и заболевших матерей.

Для выращивания на заменителях овечьего молока ягнят отнимают от матерей в возрасте 1-3 дня. Обязательным условием при этом является получение ягненком (через 20 – 30 минут после рождения) молозива матери или другой овцы.

Ягнята, не получившие молозива, имеют пониженную резистентность и если не погибают, то отстают в росте от сверстников, болеют.

Для искусственного выращивания применяют заменители молока, содержащие от 17 до 30 процентов жира. Первое кормление производят вскоре после отъёма. После 6 – 8 принудительных кормлений, когда ягнята научатся сосать через соски, их приучают к пользованию групповой сосковой поилкой. Применяют обычные, серийно выпускаемые групповые сосковые поилки для ягнят, имеющими емкость для заливания жидкого ЗОМ и расположенные вокруг этой емкости соски специального изготовления. Обязательным условием является, чтобы соски были приподняты от пола на уровне 42 – 45 см.

Высококачественные заменители молока для ягнят, изготовлены только из молочных компонентов, которые характеризуются:

- не содержат клетчатки;
- высоким уровнем лактозы;
- высоким показателем жира;
- оптимальным содержанием витаминов и минералов

Рекомендации по применению

ПОКАЗАТЕЛИ	Ед. изм.	Кольво-Старт ПРЕМИУМ	Кольво-Старт СТАНДАРТ
<i>Возраст применения</i>		<i>2-го дня</i>	<i>30-го дня</i>
Обменная энергия	МДж	17,32	15,56
Сырой протеин	%	22	21,5
Молочный протеин	%	12,8	8,6
Жир	%	21	17
Сырная клетчатка	%	0	0
Лактоза	%	34,8	39,9
Лизин	г	9,85	5,76
Метионин+цистин	г	3,83	1,47
Треонин	г	5,58	4
Трептофан	г	1,14	0,63
Кальций	г	11,29	10,53
Фосфор	г	9,17	7,8
Железо	мг	10,78	11,16
Медь	мг	7,1	4,3
Цинк	мг	5,7	4,2
Марганец	мг	1	1
Кобальт	мг	0,36	0,06
Йод	мг	0,04	0,02
Витамин А	МЕ	510	870
Витамин В1	мг	2,14	2,26
Витамин В2	мг	11	14
Витамин В3	мг	20	23
Витамин В4	мг	735	887
Витамин В5	мг	5	5
Витамин В 6	мг	3,7	2,1
Витамин В12	мкг	12,7	8,8

