

На правах рукописи

Шпыгова Валентина Михайловна

**ПОСТНАТАЛЬНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ
КРОВЕНОСНОГО РУСЛА ЖЕЛУДКА
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА**

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

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Ставрополь – 2019

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Ставропольский государственный аграрный университет» (ФГБОУ ВО «Ставропольский ГАУ»)

- Научный консультант:** доктор биологических наук, профессор
Квочко Андрей Николаевич
- Официальные оппоненты:**
- Щипакин Михаил Валентинович**,
доктор ветеринарных наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины», заведующий кафедрой анатомии животных
- Рядинская Нина Ильинична**,
доктор биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет им. А. А. Ежевского», заведующая кафедрой анатомии, физиологии и микробиологии
- Вишневская Татьяна Яковлевна**,
доктор биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет», заведующая кафедрой морфологии, физиологии и патологии
- Ведущая организация:** ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского»

Защита состоится 20 декабря 2019 г. в 10 часов 00 минут на заседании диссертационного совета Д220.062.02 на базе федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Ставропольский государственный аграрный университет» по адресу: 355017, г. Ставрополь, пер. Зоотехнический, 12.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на официальном сайте ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет» <https://www.stgau.ru>.

Автореферат разослан «___» _____ 2019 г. и размещен на сайтах: ВАК Министерства науки и высшего образования РФ <http://www.vak.minobrnauki.gov.ru> «___» _____ 2019 г.; ФГБОУ ВО «Ставропольский ГАУ» <https://www.stgau.ru> «___» _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Дьяченко Юлия Васильевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность избранной темы и степень ее разработанности. Экономическая эффективность производства молока напрямую зависит от состояния здоровья животных, которое в современных условиях тесно связано с уровнем молочной продуктивности (Н. П. Буряков с соавт., 2016).

С развитием современного животноводства в кормлении сельскохозяйственных животных используются новые технологии, что вызывает определенные адаптивные реакции, проявляющиеся изменением структуры, прежде всего, органов аппарата пищеварения.

Крупный рогатый скот относится к потребителям грубых кормов. Он низко избирателен, имеет более крупный рубец, в котором грубый клетчатковый корм дольше задерживается для более полной обработки симбионтами, и крупную книжку с большой всасывательной поверхностью листков (Р. М. Хацаева, 2015). Адаптация слизистой оболочки желудка к рационам различной структуры, смена которых связана с ростом животных, со сменой времени года и физиологического состояния, происходит в соответствии с генетической программой животного на основе взаимодействия «генотип – среда» (С. Ю. Завалишина, И. Н. Медведев, 2012). Всасывание питательных веществ в желудке в основном зависит от строения стенки, степени васкуляризации и площади соприкосновения с пищевой массой (Н. С. Шевелев, А. Г. Грушкин, 2003; G. Michel, 1978). Сосудистая система, особенно ее внутривенная часть, наиболее полно соответствует морфологии и функции органа. Тесно связанная со слизистой, она полифункциональна и оказывает интегрирующее влияние в организме (И. Н. Медведев с соавт., 2010). В связи с этим большой практический интерес представляет изучение возрастной архитектоники сосудов желудка крупного рогатого скота, для понимания процессов пищеварения в многокамерном желудке, так как в нем всасывается в кровь значительная часть питательных веществ.

Изучение закономерностей постнатального морфогенеза эпителиосоединительнотканых образований и кровеносного русла многокамерного желудка крупного рогатого скота имеет важное значение с точки зрения возрастной морфологии и физиологии пищеварения (G. V. Pellagali, 2007). Известно, что возрастная смена типа питания связана с глубокими адаптивными перестройками структур и процессов в многокамерном желудке, что существенно влияет на жизнедеятельность животного и его продуктивность.

Благодаря работам П. В. Груздева и его научной школы (1963–2007) получены фундаментальные данные по макро- и микроанатомии кровеносного русла пищеварительного канала отдельных видов домашних и диких жвачных животных.

В последнее десятилетие морфологии пищеварительного канала у крупного рогатого скота посвящены единичные работы (Н. В. Зеленевский с соавт., 2017; М. В. Щипакин с соавт., 2017), они носят фрагментарный характер, касаются отдельных возрастных периодов и не в полной мере раскрывают

закономерности структурной и адаптивной пластичности многокамерного желудка этого вида животных.

В связи с этим особый интерес в исследовании функциональной морфологии многокамерного желудка крупного рогатого скота представляет комплексное изучение закономерностей формирования взаимосвязей сосудистого русла с эпителиосоединительнотканными образованиями его слизистой оболочки, что необходимо для более глубокого понимания функционирования этого отдела пищеварительного аппарата в постнатальном онтогенезе.

Работа является частью научных исследований кафедры по изучению макро- и микроморфологии пищеварительного аппарата и его сосудистого русла домашних и диких животных в сравнительном, видовом, породном аспектах, в пре- и постнатальном онтогенезе.

Цель исследования. Изучить постнатальный морфогенез кровеносного русла желудка крупного рогатого скота.

Задачи исследования:

1. Изучить структуры и динамику формообразования слизистой оболочки многокамерного желудка на клеточном, тканевом и органном уровнях в индивидуальном развитии организмов.
2. Изучить особенности макро- и микроперестройки внеорганный артериального и венозного русла желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.
3. Описать архитектонику органного артериального и венозного русла камер желудка на макро- и микроуровне с учетом специфики оболочек органа.
4. Выявить особенности формирования гемомикроциркуляторного русла в камерах желудка крупного рогатого скота.
5. Определить локализацию клеток мезенхимального (a-SMA) происхождения и оценить их цитоархитектонику в стенке внеорганных сосудов и в эпителиосоединительнотканых образованиях слизистой оболочки желудка.

Научная новизна. Впервые представлены новые данные по макро- и микроморфологии кровеносного русла многокамерного желудка у крупного рогатого скота черно-пестрой породы в постнатальном онтогенезе. Даны научные предпосылки к обоснованию более глубокого понимания процесса всасывания в многокамерном желудке. Впервые установлено, что структурно-функциональной единицей слизистой оболочки преджелудков являются зональные микрососудисто-эпителиальные комплексы – эпителиоангионы. Выявлены органоспецифические закономерности структурно-функциональной организации гемомикроциркуляторного русла серозной, мышечной и слизистой оболочек камер желудка, а также особенности его возрастной перестройки. Установлены критические периоды в постнатальном развитии эпителиальных структур и кровеносного русла желудка крупного рогатого скота. Впервые установлено, что наибольшая пролиферативная активность клеток базального слоя эпителия отмечается у телят в возрасте до трех суток жизни

во всех исследуемых камерах желудка. Определен характер регенераторной пролиферации (по экспрессии Ki-67) эпителиоцитов слизистой оболочки камер желудка. Доказано, что рост и стабилизация структурных компонентов слизистой оболочки и кровеносного русла желудка имеют продолжительный период. Впервые определена локализация клеток мезенхимального (a-SMA) происхождения и оценена их цитоархитектоника в стенке внеорганных сосудов и эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка у крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты исследований расширяют и дополняют фундаментальные сведения по закономерностям структурной и адаптивной пластичности слизистой оболочки и кровеносного русла желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе. Полученные данные имеют общебиологическое значение для сравнительной анатомии, гистологии, физиологии, патоморфологии и патофизиологии в понимании аспектов морфогенеза и функционирования многокамерного желудка жвачных животных, а также позволяют сформулировать новые концептуальные направления и перспективные задачи в исследовании пищеварительного аппарата. Выявленные возрастные закономерности перестройки морфологических и функциональных показателей структур многокамерного желудка крупного рогатого скота могут быть использованы в практической деятельности зооветеринарных специалистов с целью влияния на процессы пищеварения, а также в качестве константных данных для оценки повреждений в этом органе пищеварительного аппарата. Представленные новые данные о пролиферативной активности (Ki-67) клеток базального слоя многослойного плоского эпителия и распределения клеток мезенхимального a-SMA происхождения в постнатальном онтогенезе могут быть использованы в практике морфологов при иммуногистохимическом исследовании аутопсийного материала тканей слизистой оболочки желудка для тестирования влияния смены рационов. Получены патент на устройство для наливки кровеносных сосудов № 2157247 от 10.10.2000 и патент на «Способ иммуногистохимического выявления антигенов в препаратах длительно хранившихся в фиксаторах» № 2627448 от 08.08.2017.

Методология и методы исследования. Методологической основой выполненных исследований является применение научно обоснованных подходов к определению морфофункционального состояния эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки и сосудистого русла желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе для оценки возможных повреждений в этом органе и тестирования рационов по различным половозрастным группам животных. Научные данные получены с использованием анатомических, гистологических, иммуногистохимических, морфометрических методов, а также компьютерной микротомографии и вариационной статистики. Особенностью работы является получение фундаментальных сведений по закономерностям структурной и адаптивной пластичности сли-

зистой оболочки и кровеносного русла желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Структура и динамика формообразования слизистой оболочки многокамерного желудка на клеточном, тканевом и органном уровнях в постнатальном онтогенезе обусловлены сменой типа питания крупного рогатого скота.
2. Изменения параметров внеорганный и органный артериальный и венозный русла желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе зависят от типа сосудов, возраста и морфологической перестройки его камер.
3. Структурно-функциональной единицей слизистой оболочки преджелудков являются зональные микрососудисто-эпителиальные комплексы – эпителиоангионы, наиболее развитые в рубце.
4. Изменение звеньев гемомикроциркуляторного русла и их параметров обусловлено особенностями камер желудка и архитектоникой стенки органа.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность проведенных исследований подтверждена данными, полученными на большом фактическом материале, с применением анатомических, гистологических, иммуногистохимических, морфометрических методов, а также компьютерной микротомографии и вариационной статистики на сертифицированном оборудовании.

Результаты научных исследований вошли в отчеты по научно-исследовательской работе ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет» за 1996–2018 годы. Основные положения диссертации были доложены, обсуждены и получили положительную оценку: на научно-практических конференциях профессорско-преподавательского состава ФГБОУ ВО «Ставропольский ГАУ» (1996–2019 гг.); на III, IV, X, XI, XII и XIV Конгрессах Международной Ассоциации Морфологов (г. Тверь, 1996; г. Нижний Новгород, 1998; г. Ярославль, 2010; г. Самара, 2012; г. Тюмень, 2014; г. Астрахань, 2018); на Международной конференции ветеринарных морфологов «Актуальные вопросы видовой и возрастной морфологии животных и пути совершенствования преподавания морфологических дисциплин» (г. Улан-Удэ, 1998); на Международной конференции «Актуальные проблемы ветеринарной медицины», посвященной 60-летию факультета ветеринарной медицины Ульяновской ГСХА (г. Ульяновск, 2003); на Международной конференции «Актуальные проблемы биологии и ветеринарной медицины мелких домашних животных», посвященной 80-летию кафедры анатомии и гистологии с.-х. животных и 110-летию со дня рождения профессора Н. И. Акаевского (г. Троицк, 2009); на Международной конференции «Механизмы и закономерности индивидуального развития организма млекопитающих», посвященной памяти профессора Э. Ф. Ложкина (Караваево, 2013); на 19-й Международной научно-методической конференции

по патологической анатомии животных «Актуальные вопросы патологии, морфологии и терапии животных» (г. Ставрополь, 2018); на Международной научно-практической конференции «Современные проблемы радиобиологии, агроэкологии, клинической и экспериментальной ветеринарной хирургии», посвященной 90-летию со дня рождения академика РАСХН, А. Д. Белова (Москва, 2018); на Саратовском форуме ветеринарной медицины и продовольственной безопасности РФ, посвященном 100-летию факультета ветеринарной медицины, пищевых и биотехнологий ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ им. Н. И. Вавилова» (г. Саратов, 2018); на Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы видовой и возрастной морфологии» с международным участием, посвященной 100-летию профессора К. А. Васильева (г. Улан-Удэ, 2018).

Материалы диссертации вошли в методические рекомендации: «Морфологическая и иммуногистохимическая оценка эпителия и кровеносных сосудов слизистой оболочки преджелудков крупного рогатого скота», утвержденные на заседании секции зоотехнии и ветеринарии Отделения сельскохозяйственных наук РАН по направлению фармакология и терапия (протокол № 2 от 10 июля 2018 г.); «Комплексное исследование слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота», утвержденные комиссией научно-технического совета секции животноводства министерства сельского хозяйства Ставропольского края (протокол № 1 от 14 мая 2018 г.)

Материалы исследований используются в учебном процессе и научных исследованиях в ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Алтайский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Башкирский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Брянский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», УО «Витебская ордена «Знак почета» государственная академия ветеринарной медицины» Республики Беларусь, ФГБОУ ВО «Воронежский государственный аграрный университет им. Императора Петра I», ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный аграрный университет им. М. М. Джамбулатова», ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет им. А. А. Ежевского», ФГБОУ ВО «Казанская государственная академия ветеринарной медицины имени Н. Э. Баумана», ФГБОУ ВО «Костромская государственная сельскохозяйственная академия», ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет», ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского», ФГОУ ВО «Кубанский государственный аграрный университет имени И. Т. Трубилина», ФГБОУ ВО «Самарская государственная сельскохозяйственная академия», ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины», ФГБОУ ВО «Саратовский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарева», ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет им. П. А. Столыпина», ФГБОУ ВО «Оренбургский госу-

дарственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет имени Н. В. Парахина», ФГБОУ ВО «Пермский государственный аграрно-технологический университет имени академика Н. Д. Прянишникова». Данные научных исследований использованы зооветеринарными специалистами ОАО «Урожайное» Ставропольского края и ИП глава КФХ Ильченко Юрий Васильевич Краснодарского края.

Личный вклад соискателя. Автором определены научная проблема, цель, задачи и модель исследования. Лично проведены экспериментальные исследования с использованием анатомических, гистологических, иммуногистохимических, морфометрических и статистических методов, а также при личном участии компьютерной микротомографии по изучению постнатального морфогенеза кровеносного русла желудка крупного рогатого скота. Осуществлен анализ, обобщение результатов и формулирование выводов. Доля участия соискателя при выполнении диссертации составляет 95 %.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 50 научных работ, в том числе 17 статей в периодических изданиях, включенных в Перечень Российских рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций («Труды Кубанского государственного аграрного университета», «Известия Оренбургского государственного аграрного университета», «Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана», «Вестник АПК Ставрополья», «Морфология», «Известия Международной академии аграрного образования», «Международный вестник ветеринарии», «Вестник КрасГАУ», «Иппология и ветеринария»). Три статьи опубликованы в журналах, индексируемых в международной информационно-аналитической системе научного цитирования (Web of Science, Scopus), 25 научных работ – в трудах и материалах российских и международных конференций, съездов и конгрессов. Получены 2 патента на изобретения РФ. Изданы 1 монография и 2 методические рекомендации.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 374 страницах компьютерного текста и состоит из введения, обзора литературы, собственных исследований, заключения и списка литературы. Работа иллюстрирована 33 таблицами и 183 рисунками. Список литературы содержит 485 источников, в том числе 155 зарубежных.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе представлен анализ научной литературы, посвященной морфогенезу слизистой оболочки желудка жвачных животных, особенностям пролиферативного потенциала клеток многослойного плоского эпителия млекопитающих, особенностям типов и вариантов ветвления и слияния внеорганных артерий и вен желудка жвачных животных, видовым и возрастным особенностям микроструктуры стенки артерий и вен млекопитающих, особенностям

формирования внутрисстеночных сосудов мышечного типа и микроциркуляторного русла желудочно-кишечного тракта млекопитающих.

2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Материал и методы исследования

Исследования проведены с 1996 по 2018 год на кафедре паразитологии и ветсанэкспертизы, анатомии и патанатомии им. профессора С. Н. Никольского и в Научно-диагностическом и лечебно-ветеринарном центре ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет», а также в промышленных комплексах и фермерских хозяйствах Ставропольского и Краснодарского краев.

Выбор возрастных групп для исследования проводили в соответствии с постнатальной периодизацией крупного рогатого скота (Л. П. Тельцов, 2000; Л. П. Тельцов, В. А. Здоровинин, 2005; Л. П. Тельцов с соавт., 2007, 2008; В. В. Семченко с соавт., 2013).

Исследовано 310 органокомплексов, взятых от животных семи возрастных групп. Каждая возрастная группа включала самцов и самок крупного рогатого скота черно-пестрой породы (таблица 1).

Таблица 1 – Объекты исследования

Этапы развития	Возраст	Количество животных	
		Самцы	Самки
Новорожденность	1 сутки	40	10
	3 суток	40	10
	7 суток	40	10
Молочный	30 суток	10	10
Переходный	3 месяца	10	10
	6 месяцев	20	10
Завершающий этап полового созревания	18 месяцев	20	10
Истинная зрелость	3–5 лет	–	30
Геронтологический	8–10 лет	–	30
Всего		180	130

Убой телят в возрасте от 1 суток до 3 месяцев проводили с научно-производственной целью в условиях боенских пунктов предприятий и хо-

зйств. Убой животных более старших возрастных групп проводили с целью получения продукции скотоводства. Все манипуляции по отбору экспериментального материала проведены с соблюдением директивы 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22 сентября 2010 года по охране животных, используемых в научных целях.

В работе были использованы методы: морфометрия структурных образований слизистой оболочки желудка; препарирование и измерение параметров артерий и вен; инъекция сосудов и расслоение стенки желудка; просветление; приготовление тотальных препаратов; гистологические исследования стенок желудка, артерий и вен; иммуногистохимические исследования стенок желудка, артерий и вен; микрокомпьютернотомографическое исследование эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка.

Для изучения послойного расположения сосудов внутри стенки желудка использовали способ приготовления гистологического препарата сосудистой сети желудочно-кишечного тракта (П. В. Груздев, Г. Н. Губанова, В. М. Шпыгова, 1987). Наливку сосудов осуществляли по предложенному нами способу (пат. № 2157247 от 10.10.2000). Затем препараты помещали в сканер «HP Scanjet 3800» для получения растровых изображений или фотографировали при разных увеличениях: 2х6, 10х4, 10х8.

Морфологические признаки сосудов мышечного типа и их анастомозов изучали с применением классификации профессора С. Н. Касаткина (1960). Морфологические признаки сосудов микроциркуляторного русла изучали с учетом рекомендаций В. В. Куприянова (1975, 1976), А. М. Чернуха, П. Н. Александрова и О. В. Алексеева (1975), Г. И. Мчедлишвили (1989), Н. Е. Чернеховской с соавт. (2013).

Для оценки пропускной способности сосудов вычисляли индекс Керногана (ИК), который представляет собой отношение толщины средней оболочки к внутреннему радиусу просвета сосуда.

Для гистологических, иммуногистохимических исследований фиксацию материала размером 1х1х0,3 см проводили в 10 % забуференном нейтральном формалине в течение 24 часов, обезживали, просветляли и заливали в парафин. Изготавливали гистологические срезы толщиной 4–5 мкм, которые окрашивали гематоксилином и эозином методами Ван Гизона, Вейгерта, Маллори.

Для определения морфометрических параметров внеорганных сосудов многокамерного желудка, таких как диаметр сосуда, толщина его стенки и оболочек, выполняли по 30 измерений для каждого возраста при увеличении $\times 40$, $\times 80$ и $\times 100$. Цито- и кариометрические параметры (площадь ядер, цитоплазмы и их соотношение) для миоцитов меди внеорганных сосудов проводили с учетом рекомендаций К. Ташке (1980) и Г. Г. Автандилова (1990).

Имуногистохимические исследования проводили в патологоанатомическом отделении ГБУ здравоохранения Ставропольского края «Ставропольский краевой клинический онкологический диспансер».

Использовали моноклональные мышинные антитела (Dako, Дания) к маркеру пролиферирующих клеток Ki-67 (клон MIB-1) и моноклональные мышинные антитела к α -Actin-Smooth Muscle (клон NHF35) (Dako, Дания). В качестве детекционной системы использовали набор реагентов Бонд на основе Полимера Bond Polymer Refine Detection (DS9800) (Leica Biosystems, Великобритания). Если фиксация материала в 10 % формалине превышала 48 часов, применяли предложенный нами способ (пат. РФ № 2627448 от 05.08.2017).

В 10 полях зрения подсчитывали количество Ki-67⁺ клеток при увеличении $\times 400$. Пролиферативную активность клеток определяли, вычисляя индекс Ki-67 как отношение количества иммунопозитивных к Ki-67 ядер в поле зрения микроскопа к общему количеству подсчитанных ядер согласно рекомендациям И. И. Бабыченко и В. А. Ковязина (2008).

Все гистологические и иммуногистохимические исследования препаратов проведены с помощью светового микроскопа OLYMPUS-BX 43 (Япония) и фотоаппарата OLYMPUS C 300 (Япония).

Исследования с использованием рентгеновского микротомографа Skyscan 1176 (Bruker, Бельгия) проводили в межкафедральной научно-образовательной лаборатории экспериментальной иммуноморфологии, иммунопатологии и иммунобиотехнологии института живых систем ФГАУ ВО «Северо-Кавказский федеральный университет».

Рентгеноконтрастирование исследуемого материала, предварительно фиксированного в 10 % растворе забуференного нейтрального формалина, обезвоженного в спиртах восходящей концентрации, проводили в 1 % спиртовом растворе J₂ в течение 24 часов. Сканирование осуществляли в программе «Skyscan 1176», реконструировали в программе «Nrecon» (1.7.4.2, Bruker-microCT, Бельгия). Ориентацию в пространстве (x, y, z) и выделение отдельных областей реконструированных материалов проводили в программе «DataViewer» (1.5.6.2, Bruker-microCT, Бельгия). МикроКТ изображения описывали с учетом градации серого цвета от 0 до 255 единиц. Визуализацию и анализ данных проводили в программе «CT-analyser» (1.18.4.0, Bruker-microCT, Бельгия). 3D-визуализацию полученных результатов – в программе «CTvox» (3.3.0r1403, Bruker-microCT, Бельгия).

Статистическую обработку морфометрических данных осуществляли с применением однофакторного дисперсионного анализа в программе «Primer of Biostatistics 4.03» для Windows, достоверными считали при $p < 0,05$.

2.2. Результаты исследований и их анализ

В разделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научных статьях самостоятельно и в соавторстве, которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

2.2.1. Постнатальный морфогенез слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота

2.2.1.1. Динамика морфометрических параметров эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка

Рубец. У телят в суточном возрасте все сформированные сосочки узкие, между ними наблюдается большое количество бугорков – формирующихся сосочков. Расстояние между ними колеблется от 50 до 80 мкм. Высота сосочков максимальна в краниальном мешке и превышает таковую в других отделах на 55,6 %. С возрастом происходит увеличение разнообразия видов сосочков, преобладают их широкие формы, увеличивается высота, в краниальном мешке – в 12,8 раза, густота расположения сосочков достоверно снижается на 12,24 %.

Сетка. У животных суточного возраста в сетке встречаются ячейки от трех- до восьмигранной формы. Наибольшее количество ячеек шестигранной формы – 38,0 %. Доля пятигранных ячеек составляет 36,6, семигранных – 13,8 %. На трех-, четырех- и восьмигранные ячейки приходится 11,7 %. С возрастом общее количество ячеек увеличивается в 4,02 раза, высота ячеек первого и второго порядков возрастает в 3,94 и 3,87 раза соответственно.

Книжка. У телят суточного возраста книжка имеет 12–13 книжковых ниш. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте было 36,2:15,2:2,7:1. С возрастом количество книжковых ниш увеличивается в 1,9–2,0 раза. Формирование новых книжковых ниш происходит за счет недифференцированных листочков, расположенных вблизи желоба книжки. Длина больших, средних, малых листочков увеличивается у основания пропорционально росту органа. Самые малые формируются до трехмесячного возраста. Темпы роста листочков не одинаковы и сохраняются до восемнадцати месяцев. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками у взрослых животных по высоте составляет 34,9:15,0:7,4:1.

Сычуг. У телят суточного возраста показатели длины больших, средних и малых складок соотносятся как 1,6:1,12:1. Показатели высоты больших, средних и малых складок соотносятся как 3,7:2,0:1. Высота больших складок по отношению к средним и средних по отношению к малым больше в 1,84 и в 2,01 раза. С возрастом увеличивается количество больших складок в 1,76, средних – в 1,81 и малых – 1,66 раза. Наибольший прирост их отмечается с трех до шести месяцев и составляет 20,87 %. К восемнадцатимесячному возрасту поперечных складок становится больше на 14,43 %, что связано с развитием подслизистой основы и собственной пластинки слизистой оболочки. Таким образом, у крупного рогатого скота черно-пестрой породы эпителиосоединительнотканые образования желудка претерпевают морфометрические изменения длины и высоты от рождения до восемнадцати месяцев.

2.2.1.2. Динамика морфометрических параметров эпителия слизистой оболочки преджелудков

Рубец. У телят суточного возраста в многослойном плоском неороговевающем эпителии, покрывающем сосочки рубца, четко просматриваются три слоя клеток: базальный, шиповатый и поверхностный слой плоских клеток с тонкими длинными «палочковидными» ядрами.

Отношение толщины эпителия над областью расположения соединительнотканых сосочков к толщине эпителиального пласта в межсосочковой зоне играет особую роль при оценке функционального состояния многослойного плоского эпителия. Оно уменьшается в два раза с 81,42 у новорожденных до 40,49 % у взрослых животных (лактующих коров). Это соотношение определено для широких форм сосочков (листовидные, полуовальные, двух- и трехраздельные). Толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно увеличивается с рождения до шестимесячного возраста и с восемнадцатимесячного возраста до трех – пяти лет. У телят мышечная пластинка слизистой оболочки заходит в сосочки, гладкомышечные клетки распределяются в большем количестве у основания сосочков, у коров гладкомышечные клетки больше находятся в центральной части сосочков, у основания сосочков просматриваются единичные клетки. Сосуды в собственной пластинке слизистой оболочки являются преимущественно капиллярами с диаметром от 5 до 8 мкм.

Сетка. У телят суточного возраста эпителиосоединительнотканые образования – складки, образуют ячейки первого – третьего порядков. В складках ячеек первого порядка между эпителиальными слоями располагаются 10–13 слоев гладкомышечных клеток, представляющих собой мышечную пластинку слизистой оболочки. Между ними просматриваются прослойки рыхлой соединительной ткани, которая окружает сосуды и вдается в базальную мембрану многослойного плоского эпителия, образуя сосочки собственной пластинки слизистой оболочки. В складках ячеек второго порядка слоев гладкомышечных клеток насчитывается в два раза меньше – 5–6. Они распределены по всей высоте складки неравномерно: их больше ближе к свободному краю складки и меньше ближе к ее основанию. Отношение толщины эпителия над сосочками собственной пластики слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых пространств в этой возрастной группе минимально и составляет 41,64 %. С возрастом оно увеличивается до 68,39 %, так как увеличивается толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки, а толщина эпителиальных гребней уменьшается.

Книжка. У телят суточного возраста большие листочки хорошо развиты. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки в 1,92 раза меньше, чем толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон. Поверхностный слой многослойного плоского эпителия в этот возрастной период достоверно имеет наибольшую толщину. Мышечная пластинка слизистой оболочки двухслойная, в области сетково-книжкового отверстия и по большой кривизне книжки у основания в листочки заходит тонкий цир-

кулярный слой мышечной оболочки, благодаря этому, как известно, листочки книжки обладают способностью перетирать корм. Подслизистая основа очень хорошо развита, так как в ней проходят крупные продольные кровеносные сосуды. У новорожденных животных трех- и семисуточного возраста толщина поверхностного эпителиального слоя была достоверно ниже на 7,04 и 11,75 %.

С возрастом толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки достоверно не изменяется. Толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно уменьшается только до трехмесячного возраста, а потом остается стабильной. Отношение толщины эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых зон в течение жизни уменьшается от 1:1,92 до 1:1,37. В подслизистой основе и собственной пластинке слизистой оболочки увеличивается количество коллагеновых волокон. Толщина поверхностного слоя, который уже к месячному возрасту имеет ороговевшие клетки, достоверно уменьшается и в последующие возрастные периоды остается стабильной.

2.2.1.3. Микротомографические параметры эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки преджелудков в постнатальном онтогенезе

Рубец. В результате микротомографического исследования у телят суточного возраста установлено, что наибольшая плотность периферического слоя отмечается у основания сосочка, она уменьшается по направлению к верхушке. К месячному возрасту периферия сосочков в области верхушки становится плотнее. У телят в трехмесячном возрасте хорошо визуализируются края сосочков от их основания до верхушки. К восемнадцатимесячному возрасту сосочки имеют четко ограниченные края с высокой рентгенплотностью. Центральная часть сосочка визуализируется с рентгенплотностью примерно в два раза меньшей, чем его периферическая в единицах градации серого цвета. Зоны наибольшей плотности располагаются по периферии сосочков во всех его частях от основания к верхушке. Кроме того, от основания к верхушке нарастает рентгенплотность периферического слоя, которым является многослойный плоский ороговевающий эпителий. Различные участки периферического слоя сосочка имеют разную толщину в графическом выражении, что мы связываем с различной толщиной эпителия, и особенно его рогового слоя.

На поперечном срезе сосочков и при исследовании их поверхности выявлены расширения и сужения, напоминающие четки. Толщина сосочков в узкой области достоверно меньше значения этого параметра в широкой области на 36,5%.

У животных в возрасте от трех до пяти лет центральная часть сосочков визуализируется с меньшей рентгенплотностью, чем его периферическая, примерно в 3 раза. Кроме того, она неоднородна по исследуемому параметру

и имеет зоны с очень низкой плотностью как в центре сосочка, так и под эпителием. Такая градация серого цвета, вероятно, связана с тем, что в рыхлой соединительной ткани центральной части сосочков и в их подэпителиальных зонах располагаются пустоты, которые, вероятно, являются фрагментами кровеносных сосудов. Толщина сосочков в узкой области достоверно меньше значения этого параметра в широкой области на 28,95 %. По сравнению с предыдущей возрастной группой достоверно изменилась только толщина сосочков в узкой области – увеличилась на 29,1 %.

Сетка. У телят в возрасте 1 суток микротомографически складки ячеек различного порядка хорошо визуализируются. Их поверхность имеет гребни. Края складок имеют четкие границы с темным полем, что объясняется большей рентгеноконтрастностью эпителия сетки, чем рубца, и, возможно, связано с его большей толщиной. Ближе к свободному краю складок первого и второго порядков их центральная часть имеет большую рентгеноконтрастность, чем периферическая. Ближе к основанию складки становятся шире, отмечается их резко неоднородная рентгеноконтрастность, характеризующаяся большими интервалами между максимальными и минимальными значениями. Рентгеноконтрастность поверхностного слоя складок у основания и ближе к свободному краю примерно одинакова.

Рентгеноконтрастность периферического слоя увеличивается к месячному возрасту, а затем остается относительно стабильной.

С возрастом гребни на поверхности складок становятся рельефнее. У взрослых животных трех – пяти лет и старше гребни складок ячеек хорошо визуализируются. Они формируют видимые выпячивания на поверхности складки, которые способны накапливать большое количество рентгеноконтрастного агента. Структуры сосочков дна сетки также накапливают большое количество рентгеноконтрастного вещества.

На поперечном срезе складок просматривается резкая рентгеноконтрастная неоднородность по периферии и в центре складки. Таким образом, подтверждены данные гистологических исследований о неравномерном распределении гладкомышечных клеток мышечной пластинки слизистой оболочки складок ячеек первого – третьего порядков и о наличии более толстого эпителиального слоя в сетке, чем в рубце, что мы связываем с ее колибровочно-сортировочной функцией.

Книжка. У животных в возрасте 1 суток все компоненты книжковых ниш сформированы. Края листочков хорошо визуализируются. Распределение градаций серого цвета в поперечном сечении большого листочка книжки свидетельствует о колебании рентгенплотности стенки от 120 до 210 единиц. В среднем листочке значение этого показателя изменяется от 90 до 150, в малом – от 60 до 120 единиц. Самые малые листочки представлены грядой сросшихся и не сросшихся своими основаниями сосочков, поэтому на изображении микроКТ они имеют различную величину. В целом кривая, отражающая распределение градаций серого цвета в листочках различного уровня ближе к их основанию, представляет собой часто сменяющиеся верхние и нижние

пики от 70 до 180 единиц, отражающие имеющуюся неоднородность морфологических структур между эпителиальными слоями. К месячному возрасту рентгенплотность по периферии листочков усиливается, что мы связываем с ороговением многослойного плоского эпителия листочков в связи с приемом грубого корма. Края листочков становятся более рентгеноконтрастными.

К трехмесячному возрасту и в последующие возрастные периоды усиливается рентгеноконтрастность сосочков на поверхности листочков книжки. В пространстве листочков между эпителиальными слоями неоднородность морфологических структур проявляется в виде кривой, характеризующейся наличием трех вершин. Таким образом, подтверждены данные гистологических исследований о наличии трех слоев гладкомышечных клеток в листочках и неравномерном их распределении вблизи сетково-книжкового отверстия.

2.2.1.4. Динамика пролиферативного потенциала клеток эпителия слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота

В результате исследования было установлено, что у телят в возрасте 1 суток экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия сосочков рубца имеет наибольшее значение индекса. У телят в возрасте 3 суток индекс Ki-67 меньше на 27,2 % по сравнению с предыдущим возрастом. В 7-суточном возрасте индекс Ki-67 меньше на 20,9 % по отношению к предыдущей возрастной группе. Значения митотического индекса ниже индекса Ki-67 на 10,4 и на 12,5 % в трех- и семисуточном возрасте соответственно, что, возможно, связано с неполным выявлением клеток в фазы цикла G₁, S, и G₂. К тридцатисуточному возрасту митотический индекс увеличивается на 4,5, а затем уменьшается у животных в трехмесячном возрасте на 14,1, в шесть месяцев – на 18,61, к восемнадцати месяцам – на 35,9, в последующие возрастные периоды остается стабильным – 15,3–15,6 %.

Экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия складок ячеек сетки у телят в возрасте 1 и 3 суток имеет максимальные значения. У телят в возрасте 7 суток значение этого показателя достоверно ниже на 54,9 %. Значения митотического индекса ниже индекса Ki-67 на 7,6; 6,7 и 2,1 %. Митотический индекс остается стабильным до трехмесячного возраста. У животных в шестимесячном возрасте он ниже на 13,6, у восемнадцатимесячных животных – на 38,6, в последующие возрастные периоды остается стабильным – 14,4–14,8 %.

Экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия листочков книжки у телят в возрасте 1 и 3 суток достоверно не отличается. У телят в возрасте 7 суток значение этого показателя достоверно выше в 1,81 раза. Значения митотического индекса ниже на 1,3; 0,7 и 2,7 % соответственно индекса Ki-67. Он остается стабильным до шестимесячного возраста. У животных в восемнадцать месяцев отмечается его достоверное снижение на 3,0, а в более старших возрастных группах он остается стабильным – 13,1–13,7 %.

Наибольшая пролиферативная активность клеток многослойного плоского эпителия желудка регистрируется у телят в первые сутки в рубце и сетке, а в книжке этот показатель имеет минимальные значения.

Таким образом, эпителиосоединительнотканые образования слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота динамично развиваются в течение исследуемого периода с различными темпами и заканчивают свое формирование преимущественно к восемнадцати месяцам жизни животного.

2.2.2. Постнатальный морфогенез внеорганных артерий и вен желудка крупного рогатого скота

2.2.2.1. Особенности ветвления внеорганных артерий желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе

Как известно, основными источниками артериальной васкуляризации желудка крупного рогатого скота являются чревная артерия и ее сосуды.

Основными ветвями чревной артерии мы считаем печеночную, общий ствол правой рубцовой и селезеночной артерий, левую рубцовую, левую желудочную артерии.

В анатомических руководствах и в работах большинства авторов селезеночная и правая рубцовая артерии описаны отдельно, как самостоятельно выходящие из чревной артерии. Общим стволом мы именуем участок сосуда, отходящий от чревной до ответвления селезеночной артерии.

У новорожденных животных и у телят до 30 суток нами были выявлены два варианта ветвления чревной артерии. В 57 случаях из 105 (54,3 %) после отхождения печеночной артерии и общего ствола селезеночной и правой рубцовой артерий она делилась на левую желудочную и левую рубцовую артерии, от последней отходила сеткорубцовая артерия. В 48 случаях из 105 (45,7 %), отдав печеночную артерию, она делилась на общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, левую желудочную и левую рубцовую артерии. Сеткорубцовая артерия брала свое начало из левой рубцовой артерии.

Кроме того, у телят с рождения и до тридцати суток отмечено отхождение внутристеночных сосудов по дорсальной кривизне книжки от левой желудочной артерии под тупым углом, а у животных более старших возрастов под острым углом, что позволяет предположить особую роль анастомоза между левой желудочной и левой желудочносальниковой артерией в перераспределении крови в этот период жизни.

У животных более старших возрастных групп начиная с трехмесячного возраста нами были выявлены четыре наиболее часто встречающихся варианта ветвления чревной артерии. Кроме вариантов были описаны два типа ветвления чревной артерии и выявлена их частота встречаемости: смешанный в 108 случаях из 210 (51,4 %), рассыпной в 102 случаях из 210 (48,6 %).

Увеличение диаметров сосудов, образующих бассейн общего ствола селезеночной и правой рубцовой артерий, составляет: левой дорсальной венечной – в 9,82, левой вентральной венечной – в 9,50, правой вентральной венечной – в 9,50.

ной артерии – в 9,23, правой дорсальной венечной артерии – в 8,98, правой рубцовой – в 5,26, селезеночной – в 3,16 раза. Диаметр левой рубцовой артерии увеличился в 5,02, сеткорубцовой – в 4,08, печеночной – в 3,03 раза. Диаметр сосудов, образующих бассейн левой желудочной артерии, увеличился в 2,32 раза. Диаметр ветвей печеночной артерии: правой желудочной и правой желудочносальниковой увеличился в 1,99 и 2,0 раза.

2.2.2.2. Особенности слияния внеорганных вен желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе

Во внеорганных венах желудка, участвующих в образовании желудочно-селезеночной и воротной вен, выявлено два варианта слияния. В 86 случаях из 105 (81,9 %) правая желудочносальниковая вена, приняв краниальную поджелудочнодвенадцатиперстную вену, переходила в желудочнодвенадцатиперстную вену, которая постоянно открывалась в воротную вену; правая желудочная вена самостоятельно открывалась в воротную вену, левая желудочная и левая желудочносальниковая вены сливаясь, принимали левую рубцовую, общий корень селезеночной и правой рубцовой вен. В 19 случаях из 105 (19,1 %) правая желудочносальниковая вена, сливаясь с правой желудочной веной, принимала краниальную поджелудочнодвенадцатиперстную вену, после чего описываемый корень менял название на желудочнодвенадцатиперстную вену и впадал в воротную вену. Левая желудочная и левая желудочносальниковая вены, левая рубцовая, общий корень правой рубцовой и селезеночной вен, сливаясь, формировали желудочноселезеночную вену.

С возрастом экстраорганные вены желудка растут вместе с органом и увеличиваются в диаметре, обеспечивая адекватный венозный отток. Интенсивно изменяется диаметр вен, отводящих кровь от рубца, основными из которых являются правая рубцовая и левая рубцовая вены. Достоверно диаметр правой рубцовой вены увеличивается в возрасте от одних суток до тридцати в 1,54 раза, от тридцатисуточного до трехмесячного возраста в 1,40 раза, от трех до шести месяцев в 1,48 раза, от шести до восемнадцати месяцев в 1,52 раза. С восемнадцати месяцев до трех – пяти лет диаметр достоверно увеличивается на 5,52 %. Диаметр левой рубцовой вены увеличивается синхронно с правой до шести месяцев жизни животного. В период с шести до восемнадцати месяцев, наиболее значимый для формирования этого сосуда, его диаметр увеличивается в 1,64 раза, что, вероятно, связано с топографией мест дренирования, которыми являются левая поверхность дорсального, вентрального и краниального мешков рубца.

Динамика роста диаметров сосудов, отводящих кровь от сычуга, зависит от их топографии и мест слияния. Несмотря на то, что диаметр левой желудочной вены во все исследуемые периоды достоверно увеличивается, период от тридцати суток до восемнадцати месяцев является особым в формировании этого сосуда и характеризуется наибольшей интенсивностью роста этого морфометрического параметра в 2,10 раза, что, вероятно, связано с обеспе-

чением адекватного венозного оттока при активном развитии эпителиосоединительнотканых образований сычуга и книжки. Изменения диаметров в сравнении с группами трех – пяти и восьми – десяти лет составляют 2,47 и 1,71 %. Правая желудочная вена характеризуется увеличением диаметра в течение исследуемого периода в 1,96 раза, с двумя периодами максимальной интенсивности: от трех до шести (20,35 %) и от восемнадцати до трех – пяти лет (21,58 %). Во всех внеорганных венах желудка, кроме желудочnodвенадцатиперстной вены и общего корня правой рубцовой и селезеночной вен, выявлены клапаны. Расстояние между клапанами в венах желудка у телят в возрасте 1 суток составляет 0,5–1,5, у взрослых животных – 2,0–5,0 см. В венах желудка преобладают двустворчатые клапаны.

2.2.2.3. Микроструктура стенки внеорганных артерий и вен желудка крупного рогатого скота

Внеорганные артерии желудка крупного рогатого скота черно-пестрой породы относятся к сосудам мышечного типа. Толщина стенки левой желудочной артерии за исследуемый период увеличивается в 2,17 раза, причем толщина интимы возрастает в 1,56, меди и – в 2,66, адвентиции – в 1,32 раза. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции у телят в возрасте 1 суток составляет 1:12,92:6,66. Медия больше адвентиции в 1,94 раза. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет у коров 8–10 лет 1:22,05:5,63. Медия больше адвентиции в 3,9 раза. Индекс Керногана достоверно увеличивается до шестимесячного возраста, затем снижается к восемнадцатимесячному возрасту, и, постепенно нарастая, достоверно превышает этот показатель у животных в первый месяц жизни.

Толщина стенки правой рубцовой артерии за исследуемый период увеличивается в 3,61 раза, причем толщина интимы возрастает в 1,99, меди – в 4,25, адвентиции – в 1,95 раза. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции у телят в возрасте 1 суток составляет 1:15,34:5,60. Толщина меди больше адвентиции в 2,74 раза. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции у коров 8–10 лет было 1:32,75:5,48. Медия больше адвентиции в 5,98 раза. Индекс Керногана до трехмесячного возраста достоверно снижается, до шестимесячного возраста остается стабильным, затем опять достоверно снижается.

Основными особенностями строения внеорганных артерий желудка крупного рогатого скота черно-пестрой породы являются расщепленная внутренняя эластическая мембрана, мощная медия с ориентацией волокон преимущественно поперечно относительно продольной оси сосуда.

Внеорганные вены желудка крупного рогатого скота черно-пестрой породы относятся к сосудам мышечного типа с преимущественным развитием продольного мышечного слоя в адвентиции согласно классификации В. Н. Ванкова (1974). Левая желудочная и правая рубцовые вены имеют хорошо выраженную внутреннюю эластическую мембрану. Для меди характерно «перистое» расположение гладкомышечных волокон. Адвентиция хорошо

развита с мощными коллагеновыми и эластическими волокнами, окружающими продольные пучки и единичные гладкомышечные клетки.

В течение исследуемого периода толщина стенки левой желудочной вены увеличилась в 2,15 раза. Интима увеличилась в 1,56, медиа – в 2,20, адвентиция – в 2,16 раза. Наибольший процент в толщине стенки приходится на адвентицию от 54,41 до 57,92 %. Индекс Керногана в левой желудочной вене до трехмесячного возраста достоверно увеличивается, к восемнадцатимесячному возрасту достоверно снижается, а затем достоверно повышается.

Толщина стенки правой рубцовой вены увеличилась в 3,53 раза, интимы – в 1,67, медиа – в 6,11, адвентиции – в 2,76 раза. Индекс Керногана правой рубцовой вены в суточном возрасте ниже такового левой желудочной. К тридцатисуточному возрасту он достоверно увеличивается, затем остается стабильным и снижается к шестимесячному возрасту, достоверно увеличивается к восемнадцатимесячному возрасту и в последующих возрастных группах не изменяется. Характерным является увеличение толщины средней оболочки преимущественно за счет увеличения количества слоев гладкомышечных клеток и рыхлой соединительной ткани до восемнадцатимесячного возраста. Доля медиа в процентном выражении увеличивается от 24,27 у новорожденных (1 сутки) до 41,32 % от общей толщины стенки у животных в восемнадцать месяцев. В более старших возрастных группах толщина медиа увеличивается преимущественно за счет соединительной ткани, коллагеновые волокна неравномерно распределены в средней оболочке, их больше ближе к адвентиции. При утолщении стенки сосуда доля медиа уменьшается за счет увеличения доли адвентиции. Морфометрические параметры миоцитов медиа артерий и вен статистически неоднородны во всех возрастных группах.

2.2.3. Органное кровеносное русло желудка крупного рогатого скота

2.2.3.1. Постнатальный морфогенез органических артерий мышечного типа рубца крупного рогатого скота

Органические артерии рубца первого порядка входят в стенку рубца преимущественно под острым и прямым углами и образуют сплетения, которые в соответствии с гистотопографией стенки можно разделить на подсерозное, межмышечное и подслизистое. Как известно, кровоснабжение межсосочковых пространств происходит непосредственно через подслизистое сплетение, мелкие сосуды и их веточки, соединяясь между собой, формируют в пространствах густое сосудистое сплетение, особенно там, где сосочки расположены чаще. У телят в возрасте 1 суток в подслизистом слое краниального мешка рубца мышечные артерии делятся на ветви второго – четвертого, а в других отделах – второго – третьего порядков, образуя подслизистое артериальное сплетение, в котором сосуды асимметричны, между ними просматривается слабая сеть смежных и противоположных анастомозов. Видны только длинные и средние внутрстеночные артерии, короткие артерии не просматриваются. Длинные артерии характеризуются как маловетвистые

с делением ветвей до третьего порядка. Больше встречается асимметричных сосудов, отдающих неодинаковое количество боковых ветвей. Ветви отходят преимущественно под острым углом. Встречаются одно- и двуствольные артерии лептоареального типа. Подслизистое, мышечное и подсерозное сплетения характеризуются единичными внутрисосудистыми и межсосудистыми анастомозами. К бугоркам слизистой оболочки рубца из подслизистого сплетения подходят две-три тонкие сосудистые веточки. Ветви четвертого–пятого порядков являются крупными артериолами.

В стенке рубца животных трехмесячного возраста и старше увеличивается порядок ветвления сосудов до четвертого – седьмого. Диаметр сосудов первого – пятого порядков увеличивается в 4,23; 4,97; 6,28; 3,21 и 2,58 раза соответственно. Диаметры сосудов шестого – седьмого порядков увеличиваются на 7,31 и 9,52 % соответственно, что, вероятно, связано со значительным увеличением количества этих сосудов. Преобладают симметричные, многоветвистые сосуды с многочисленными внутрирусовыми и междрусовыми анастомозами. По форме встречаются дугообразные, прямолинейные, углообразные и сетевидные. По направлению относительно осей сосудов – продольные, косые и поперечные, смежные и противоположные. Все виды анастомозов, как известно, имеют функциональное влияние на движение крови в сосудах. Подслизистое сплетение непосредственно принимает участие в кровоснабжении слизистой оболочки рубца, наиболее крупные сосуды из этого сплетения направляются в сосочки, а более мелкие – в межсосочковые пространства. В сосочки рубца отходят от 6 до 12 артерий от ветвей внутривеночных сосудов первого–седьмого порядков.

Во всех исследуемых возрастных группах наиболее часто встречаются одно- и двуствольные узкополюсные артерии с индексом сосудов 30–50, углами отхождения ветвей 20–45 градусов. Чаше встречаются сосуды с юкстаапикальным и юкстамезальным, редко – с юкстабазальным уровнями ветвления. Длина сосудов в рубце больше ширины его бассейна в два – три, а иногда и в четыре – пять раз. Ширина их сосудистого поля преобладает над длиной и относится как 2:1, 3:1 и 4:1.

2.2.3.2. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла рубца крупного рогатого скота

Гемомикроциркуляторное русло серозной оболочки, происходящее от мышечных артерий первого порядка, образует микрососудистые единицы – модули в виде многоугольных ячеек, ориентированных преимущественно вдоль органа. Основными элементами, формирующими гемомикроциркуляторное русло серозной оболочки, являются анастомозирующие артериолы диаметром от 20 до 40 мкм. В пределах гемомикроциркуляторного русла в серозной оболочке выделяются пять звеньев. Пройдя через серозную оболочку, внутривеночные артерии отдают в мышечную оболочку сосуды, формируя в ней обширное межмышечное сплетение. В каждом слое сосуды, проходящие параллельно мышечным пучкам, являются преимущественно капиллярами

диаметром от 3,0 до 7,0 мкм. В гемомикроциркуляторном русле мышечной оболочки визуализируется шесть звеньев: крупные артериолы, терминальные артериолы, капилляры, посткапиллярные венулы, собирательные венулы, мышечные венулы.

У телят в возрасте 1 суток внутривисцеральные артерии в подслизистом слое краниального мешка рубца делятся на ветви второго – четвертого, а в других отделах – второго – третьего порядков, что, возможно, связано с лучшим развитием сосочков слизистой оболочки рубца в этом его отделе. Из подслизистого сплетения одни ветви направляются обратно в мышечную оболочку, а другие – в слизистую оболочку, где снабжают кровью капилляры сосочков.

В рубце телят в возрасте до 3 суток в уже сформированные сосочки и к бугоркам слизистой оболочки рубца из подслизистого сплетения от ветвей внутривисцеральных сосудов первого – третьего порядков подходит одна тонкая артериальная веточка – центральная артерия сосочка. К седьмому дню в сосочках при наливке слабо просматриваются еще и две краевые артерии сосочка. Центральная сосочковая артерия имеет диаметр $21,13 \pm 1,63$ мкм и представляет собой артериолу, в составе мышечной оболочки которой имеется один слой гладкомышечных клеток. Отходящие от нее сосуды диаметром от 11 до 17 мкм формируют в соединительной ткани сосочка полигональные петли, различного диаметра по окружности и анастомозирующие между собой. Формирующиеся по свободному краю сосочка краевые артерии представляют собой прекапилляры диаметром $14,53 \pm 0,39$ мкм.

У животных трех – пяти лет и старше центральные и краевые артерии увеличиваются в диаметре в 6,80 и 5,64 раза соответственно. Ветвление сосудов и густота звеньев зависят от высоты и ширины сосочков. Крупные, терминальные артериолы и прекапилляры в течение исследуемого периода увеличиваются в диаметре в 1,92; 1,64 и 1,28 раза соответственно.

У животных в возрасте 1 суток подэпителиальные сосуды сосочков собственной пластинки слизистой оболочки являются капиллярами диаметром $6,37 \pm 0,07$ мкм (рисунок 1а). Кроме того, было установлено, что α -SMA⁺ клетки в собственной пластинке слизистой оболочки сосочков рубца локализируются в средней части поперечного среза, в его рыхлой соединительной ткани, так как эпителиальные гребни и сосочковые зоны собственной пластинки слизистой оболочки еще не развиты.

Подэпителиальные сосуды сосочков рубца претерпевают значительные изменения у животных исследуемых возрастов. К тридцатисуточному возрасту их диаметр достоверно увеличивается на 12,71 % и в абсолютном выражении достигает значения $7,18 \pm 0,28$ мкм. Эпителиальные гребни межсосочковых зон более выражены, что, вероятно, связано с приемом грубого корма.

У животных в трехмесячном возрасте диаметр подэпителиальных капилляров достоверно увеличивается на 7,38 % и в абсолютном выражении достигает значения $7,72 \pm 0,26$ мкм. У животных с трех- до восемнадцатимесяч-

ного возраста диаметр подэпителиальных капилляров достоверно не изменяется (рисунок 1б). В возрастных группах животных трех – пяти лет и старше у лактирующих коров подэпителиально отмечаются широкие капилляры с диаметром $10,02 \pm 0,23$ и $10,23 \pm 0,34$ мкм соответственно, что, вероятно, связано с более активным всасыванием продуктов жизнедеятельности микробиоты рубца, основным компонентом которых являются короткоцепочечные (летучие) жирные кислоты. Кроме того, у них достоверно увеличиваются диаметры всех звеньев микроциркуляторного русла. Особенно значимые увеличения происходят в посткапиллярных венах. Последние представляют собой значительно расширенные сосуды в сосочках собственной пластинки слизистой оболочки на границе с базальным слоем эпителия. Расширенные подэпителиальные сосуды подэндотелиально имеют слой рыхлой соединительной ткани толщиной от 4 до 12 мкм (рисунок 1в, г).

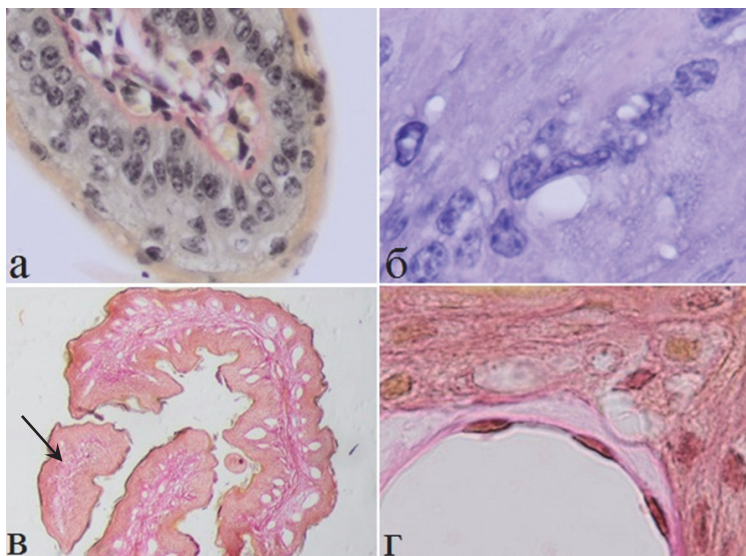


Рисунок 1 – Эпителиоангионы в сосочках рубца:

- а) подэпителиальные капилляры сосочка рубца, окраска по Ван Гизон, самка, возраст 1 сутки, ув. $\times 400$; б) подэпителиальные капилляры сосочка рубца цилиндрической формы, самка, возраст 18 месяцев, окраска гематоксилином и эозином, ув. $\times 1000$; в) подэпителиальные посткапиллярные вены в сосочках широких форм и нитевидный сосочек (стрелка), самка, возраст 4 года, окраска по Ван Гизон, ув. $\times 40$; г) соединительная ткань вокруг посткапиллярной вены, самка, возраст 4 года, окраска по Ван Гизон, ув. $\times 1000$

Нами проведена морфометрия диаметров этих сосудов и выявлено, что они варьируют от 21,13 до 95,12 мкм. Наибольший процент – 34 – приходится на сосуды со средним значением диаметра $50,73 \pm 3,18$ мкм. Толщина соединительной ткани распределяется неравномерно по окружности сосудов, и часто на препаратах просматривается только аморфное вещество, однако встречаются и адвентициальные клетки. В тех сосочках, где имеются расширенные сосуды, капилляры не просматриваются. Такая особенность сосудистого русла наблюдается в сосочках рубца широких форм: цилиндрических, листовидных, грушевидных, полуовальных. В сосочках узких форм: нитевидных, конусовидных, ланцетовидных, подэпителиальные сосуды не расширены.

Подэпителиальные сосуды в собственной пластинке слизистой оболочки со слоем эпителия над ними образуют зональные микрососудисто-эпителиальные комплексы, являющиеся, вероятно, зонами всасывания. Они представляют собой, по нашему мнению, структурно-функциональные единицы слизистой оболочки рубца, которые мы предлагаем называть эпителиоангионами. У телят суточного возраста сосудистая часть эпителиоангионов представлена узкими капиллярами диаметром $6,37 \pm 0,07$ мкм, сосочки собственной пластинки слизистой оболочки не выражены. В связи со значительным развитием подэпителиальных сосудов сосочки собственной пластинки слизистой оболочки глубоко вдаются в базальный слой эпителия и между ними формируются эпителиальные гребни межсосочковых пространств. Многократно чередуясь, микрососудисто-эпителиальные комплексы формируют полимерную структуру, в которой может насчитываться до пятидесяти и более сегментов. В некоторых сосочках расширенные посткапиллярные венулы могут быть только с одной стороны сосочка, а с другой – широкие капилляры, что, возможно, свидетельствует о различном их функциональном состоянии. Собирательные венулы образуют вены сосочков, ближе к середине сосочков в их стенке появляются гладкомышечные клетки, количество которых увеличивается к основанию. Собирательные венулы и мышечные венулы сосочков с такими же сосудами межсосочковых пространств вливаются в подслизистое венозное сплетение рубца.

Установлено, что α -SMA⁺ клетки в собственной пластинке слизистой оболочки сосочков рубца в раннем постнатальном онтогенезе (до семи суток) локализуются только в средней части поперечного среза, в его рыхлой соединительной ткани, так как эпителиальные гребни и сосочковые зоны собственной пластинки слизистой оболочки еще не развиты.

2.2.3.3. Постнатальный морфогенез органичных вен мышечного типа рубца крупного рогатого скота

Венозная кровь из слизистой и глубоких слоев мышечной оболочки рубца отводится по многочисленным мелким венам в подслизистое сплетение, которое выполняет депонирующую роль. Главной составной частью подслизистого сплетения являются венозные сосуды, их притоки и непре-

ривная сеть венозных анастомозов. Вены сплетения имеют циркулярное и радиальное направления. В подслизистой основе рубца формируются внутривеночные вены, как правило, парные, так как известно, что одну артерию сопровождают две вены, они прободают мышечную оболочку, проходят на небольшом расстоянии под серозной оболочкой и вливаются в магистральные вены. Венозное русло мышечного слоя представлено одно- и двукорневыми венами с широкой территорией дренирования, с выраженными анастомозами между ними.

Венозные сосуды в серозной оболочке парные, соединяясь между собой, образуют крупную петлистую сеть, почти повторяя ход однопорядковых артерий. Отток венозной крови из подсерозного сплетения происходит во внутривеночные и магистральные вены.

У телят суточного возраста органные вены мышечного типа образуют корни до третьего порядка, диаметр каждого последующего звена больше предыдущего в 1,88 и 1,67 раза. Вены характеризуются как малокорневые, асимметричные.

У восемнадцатимесячных животных диаметры вен первого – пятого порядков больше таковых, чем в предыдущей возрастной группе, в 1,51; 1,43; 1,62; 1,98 и 1,95 раза. Порядок слияния сосудов увеличивается до седьмого.

У животных 3–5 лет и старше происходит неравнозначное увеличение диаметров вен различного порядка. Так, сосуды первого – третьего порядка увеличиваются в диаметре в 1,22; 1,15 и 1,20 раза. Диаметр сосудов пятого и шестого порядков увеличивается в 1,51 и 1,15 раза соответственно. Наименее значительно, но достоверно возрастает диаметр вен четвертого порядка, в 1,09 раза. Последнее звено – сосуды седьмого порядка – остаются стабильными. Сосуды формируют густую сеть внутрисосудистых, смежных и противоположных анастомозов, по форме дугообразные, прямоугольные и сетевидные, по способам соединения сосудов терминологически, терминологически, терминологически.

Венозная васкуляризация слизистой оболочки рубца имеет морфологические приспособления к изменению формы органа, увеличению протяженности и емкости вен: дугообразность корней и корешков, обилие анастомозов между венами, венозные лакуны и синусоидные расширения в местах впадения вен в более крупные, слепые выпячивания и разнообразие по форме выросты стенок вен. В рубце преобладают одно- и двукорневые внутривеночные вены, редко встречаются трехкорневые. Наиболее густо они расположены в преддверии и каудальных слепых мешках рубца. Корни и корешки первого – седьмого порядков вливаются в вены под острым углом. Длина внутривеночных вен относится к ширине сосудистого бассейна как 2:1 и 3:1, а в каудовентральном слепом мешке рубца как 4:1 и 5:1. Вены характеризуются как лептоареальные (индекс 30–50), они осуществляют отток венозной крови из небольшой части органа, что соответствует, как известно, интенсивному обмену веществ. Органые вены в рубце парные и соединяются между собой поперечными анастомозами.

2.2.3.4. Постнатальный морфогенез органичных артерий мышечного типа сетки крупного рогатого скота

Внутристеночные артерии сетки выходят под серозной оболочкой из сеткорубцовой и левой желудочносальниковой артерий преимущественно под острым и прямым углами. По ходу сосуды отдают большое количество мелких ветвей для подсерозного сплетения, где они, анастомозируя между собой, формируют крупнопетлистую артериальную сеть. Подсерозное сплетение устроено типично.

Проходя через мышечную оболочку, внутристеночные артерии отдают множество мелких сосудов первоначально в наружный – продольный, а затем во внутренний – кольцевой мускульные слои. Распределение сосудов в мышечной оболочке соответствует ходу мышечных пучков, образуя сплетение с прямоугольными ячейками. В подслизистой основе внутристеночные артерии делятся (в зависимости от возраста) на ветви первого – седьмого порядков.

У телят суточного возраста органичные артерии мышечного типа ветвятся до третьего порядка. Каждое последующее звено меньше предыдущего в 1,54 и 2,08 раза. В подслизистом сплетении видны междусловые и смежные анастомозы, имеются симметричные сосуды.

У тридцатисуточных животных порядок ветвления сосудов остается стабильным, достоверно изменяются диаметры сосудов первого и второго порядков в 1,15 и 1,34 раза соответственно. Преобладают симметричные сосуды узкопольного типа.

У трехмесячных животных артерии характеризуются как симметричные, многоветвистые, ветвятся до четвертого порядка, их диаметры достоверно растут в 1,30; 1,29 и 1,73 раза соответственно.

У шестимесячных животных порядок ветвления увеличивается до пяти. Диаметры сосудов третьего – четвертого порядков достоверно увеличиваются в 1,36 и 1,48 раза. Сосуды многоветвистые, симметричные, с большим количеством внутрирусловых и междусловых анастомозов.

У животных восемнадцатимесячного возраста артерии мышечного типа ветвятся до седьмого порядка. Диаметр сосудов первого–пятого порядков достоверно увеличивается в 1,44; 1,29; 1,52; 2,11 и 2,34 раза. Сосуды характеризуются как многоветвистые, узкопольные (индекс 20–40), одно- и двуствольные. Кровоснабжение слизистой оболочки сетки происходит через артерии мышечного типа последнего порядка, подходящие к сосочкам дна и складкам ячеек различной генерации. У основания складок ячеек часть нитевидных сосудов идет параллельно друг другу от основания к свободному краю складок. Они характеризуются как одно- и двуствольные сосуды лептоареального типа. Двуствольные артерии характеризуются различным уровнем деления: базальным, средним и апикальным. В области дна ячеек сосуды ориентированы по основанию маленьких ячеек, образуя сетевидное сплетение ячейки. Они приносят кровь непосредственно в ячейки и кровоснабжают ее сосочки. Как известно, важную роль в пищеварении жвачных играет желоб сетки. Пи-

тание желоба сетки происходит через внутривенные артерии, отходящие от сеткорубцовой, левой желудочносальниковой, левой рубцовой и левой желудочной артерий. От продольных артерий, расположенных у основания валикообразных губ желоба, отходят сосуды по направлению к их свободно-му краю.

Таким образом, органические артерии мышечного типа сетки увеличиваются в диаметре, обеспечивая адекватное кровоснабжение растущего органа. Наибольший прирост диаметров отмечается в сосудах последних порядков в каждой возрастной группе, что мы связываем с активным развитием эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки сетки.

2.2.3.5. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сетки крупного рогатого скота

От артерий первого порядка в серозную оболочку отходят артериолы, образуя микрососудистые единицы – модули в виде многоугольных ячеек, ориентированных преимущественно вдоль органа. Гемомикроциркуляторное русло серозной оболочки устроено идентично с рубцом. От сосудов 2–6 порядков подслизистого сплетения направляются возвратные артериолы в мышечную оболочку. Сосуды в мышечной оболочке распределяются по ходу мышечных пучков, образуя сплетения в виде прямоугольных ячеек. В гемомикроциркуляторном русле модулей мышечной оболочки сетки отчетливо выделяются шесть звеньев.

Диаметр первого звена микроциркуляторного русла мышечной оболочки – крупных артериол достоверно увеличивается в период от одного до шести месяцев жизни животных в 1,5 раза. Диаметр терминальных артериол достоверно повышается в период с одного до шести месяцев жизни только на 14 %.

В капиллярном звене достоверная разница отмечается только между новорожденными и тридцатисуточными животными и составляет 36,3 %. В звеньях собирательных и мышечных венул интенсивное изменение диаметра сосудов происходит в период с трех до восемнадцати месяцев и составляет 70 и 30 %.

Как известно, источником кровоснабжения слизистой оболочки сетки является подслизистое сплетение. Его артерии образуют полигональные сети, ориентированные преимущественно по основанию ячеек. Гемомикроциркуляторное русло слизистой оболочки формируется в складках различного уровня, конусовидных и шаровидных сосочках дна и в межсосочковых пространствах ячеек сетки. В сосочки входит 5–7 сосочковых артериол, которые делятся до капилляров с диаметром $6,56 \pm 2,78$ мкм у телят суточного возраста и $7,70 \pm 1,29$ мкм у взрослых животных. Эпителиоангионы менее выражены, чем в рубце. У основания складок ячеек первого порядка у новорожденных и месячных животных расположены артерии мышечного типа диаметром от 100 до 150 мкм.

Таким образом, изменения морфометрических параметров гемомикроциркуляторного русла, а значит, и его морфофункциональная спецификация

в каждом слое сетки наиболее значительно происходят в период интенсивного роста эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки сетки.

2.2.3.6. Постнатальный морфогенез органичных вен мышечного типа сетки крупного рогатого скота

Как известно, органичные вены мышечного типа формируют в стенке сетки три сплетения: подслизистое, мышечное и подсерозное. Подслизистое сплетение отводит кровь из слизистой и мышечной оболочек.

У телят в возрасте 1 суток венозное русло подслизистого сплетения сетки представлено одиночными мелкими венами, асимметричными и малокорневыми по форме. Единичные сосуды первого – второго, редко третьего порядков имеют вены-спутницы примерно в два раза и более тоньше по диаметру. В сосудах первого–третьего порядков каждое последующее звено по диаметру больше предыдущего в 2,38 и 1,36 раза соответственно.

С возрастом увеличиваются диаметры сосудов и порядок их слияния. У восемнадцатимесячных животных вены подслизистого сплетения формируют густую сосудистую сеть, образуют семь порядков слияния корней. Сосуды первого-пятого порядков достоверно увеличиваются в диаметре в 1,40; 1,30; 1,55; 2,0 и 2,4 раза соответственно. У животных в возрасте трех–пяти лет и старше вены сетки достоверно увеличиваются в диаметре только на уровне первого порядка на 6,29 %. Большинство вен парные, диаметр вен-спутниц у новорожденных животных в 1,2 раза, а у взрослых – в 1,5 раза больше, чем артерий.

Таким образом, наибольшим изменениям подвержены вены мышечного типа первого порядка, они увеличиваются в диаметре в течение исследуемого периода в 3,57 раза. Диаметр сосудов второго порядка достоверно увеличивается только в период с тридцати суток до восемнадцати месяцев на 43,0; 25,0; 35,0 и 30,0 % соответственно, что связано с периодом интенсивного роста животных. Диаметр органичных сосудов третьего – пятого порядков в период от шести до восемнадцати месяцев увеличивается в 1,54; 2,05 и 2,34 раза, что связано с возрастанием их депонирующей функции по мере увеличения порядка ветвления. Между венами-спутницами формируются поперечные анастомозы.

2.2.3.7. Постнатальный морфогенез органичных артерий мышечного типа книжки крупного рогатого скота

Как известно, основным источником кровоснабжения книжки являются левая желудочная и левая желудочносальниковая артерии, отдающие в книжку ветви и веточки внутрисстеночных сосудов, которые в самом начале образуют подсерозное сплетение, устроенное типично.

Пройдя под серозной оболочкой, внутрисстеночные артерии направляются в мышечную оболочку, первоначально прободают наружный – продольный, а затем внутренний – кольцевой мышечные слои. В мышечной оболочке сосу-

ды ориентированы по ходу мышечных волокон двух противоположно направленных слоев, формируя характерное сплетение с прямоугольными ячейками. Как известно, обеспечивая особую роль книжки в измельчении пищевых масс и всасывании питательных веществ, циркулярный слой её мышечной оболочки проникает в листочки слизистой оболочки книжки. Межмышечное сплетение в книжке хорошо развито.

В подслизистой основе вдоль основания листочков проходят крупные артерии мышечного типа, которые являются органами сосудами, отдающими длинные, средние и короткие артерии в большие, средние, малые и самые малые листочки. Архитектоника артериальных сосудов в различных видах листочков имеет свои особенности.

У телят суточного возраста длинные артерии ветвятся в большом листочке до третьего порядка, средние – до второго, короткие артерии представляют собой стволы сосудов, обильно анастомозирующих со средними и длинными артериями. Артерии последнего порядка подходят к основаниям шаровидных сосочков листочков. Длинные артерии большого листочка характеризуются преимущественно как узкополые (индекс 30–40) двухствольные сосуды с юктаапикальным уровнем деления, направляются к свободному краю листочка, где образуют межрусловые противоположные анастомозы с ветвями более крупного сосуда, отходящего от продольной артерии листочка ближе к сетково-книжковому отверстию. Диаметр ветвей сосудов каждого последующего звена меньше предыдущего в 1,95 и 1,30 раза. Средние и короткие артерии образуют противоположные и смежные анастомозы между собой и с длинными артериями.

Диаметры продольных артерий больших листочков в течение исследуемого периода увеличиваются в 3,14 раза, с наибольшей интенсивностью от рождения до трехмесячного возраста в 2,21 раза. В последующие возрастные периоды отмечается равномерное изменение диаметра, с трех месяцев до трех-пяти лет он увеличивается в 1,42 раза. Диаметры длинных артерий увеличиваются в 4,73 раза, с наибольшей интенсивностью от рождения до шестимесячного возраста – в 3,60 раза. Диаметры артерий второго, третьего, четвертого, пятого порядков увеличиваются в 5,77, 4,06, 2,44 и 1,57 раза соответственно. Наиболее значимо изменяется диаметр артерий второго и третьего порядка от рождения до восемнадцатимесячного возраста. Количество артерий в больших листочках увеличивается за счет коротких артерий, в средних и малых – за счет средних и коротких сосудов. Артерии характеризуются как узкополые и имеют отношение длины сосуда к ширине сосудистого бассейна как 3:1 и 4:1 (индекс 20–40). Средние артерии наполовину короче длинных и расположены между ними. Все короткие артерии расположены ближе к основанию листочка, лежат между длинными и средними артериями и характеризуются как одноствольные узкополые типа (индекс 15–20).

В средних и малых листочках преобладают одно- и двухствольные артерии, последние часто имеют юкстамезальный и юктаапикальный уровни

деления. Артерии в этих видах листочков характеризуются как одно- и двухствольные узкопольного типа (индекс 30–40). Двуствольные артерии встречаются часто и имеют юкстабазальный, юкстамезальный и юкстаапикальный уровни деления.

В самых малых листочках длинные артерии имеют юкстаапикальный и юкстамезальный уровни деления, средние артерии образуют с длинными противоположные анастомозы, короткие едва просматриваются. Артериальные сосуды, их ветви и веточки, анастомозируя между собой, формируют во всех видах листочков густые артериальные сплетения.

2.2.3.8. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла книжки крупного рогатого скота

У телят суточного возраста от артерий мышечного типа, которые ветвятся в листочках книжки до третьего порядка, отходят крупные артериолы, имеющие 2–3 слоя гладкомышечных клеток в средней оболочке. Крупные артериолы делятся на 2–3 терминальные артериолы, в средней оболочке которых просматривается один слой гладкомышечных клеток. Терминальные артериолы делятся на 2–3 капилляра. Кроме особенностей в строении стенок сосудов, мы обратили внимание на динамику изменений диаметров этих типов сосудов в семи возрастных периодах постнатального онтогенеза. Артериальные концы капилляров имеют диаметр $5,73 \pm 1,13$, венозные – $10,07 \pm 1,78$ мкм.

С ростом листочков увеличивается и порядок ветвления сосудов. Крупные артериолы переходят в разряд артерий мышечного типа мельчайшего калибра, диаметр их постепенно увеличивается, однако достоверные значения отмечаются только в восемнадцатимесячном возрасте по сравнению с предыдущей возрастной группой. Подобные изменения, возможно, связаны с тем, что происходит не только увеличение диаметра сосудов, но и количества капилляров и прекапилляров, отходящих от артерий мышечного типа, крупных и терминальных артериол. Диаметр капилляров мельче, чем в рубце и сетке, но они гуще расположены.

Достоверное увеличение диаметра терминальных артериол происходит в двух возрастных группах: три и восемнадцать месяцев. Однако за период от рождения до трех лет он возрастает в 1,4 раза. Прекапиллярные артериолы во всех возрастных группах имели диаметр от 12,0 до 18,0 мкм.

У телят в возрасте 1 суток преобладали сосуды с более мелким диаметром, однако во всех возрастных группах отмечались прекапилляры с диаметрами всего вариационного ряда. Исследуя листочки книжки, мы обратили внимание на локализацию α -SMA+клеток в собственной пластинке слизистой оболочки и сосочках листочков у животных до семисуточного возраста.

Субэпителиально в шаровидных сосочках и межсосочковых пространствах капилляры формируют полигональные сети с различными диаметрами сторон от 3,0 до 11,0 мкм. Сливаясь, они формируют посткапиллярные венулы, последние, сливаясь, образуют собирательные венулы. Собирательные венулы имеют сплошной слой перицитов в средней оболочке. Диаметр

их достоверно увеличивается в двух возрастных группах: три и восемнадцать месяцев. Однако в течение исследуемого периода он возрастает в 1,5 раза. Эпителиоангионы выражены слабо, их сосудистая часть представлена капиллярами с диаметром от $10,07 \pm 1,78$ мкм у телят суточного возраста до $10,81 \pm 1,56$ мкм у животных трех – пяти лет и старше.

Количество мышечных венул невелико, так как капилляры, посткапилляры и собирательные венулы часто непосредственно впадают в мышечные вены. В стенке мышечных венул отчетливо просматривается один слой гладкомышечных клеток в средней оболочке. Диаметр мышечных венул в течение жизни увеличивается в 1,4 раза.

Наиболее существенные изменения гемомикроциркуляторное русло книжки претерпевает в период от месяца до трех, и от шести до восемнадцати месяцев постнатального онтогенеза.

2.2.3.9. Постнатальный морфогенез вен мышечного типа книжки крупного рогатого скота

Венозная васкуляризация книжки значительно богаче артериальной. Её архитектоника в различных видах листочков имеет свои особенности. Формирование вен мышечного типа происходит из мышечных венул.

Вены идут рядом с артериями, повторяют их ход и так же, как артерии, подразделяются на длинные, средние и короткие. В отличие от артерий они встречаются парными. Образование длинных вен происходит в центре большого листочка, где они радиально расходятся в сторону основания и свободного края листочка. В части листочка ближе к сетково-книжковому отверстию из слияния 8–10 вен образуется один крупный сосуд, эта часть листочка, по нашему мнению, является «сосудистым центром» листочка.

У телят суточного возраста длинные вены большого листочка, которые являются сосудами первого порядка, образуют корни до третьего порядка. Диаметр каждого последующего звена больше предыдущего (по току крови) в 1,26; 1,93 и 2,64 раза. Вены характеризуются как малокорневые. Длинные вены, как правило, имеют вены-спутницы диаметром $68,72 \pm 1,27$ мкм.

У животных восемнадцатимесячного возраста диаметры всех звеньев венозного русла достоверно увеличиваются по отношению к предыдущей возрастной группе. По мере слияния диаметр каждого последующего сосуда больше предыдущего в 1,95; 1,45; 1,64 и 1,41 раза. Диаметр вен-спутниц достоверно увеличивается до $433,05 \pm 6,12$ мкм. Диаметр продольного сосуда достоверно увеличился на 46,54 %. У животных трех – пятилетнего возраста и старше порядок слияния вен остается стабильным.

Длинные вены, направляясь в сторону основания листочка, по ходу принимают преимущественно под острым углом большое количество мелких вен первого – шестого порядков.

Вены средней длины расположены между длинными венами, начинаются в средней части листочка, по пути в них вливается большое количество боковых вен.

Короткие вены сконцентрированы вдоль основания листочка и лежат между длинными и средними венами.

По свободному краю листочка проходит продольный сосуд, образованный встречными венами двух противоположных сторон.

Мелкие корешковые вены средних и коротких сосудов тесно связаны с сосочками листочков книжки.

В больших листочках книжки преобладают одно- и двукорневые вены, их длина больше ширины сосудистого бассейна в два – три и даже в четыре раза. Вены относятся к лептоареальному типу (индекс 20–30).

В больших листочках расположена густая сеть венозных анастомозов. Встречаются внутрисосудистые и межсосудистые анастомозы. Первые образуются корешковыми венами третьего – пятого порядков внутри сосуда, они особенно развиты у взрослых животных. Межсосудистые анастомозы расположены между смежными и противоположными венами. Преобладают по форме дугообразные и сетевидные анастомозы. Дугообразные анастомозы чаще лежат между смежными сосудами, образуя многочисленные аркады. Богатство сосудов и анастомозов формирует густое венозное сплетение листочка.

В средних листочках все длинные вены начинаются в области свободного края из капилляров, посткапилляров и венул и ориентированы в сторону их оснований. В самом начале они образуют дугообразные анастомозы и продольный сосуд, идущий по свободному краю. По пути в длинные сосуды в их корни и корешки впадают мелкие вены из сосочков листочков.

Средние вены начинаются в верхней трети и средней части листочка, располагаются между длинными сосудами.

Короткие вены расположены ближе к основанию листочков. Вены обычно парные и характеризуются как одно- и двукорневые лептоареального типа (индекс 20–40). В средних листочках так же, как и в больших, расположена густая сеть венозных анастомозов.

В малых и самых малых листочках архитектура венозных сосудов сходна со средними листочками.

Длинные, средние и короткие вены всех видов листочков открываются в подслизистое сплетение, которое состоит из продольных сосудов, идущих вдоль оснований листочков. Из этого сплетения начинаются парные внутривеночные вены, несущие венозную кровь в магистральные вены книжки.

В мышечной оболочке вены формируют межмышечное сплетение с мелкими прямоугольными ячейками. Ход сосудов в нем соответствует мышечным пучкам глубокого – кольцевого и наружного – продольного мышечных слоев. В серозной оболочке вены образуют подсерозное сплетение.

2.2.3.10. Постнатальный морфогенез органических артерий мышечного типа сычуга крупного рогатого скота

Внутривеночные артерии при выходе из магистральных сосудов проходят сначала на небольшом расстоянии под серозной оболочкой, отдавая для

нее множество мелких сосудов, которые, соединяясь между собой, образуют крупнопетлистую сеть подсерозного сплетения, оно тесно связывает артериальное русло серозной и мышечной оболочек.

Проникая в мышечную оболочку, отдавая последовательно мелкие сосуды для наружного, а затем – для внутреннего слоев, внутрисстеночные сосуды проходят параллельно мышечным пучкам, соединяясь анастомозами, они образуют мелкие артериальные сети.

Основная масса сосудов расположена между слоями и принимает участие в формировании межмышечного сплетения, которое устроено типично. Органнне сосуды вступают в подслизистую основу, где делятся на многочисленные ветви и веточки, которые, анастомозируя между собой, образуют мощное подслизистое сплетение. Оно является главным сосудистым коллектором и принимает участие в кровоснабжении складок и межскладковых пространств слизистой оболочки сычуга и частично мышечной оболочкой.

Подслизистое сплетение в кардиальной и донной частях сычуга представлено продольными и поперечными артериями. Продольные сосуды ориентированы вдоль оснований спиральных складок, по ходу они соединяются между собой поперечными анастомозами.

Кровоснабжение складок сычуга имеет свои особенности. От продольных артерий у основания складок в сторону их свободного края идут длинные, средние и короткие артерии.

У телят суточного возраста в большие складки сычуга отходит $9,42 \pm 0,37$ длинных, $11,37 \pm 0,18$ средних и $13,00 \pm 0,14$ коротких артерий. Длинные артерии ветвятся до четвертого порядка, диаметр каждого последующего звена меньше предыдущего в 1,87, 1,83, 2,50 раза. Средние артерии ветвятся до третьего порядка, короткие – до второго. В больших складках сычуга сосуды характеризуются как одно- и двухствольные артерии узкопольного типа (индекс 30–60). Двухствольные артерии преимущественно с юкстамезальным и юкстаапикальным уровнями ветвления.

В связи с возрастом в больших складках отмечается изменение прежде всего диаметров сосудов, у продольных артерий он увеличивается в течение исследуемого периода в 1,84 раза. Сосуды конечного звена имели диаметр от $98,29 \pm 1,07$ у телят суточного возраста до $109,25 \pm 1,62$ мкм у животных 8–10 лет и являлись артериолами крупного калибра. Количество длинных, средних и коротких артерий в течение исследуемого периода увеличивается на 34,61; 27,62 и 24,61 % соответственно. Преобладают одно- и двухствольные артерии узкопольного типа (индекс 30–60), последние с юкстамезальным и юкстаапикальным уровнями ветвления.

Архитектоника артериальных сосудов в средних и малых складках имеет сходство с большими складками.

В пилорической части сычуга, где отсутствуют продольные складки, внутрисстеночные сосуды имеют различные направления с хорошо выраженной сетью анастомозов.

Сосуды пилорической части сычуга имеют характерную лучеобразную направленность, преобладают двуствольные сосуды, характеризующиеся как симметричные и короткие.

2.2.3.11. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сычуга крупного рогатого скота

У новорожденных телят от артерий мышечного типа, которые ветвятся в складках слизистой оболочки сычуга до третьего порядка, отходят крупные артериолы, имеющие 2–3 слоя гладкомышечных клеток в средней оболочке. Артерии третьего порядка часто являются крупными артериолами, анастомозируя между собой, образуют петли полигональной формы. Диаметр сосудов, образующих петли, может значительно отличаться. Внутри петель, образованных крупными артериолами, отходят терминальные артериолы, тоже анастомозирующие между собой, с образованием более мелких петель. Рядом с артериолярными проходят венулярные петлевидные структуры. Первые и вторые сообщаются между собой путем классического типа ветвления, то есть терминальные артериолы делятся на 2–3 прекапилляра, а последние – на капилляры, которые затем собираются в посткапиллярные венулы. Кроме того, они сообщаются посредством артериоло-венулярных анастомозов шунтового и полушунтового типов. В сычуге α -SMA+ клетки в большом количестве локализируются в рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки, вокруг желудочных ямок и в мышечной пластинке.

С ростом складок увеличивается и порядок ветвления сосудов внутри складок, и в межскладковых пространствах их от трех до шести. Достоверное увеличение диаметра происходит только в приносящем и в дренажно-депонирующем звеньях гемомикроциркуляторного русла.

Но наиболее значительно увеличивается диаметр крупных артериол и мышечных венул, в 1,33 и 1,50 раза соответственно у взрослых по сравнению с новорожденными. При этом достоверные изменения отмечаются в крупных артериолах начиная с трехмесячного возраста, в мышечных венулах – начиная с шестимесячного возраста. Подобные изменения, возможно, связаны с тем, что происходит увеличение количества прекапилляров, капилляров и посткапилляров, отходящих не только по классическому типу, но и от артерий и вен различных порядков ветвления, а также крупных артериол и мышечных венул.

Таким образом, характерной особенностью гемомикроциркуляторного русла слизистой оболочки сычуга является наличие в первом – приносящем звене сосудов двух типов: крупных и терминальных артериол. Они образуют термино-терминальные и латеро-латеральные анастомозы и формируют гемомикроциркуляторное русло сетевого типа. В резистивном (прекапилляры) и обменном (артериальный и венозный концы капилляра) звеньях с возрастом отмечается увеличение количества сосудов с более крупным диаметром. Дренажно-депонирующее звено образуют посткапилляры, собирательные и

мышечные вены. Многочисленные анастомозы двух последних сосудов формируют полигональные петли рядом с артериолами. Наиболее существенные изменения гемомикроциркуляторное русло сычуга претерпевает в первый месяц жизни в обменном и дренажно-депонирующем (венозный конец капилляров и посткапилляры) звеньях, что связано с периодом преимущественно молочного вскармливания. Период от трех до восемнадцати месяцев характеризуется значительным увеличением диаметров в депонирующем звене (мышечные вены) в 1,50 раза и от шести до восемнадцати месяцев в приносящем звене (крупные артериолы) – в 1,33 раза.

2.2.3.12. Постнатальный морфогенез органичных вен мышечного типа сычуга крупного рогатого скота

Вены сычуга идут рядом с артериями, повторяют их ход и так же, как артерии, подразделяются на длинные, средние и короткие. В отличие от других камер желудка в сычуге органичные вены мышечного типа не имеют вен-спутниц. Формируясь из мышечных венул в подслизистой основе складок, вены мышечного типа образуют густое венозное сплетение, из которого выходят длинные, средние и короткие вены складок, направляющиеся в продольные вены у основания складок.

У телят суточного возраста отмечается густая венозная васкуляризация всех частей сычуга, развиты венозные сплетения и сети, что, вероятно, связано с ранним функционированием этого органа. Длинные вены больших складок образуют четыре порядка слияния, диаметр каждого последующего звена больше предыдущего в 2,01; 1,86 и 1,71 раза. Средние вены образуют три порядка слияния, короткие – два. В складках и межскладковых пространствах хорошо развита сеть венозных анастомозов, преобладают внутрисосудистые и межсосудистые анастомозы, по форме дугообразные и сетевидные. Сеть анастомозов образует в складках густое венозное сплетение. Складки сычуга имеют двустороннюю венозную васкуляризацию.

С трехмесячного возраста увеличивается порядок слияния вен до пятого, и далее остается стабильным. У восемнадцатимесячных животных и старше достоверно увеличиваются диаметры корней первого – пятого порядков по отношению к новорожденным животным в 1,94; 1,73; 1,59; 2,06 и 1,20 раза соответственно. Внутри русла длинных вен каждое последующее звено больше предыдущего в 1,73; 1,54; 2,01 и 1,96 раза. Диаметры продольных вен достоверно увеличиваются на 17,81 %.

Органичные вены характеризуются как вены мышечного типа, одно-, дву- и редко трехкорневые, преимущественно узкопольного типа с индексом менее 60 и углами слияния от 30 до 100°. Выявлен юкстаапикальный и юкстаемзальный уровни слияния вен, юкстабазальный отмечался в единичных случаях. В пилорической части сычуга, где нет складок, расположена густая венозная сеть. В толще стенки пилоруса вены формируют мощное сплетение.

Венозная кровь из складок, межскладковых пространств и пилорической части сычуга поступает в подслизистое сплетение, которое представлено

продольными и поперечными венами, в отличие от преджелудков они одностенные. Проходя через мышечную оболочку, они принимают сосуды из межмышечного сплетения, ориентированные по ходу мышечных пучков глубокого – кольцевого и наружного – продольного мышечных слоев. В серозной оболочке внутривенные вены принимают сосуды из подсерозного сплетения и впадают в магистральные вены: левую и правую желудочные, левую и правую желудочносальниковые.

Таким образом, венозное русло сычуга устроено более разнообразно и богаче артериального, что обеспечивается более густым расположением и большими диаметрами сосудов. Богатая сеть анастомозов как в пределах оболочек органа, так и между слоями облегчает возможность выбора направлений оттока крови. Органные вены мышечного типа сычуга характеризуются как одно- и двукорневые вены узкопольного типа с индексом сосудов 30–60; отмечается типологическое соответствие артерий и вен, отражающее функциональное соответствие в притоке и оттоке.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные комплексные исследования раскрывают многие вопросы функциональной морфологии многокамерного желудка у крупного рогатого скота, дают научные сведения для более глубокого понимания пищеварительных процессов и научно обоснованных подходов к рациональному кормлению крупного рогатого скота.

Впервые было выявлено, что многослойный плоский эпителий и эпителиосоединительнотканное образование слизистой оболочки рубца, сетки, книжки и сычуга являются пластичными структурами, способными к адаптивным перестройкам под влиянием смены структуры рациона и физиологического состояния животного. Адаптивные возможности и скорость перестройки в каждой камере имеют свои особенности.

Установлено, что соотношение толщины эпителия над областью расположения соединительнотканного сосочка и областью гребней межсосочковых зон является константным для каждой камеры по основным возрастным периодам постнатального онтогенеза, которые являются критическими в индивидуальном развитии крупного рогатого скота (Л. П. Тельцов с соавт., 2007, 2008). Это соотношение в эпителии рубца крупного рогатого скота не является статичным в возрастном аспекте. Оно уменьшается в два раза в рубце с 81,42 % у новорожденных до 40,49 % у взрослых животных (лактующих коров). Это соотношение определено для широких форм сосочков (листовидные, полуовальные, двух- и трехраздельные). В сетке и книжке оно увеличивается с возрастом.

Определен характер регенераторной пролиферации (по экспрессии Ki-67) эпителиоцитов слизистой оболочки камер желудка. Впервые установлено, что наибольшая пролиферативная активность клеток базального слоя эпителия в рубце и сетке отмечается у телят в возрасте до трех суток жизни. Дока-

зано, что рост и стабилизация структурных компонентов слизистой оболочки и кровеносного русла желудка имеют продолжительный период.

Экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия листочков книжки у новорожденных телят в возрасте 1 и 3 суток достоверно не отличается и ниже, чем в рубце и сетке. У телят в возрасте 7 суток значение этого показателя достоверно увеличивается в 1,81 раза. Доказано, что в рубце, сетке и книжке митотический индекс снижается до восемнадцатилетнего возраста, а затем остается стабильным.

Уточнен характер распределения гладкомышечных волокон собственной пластинки слизистой оболочки эпителиосоединительнотканых образований рубца, сетки и книжки в возрастном аспекте. У телят мышечная пластинка слизистой оболочки обнаруживается у основания сосочков, у коров гладкомышечные клетки больше находятся в центральной части сосочков, у основания сосочков просматриваются единичные клетки. Выявлено наличие большого количества гладкомышечных клеток в складках ячеек сетки первого – третьего порядков от середины до свободного края и наличие единичных клеток или их небольших скоплений по всей высоте складки, от ее середины до основания. Гладкомышечные клетки в толще листочков книжки имеют три слоя и разный характер распределения: их сосредоточено больше в части листочков, расположенных у сетково-книжкового отверстия.

У крупного рогатого скота черно-пестрой породы выявлены четыре варианта и два типа ветвления чревной артерии: смешанный (51,4 %) и рассыпной (48,6 %). Установлены два варианта слияния внеорганных вен желудка.

Выявлено, что внеорганные артерии желудка относятся к сосудам мышечного типа с расщепленной внутренней эластической мембраной. Возрастными изменениями артериальных сосудов являются: увеличение емкости артериального русла (за счет увеличения диаметра); утолщение внутренней эластической мембраны; увеличение количества гладкомышечных клеток и экстрацеллюлярного матрикса, являющихся структурными компонентами комплекса интима-медия; увеличение количества коллагеновых волокон и неравномерное повышение их содержания в различных участках стенок.

Отмечено, что внеорганные вены желудка относятся к венам мышечного типа с преимущественным развитием продольного мышечного слоя в адвентиции. Левая желудочная и правая рубцовые вены имеют хорошо выраженную внутреннюю эластическую мембрану. Для их меди характерно «перистое» расположение гладкомышечных волокон, редкая встречаемость миоцитов с просветленной околядерной зоной, хорошо развитая адвентиция с мощными коллагеновыми и эластическими волокнами, окружающими продольные мышечные пучки и единичные гладкомышечные клетки.

Толщина стенки внеорганных артерий и вен имеет выраженную возрастную динамику и представлена в цифровом эквиваленте, что является перспективным показателем для разработки объективной методики определения возраста и состояния здоровья животного. Индекс Керногана в венах примерно в 4,35–6,56 раза меньше, чем в одноименных артериях. Морфометриче-

ские параметры миоцитов меди артерий и вен статистически неоднородны во всех возрастных группах.

Впервые установлено, что структурно-функциональной единицей слизистой оболочки преджелудков являются зональные микрососудисто-эпителиальные комплексы – эпителиоангионы, развитие которых зависит от пола, возраста, типа питания и физиологического состояния животных. Выявлены органоспецифические закономерности структурно-функциональной организации гемомикроциркуляторного русла серозной, мышечной и слизистой оболочек камер желудка, а также особенности его возрастной перестройки. Установлены критические периоды в постнатальном развитии эпителиальных структур и кровеносного русла желудка крупного рогатого скота. Впервые определена локализация клеток мезенхимального (а-SMA) происхождения и оценена их цитоархитектоника в стенке внеорганных сосудов и эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Выводы

1. Многослойный плоский эпителий и эпителиосоединительнотканые образования слизистой оболочки рубца, сетки, книжки и сычуга являются пластичными структурами, способными к адаптивным перестройкам под влиянием смены типа питания и физиологического состояния животного. Адаптивные возможности и скорость перестройки в каждой камере имеют свои особенности.
2. Соотношение толщины эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых зон является константным для каждой камеры в критические периоды постнатального онтогенеза крупного рогатого скота. В рубце с возрастом оно уменьшается и составляет у новорожденных в возрасте 1 суток 81,42 % и у животных трех – пяти лет – 41,69 %; в сетке увеличивается от 41,64 % до 68,39 %; в книжке – от 52,03 % до 72,93 %.
3. Проллиферативная активность клеток базального слоя эпителия в рубце, сетке и книжке варьирует в зависимости от возраста. В рубце в 1 суточном возрасте индекс Ki-67 составляет 64,8 %, к 7 суточному возрасту он уменьшается в 1,74 раза (37,3 %). В сетке в 1 суточном возрасте индекс Ki-67 составляет 63,5 %, к 7 суточному возрасту он уменьшается в 2,17 раза (29,3 %). В книжке в 1 суточном возрасте индекс Ki-67 составляет 12,4 %, к 7 суточному возрасту он увеличивается в 1,64 раза (20,3 %). В последующем митотический индекс снижается вплоть до восемнадцатимесячного возраста и остается стабильным (в рубце – 15,5 %, сетке – 14,8 %, книжке – 13,7 %).
4. Для чревной артерии крупного рогатого скота черно-пестрой породы характерны четыре варианта и два типа ветвления: смешанный (51,4 %) и рассыпной (48,6 %).

5. Внеорганные артерии желудка являются сосудами мышечного типа. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции у новорожденных составляет в правой рубцовой артерии 1:15,34:5,60, у коров 8–10 лет – 1:32,75:5,48. Основными особенностями их строения являются расщепленная внутренняя эластическая мембрана и мощная медиа, с ориентацией волокон преимущественно поперечно относительно продольной оси сосуда.
6. Внеорганные вены желудка являются сосудами мышечного типа, с преимущественным развитием продольного мышечного слоя в адвентиции. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции в правой рубцовой вене у новорожденных составляет 1:3,25:8,53, у коров 8–10 лет – 1:12,73:15,18. В них хорошо выражена внутренняя эластическая мембрана, «перистое» расположение гладкомышечных волокон, развитая адвентиция с мощными коллагеновыми, эластическими волокнами, окружающими продольные пучки и единичные гладкомышечные клетки.
7. Возрастные изменения внеорганных сосудов характеризуются увеличением емкости русла (за счет увеличения диаметра), утолщением комплекса интима-медиа, увеличением количества гладкомышечных клеток, утолщением внутренней эластической мембраны, увеличением количества коллагеновых волокон и неравномерным их распределением в стенке сосудов.
8. Органные артерии и вены мышечного типа характеризуются как одно- и двуствольные, одно- и двукорневые сосуды узкопольного типа. В рубце и сетке индекс сосудов составляет 30–50, в книжке – 30–40, в сычуге – 30–50. Чаще встречаются сосуды с юкстаапикальным и юкстамезальным, редко – с юкстабазальным уровнями ветвления.
9. Изменения морфометрических параметров гемомикроциркуляторного русла и его морфофункциональная спецификация в каждом слое наиболее значительно происходят в период интенсивного роста эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки.
10. Гемомикроциркуляторное русло серозной и мышечной оболочек в каждой камере желудка устроено типично. Основными элементами, формирующими гемомикроциркуляторное русло серозной оболочки, являются анастомозирующие артериолы диаметром от 20 до 40 мкм. В пределах гемомикроциркуляторного русла в серозной оболочке выделяются пять звеньев. В гемомикроциркуляторном русле мышечной оболочки отчетливо обнаружено шесть звеньев: крупные артериолы, терминальные артериолы, капилляры, посткапиллярные венулы, собирательные венулы, мышечные венулы.
11. В гемомикроциркуляторном русле слизистой оболочки камер желудка в первом (приносящем) звене обнаруживаются сосуды двух типов: крупные и терминальные артериолы. Диаметр их увеличивается с рождения до трех – пяти лет жизни в 1,4 раза. Изменение диаметров сосудов резистивного звена обусловлено возрастом и физиологическим состоянием животных. В обменном звене увеличивается диаметр капилляров в

- 1,61 раза, а в депонирующем звене диаметр сосудов возрастает в 1,4–1,5 раза в течение исследуемого периода.
12. Структурно-функциональной единицей слизистой оболочки преджелудков являются зональные микрососудисто-эпителиальные комплексы – эпителиоангионы, состоящие из эпителия над сосочком собственной пластинки слизистой оболочки и капилляров или посткапиллярных венул, они формируют полимерную структуру, насчитывающую до пятидесяти и более сегментов.
 13. Развитие эпителиоангионов зависит от пола, возраста, структуры рациона и физиологического состояния животного. В рубце у лактирующих коров в сосочках широких форм (цилиндрических, листовидных, грушевидных и полуовальных) сосудистая часть представлена капиллярами диаметром $10,02 \pm 0,23$ мкм или посткапиллярными венулами диаметром $52,73 \pm 3,18$ мкм, в сетке она состоит из капилляров диаметром $7,70 \pm 1,29$ мкм, а в книжке – $10,81 \pm 1,56$ мкм.
 14. В раннем постнатальном онтогенезе крупного рогатого скота (до семи дней жизни) α -SMA⁺ клетки локализуются в рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки, в мышечной пластинке слизистой оболочки в рубце, сетке и книжке, а в сычуге – вокруг желудочных ямок и в мышечной пластинке, а также в меди и адвентиции сосудов, в паравазальной соединительной ткани.

Практические предложения

1. Результаты исследований рекомендуем использовать при установлении возрастных особенностей процессов желудочного пищеварения жвачных животных, а также при выяснении патогенеза заболеваний и совершенствовании способов оперативного вмешательства в различных камерах желудка, при разработке новых методов лечения и профилактики желудочных заболеваний домашних животных.
2. Материалы исследований могут быть использованы в научных целях при написании соответствующих разделов справочных и учебных пособий по сравнительной и возрастной анатомии, гистологии и физиологии крупного рогатого скота.
3. Рекомендуем использовать разработанное устройство для наливки кровеносных сосудов (патент № 2157247 от 10.10.2000) и «Способ иммуногистохимического выявления антигенов в препаратах длительно хранившихся в фиксаторах» (патент № 2627448 от 08.08.2017) в научных целях и деятельности специалистов морфологических лабораторий.

Рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы

Проводимые исследования позволили получить новые фундаментальные данные по функциональной морфологии многокамерного желудка крупного

рогатого скота и создают базу для рациональных подходов в кормлении этого вида животных с применением новых технологий содержания.

Дальнейшие исследования должны быть направлены: на выяснение влияния различных рационов кормления на морфофункциональное состояние эпителиосоединительнотканых образований и других структур желудочно-кишечного тракта крупного рогатого скота, на детализацию роли структур желудочно-кишечного тракта и выяснение механизмов перестройки в зависимости от типа питания с целью управления процессами повышения продуктивности этого вида животных.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК Министерства науки и высшего образования РФ

1. Шпыгова, В. М. Динамика возрастных изменений толщины стенки левой желудочной и левой желудочносальниковой артерий желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2008. – Т. 4, № 20-1. – С. 23–25.
2. Шпыгова, В. М. Изменение гистоархитектоники стенки правой рубцовой артерии желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе / В. М. Шпыгова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2008. – № 4(13). – С. 193–196.
3. Шпыгова, В. М. Внутрстеночные артерии рубца желудка телят чернопестрой породы месячного возраста / В. М. Шпыгова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2009. – № 1-2. – С. 93–94.
4. Шпыгова, В. М. Морфофункциональные особенности кровеносного русла рубца крупного рогатого скота в раннем постнатальном онтогенезе / В. М. Шпыгова // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2009. – Т. 196. – С. 305–309.
5. Шпыгова, В. М. Артерии и вены стенки сетки и книжки крупного рогатого скота в раннем постнатальном онтогенезе / В. М. Шпыгова // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2009. – Т. 197. – С. 412–418.
6. Шпыгова, В. М. Возрастные особенности венозного русла слизистой оболочки рубца желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2010. – Т. 137, № 4. – С. 224.
7. Шпыгова, В. М. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сетки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2012. – Т. 141, № 3. – С. 181.
8. Шпыгова, В. М. Артериальная микроваскуляризация слизистой оболочки книжки желудка новорожденных телят / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2014. – Т. 145, № 3. – С. 227.

9. Шпыгова, В. М. Динамика морфометрических параметров листочков книжки телят черно-пестрой породы / В. М. Шпыгова // Вестник АПК Ставрополя. – 2015. – № S1. – С. 40–43.
10. Шпыгова, В. М. Васкуляризация эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки рубца крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Вестник КрасГАУ. – 2017. – № 11 (134). – С. 88–94.
11. Шпыгова, В. М. Динамика изменений морфометрических параметров гемомикроциркуляторного русла сетки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Вестник АПК Ставрополя. – 2018. – № 2 (30). – С. 68–71.
12. Шпыгова, В. М. Постнатальный морфогенез эпителия слизистой оболочки сетки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2018. – Т. 153, № 3. – С. 323–324.
13. Шпыгова, В. М. Возрастные особенности гемомикроциркуляторного русла слизистой оболочки книжки крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 2 (28). – С. 118–122.
14. Шпыгова, В. М. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла слизистой оболочки сычуга крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 3 (29). – С. 83–86.
15. Шпыгова, В. М. Динамика морфометрических параметров миоцитов правой рубцовой артерии желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко // Международный вестник ветеринарии. – 2018. – № 4. – С. 135–139.
16. Шпыгова, В. М. Морфологическое обоснование места оперативного вмешательства на желудке крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко, О. В. Дилекова // Известия Международной академии аграрного образования. – 2018. – Т. 2, вып. 42. – С. 156–160.
17. Шпыгова, В. М. Постнатальный морфогенез меди правой рубцовой вены желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 2. – С. 98–102.

Монографии

18. Груздев, П. В. Морфология сосудистого русла желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе : монография / П. В. Груздев, **В. М. Шпыгова**. – Ставрополь : Изд-во «Кавказский край», 2005. – 188 с.

Патенты

19. Пат. 2157247 Российская Федерация, МПК 7 А 61 М 1/00. Устройство для наливки кровеносных сосудов / Груздев П. В., Губанова Г. Н., **Шпыгова В. М.**, Беляев В. А., Порублев В. А. ; заявители и патентообладатели Груздев Павел Васильевич, Губанова Галина Николаевна, Шпыгова Ва-

- лентина Михайловна, Мещеряков Владимир Анатольевич, Беляев Валерий Анатольевич, Порублев Владислав Анатольевич. – № 98102293/14 ; заявл. 30.01.1998 ; опубл. 10.10.2000, Бюл. № 28. – 8 с.
20. Пат. 2627448 Российская Федерация, МПК G01N 33/5. Способ иммуногистохимического выявления антигенов в препаратах органов продуктивных и непродуктивных животных длительного хранения в фиксаторах / Трухачев В. И., Дилекова О. В., Шахова В. Н., Криворучко А. Ю., Скрипкин В. С., **Шпыгова В. М.**, Мещеряков В. А., Михайленко В. В. ; заявитель и патентообладатель ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет». – № 2016113045 ; заявл. 05.04.2016 ; опубл. 08.08.2017, Бюл. № 22. – 4 с.

Публикации в изданиях, индексируемых в Web of Science и Scopus

21. Organ-specific features of the terminal bloodstream of the grid of the stomach of cattle / **V. M. Shpygova**, O. V. Dilekova, V. V. Mikhaylenko, V. A. Meshcheryakov, N. A. Pisarenko // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. – 2018. – № 9 (6). – P. 1234–1238.
22. Features changes in the morphometric parameters of the organ circulatory grid of the cattle stomach / **V. M. Shpygova**, O. V. Dilekova, A. N. Kvochko, S. N. Lutsuk, V. V. Mikhaylenko // Dusunen Adam. – 2019. – Vol. 10(1). – P. 2050–2054.
23. Morphometric characteristics of bovine rumen epithelium in postnatal ontogenesis / **V. M. Shpygova**, O. V. Dilekova, A. N. Kvochko, V. A. Meshcheryakov, V. V. Mikhaylenko // Dusunen Adam. – 2019. – Vol. 10(1). – P. 2063–2067.

Публикации в материалах конференций и других научно-практических изданиях

24. Груздев, П. В. Возрастные особенности микроструктуры стенки сосудов желудка жвачных животных / П. В. Груздев, **В. М. Шпыгова** // Морфология. – 1996. – Т. 109, № 2. – С. 46.
25. Морфогенез слизистой оболочки сетки, книжки и сычуга желудка крупного рогатого скота в пре- и постнатальном онтогенезе / П. В. Груздев, В. А. Беляев, **В. М. Шпыгова**, Г. Н. Губанова, В. А. Мещеряков // Морфология. – 1998. – Т. 113, № 3. – С. 39.
26. Морфогенез слизистой оболочки рубца желудка крупного рогатого скота в пре- и постнатальном онтогенезе / П. В. Груздев, В. А. Беляев, **В. М. Шпыгова**, Г. Н. Губанова, В. А. Мещеряков // Морфология. – 1998. – Т. 113, № 3. – С. 40.
27. Сравнительная и возрастная морфология слизистой оболочки желудка домашних и диких жвачных животных / П. В. Груздев, **В. М. Шпыгова**, Г. Н. Губанова, В. А. Мещеряков, В. А. Беляев // Актуальные вопросы

- видовой и возрастной морфологии животных и пути совершенствования преподавания морфологических дисциплин : сб. науч. тр. по материалам Междунар. конф. ветеринарных морфологов / БГСХА. – Улан-Удэ, 1998. – С. 77–79.
28. Груздев, П. В. Вариабельность чревной артерии у домашних и диких жвачных животных / П. В. Груздев, **В. М. Шпыгова** // Актуальные проблемы инвазионной, инфекционной и незаразной патологии животных : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2003. – С. 218–221.
29. Груздев, П. В. Сравнительная морфология слизистой оболочки рубца домашних и диких жвачных животных / П. В. Груздев, **В. М. Шпыгова** // Актуальные вопросы зоотехнической науки и практики как основа улучшения продуктивных качеств и здоровья сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам II Междунар. науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2003. – С. 302.
30. Груздев, П. В. Морфология и кровоснабжение желоба сетки и книжки крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе / П. В. Груздев, **В. М. Шпыгова** // Актуальные проблемы охраны здоровья животных : сб. науч. тр. по материалам II Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 65-летию факультета вет. медицины СтГАУ. – Ставрополь, 2004. – С. 86–93.
31. Шпыгова, В. М. Изменение клапанного индекса венозных сосудов желудка крупного рогатого скота в связи с возрастом / В. М. Шпыгова // Актуальные проблемы ветеринарной медицины : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 60-летию ф-та вет. мед. Ульяновской ГСХА. – Ульяновск, 2003. – Т.1. – С. 27–28.
32. Шпыгова, В. М. Возрастные изменения толщины стенки правой рубцовой артерии желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Актуальные проблемы ветеринарного акушерства, гинекологии и биотехники размножения животных : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2007. – С. 83–85.
33. Шпыгова, В. М. Внутрстеночные артерии, анастомозы и сплетения сычуга желудка крупного рогатого скота двухнедельного возраста / В. М. Шпыгова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 72-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2008. – С. 162–164.
34. Шпыгова, В. М. Артерии слизистой оболочки краниального мешка рубца новорожденных телят черно-пестрой породы / В. М. Шпыгова, О. И. Севостьянова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 73-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2009. – С. 121–124.
35. Шпыгова, В. М. Интрамуральные вены, анастомозы и сплетения книжки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Актуальные проблемы биологии и ветеринарной медицины мелких домашних животных: сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию

- кафедры анатомии и гистологии с.-х. животных, 110-летию со дня рождения профессора Н. И. Акаевского / УГАВМ. – Троицк, 2009. – С. 125–127.
36. Шпыгова, В. М. Вены эпителиосоединительнотканых образований рубца жвачных животных / В. М. Шпыгова, В. А. Мещеряков // Управление функциональными системами организма : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. интернет-конференции, посвящ. 80-летию кафедры физиологии СтГАУ. – Ставрополь, 2010. – С. 45–46.
 37. Шпыгова, В. М. Венозное звено микроциркуляторного русла складок сычуга новорожденных телят / В. М. Шпыгова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 74-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2010. – С. 78–80.
 38. Шпыгова, В. М. Интрамуральные артерии сетки крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 75-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2011. – С. 74–75.
 39. Шпыгова, В. М. Васкуляризация эпителиосоединительнотканых образований сетки крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 76-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2012. – С. 98–100.
 40. Шпыгова, В. М. Венозное звено сосудистого русла больших листочков книжки крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Механизмы и закономерности индивидуального развития организма млекопитающих : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф, посвящ. памяти профессора Э. Ф. Ложкина / Костромская ГСХА. – Караваево, 2013. – Т. 1. – С. 194–195.
 41. Шпыгова, В. М. Вены эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки книжки крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова, Д. Р. Арзуманян, Э. В. Дахкурян // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 77-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2013. – С. 68–70.
 42. Шпыгова, В. М. Особенности артериальной микровазуляризации листочков книжки новорожденных телят / В. М. Шпыгова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 78-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2014. – С. 105–107.
 43. Шпыгова, В. М. Особенности эпителиосоединительнотканых образований сетки новорожденных телят / В. М. Шпыгова, А. Д. Кулиева // Инновации и современные технологии в сельском хозяйстве : сб. науч. тр. по материалам Междунар. интернет-конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2015. – С. 268–271.
 44. Шпыгова, В. М. Источники кровоснабжения желоба сетки и книжки телят / В. М. Шпыгова // Инновации и современные технологии в производстве и переработке сельскохозяйственной продукции : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2016. – С. 658–659.

45. Шпыгова, В. М. Особенности клапанного аппарата венозных сосудов рубца желудка телят / В. М. Шпыгова // Инновационные технологии в сельском хозяйстве, ветеринарии и пищевой промышленности : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2017. – С. 242–244.
46. Шпыгова, В. М. Особенности сосочков рубца телят в первые сутки после рождения / В. М. Шпыгова // Актуальные вопросы патологии, морфологии и терапии животных : сб. науч. тр. по материалам 19-й Междунар. науч.-метод. конф. по патологической анатомии животных / СтГАУ. – Ставрополь, 2018. – С. 213–216.
47. Шпыгова, В. М. Терминальное кровеносное русло мышечной оболочки сетки телят / В. М. Шпыгова // Саратовский форум ветеринарной медицины и продовольственной безопасности Российской Федерации : сб. науч. тр. по материалам Нац. науч.-практ. конф. – Саратов, 2018. – С. 236–238.
48. Шпыгова, В. М. Динамика морфометрических параметров органного кровеносного русла сетки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Проблемы видовой и возрастной морфологии : сб. науч. тр. по материалам Всероссийской науч.-практ. конф. – Улан-Удэ, 2019. – С. 158–164.

Научно-методические рекомендации

49. Шпыгова, В. М. Морфологическая и иммуногистохимическая оценка эпителия и кровеносных сосудов слизистой оболочки преджелудков крупного рогатого скота : методические рекомендации / В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко. – Ставрополь : Ставропольский ГАУ, 2018. – 44 с. – (Утверждены на заседании секции зоотехнии и ветеринарии Отделения сельскохозяйственных наук РАН по направлению фармакология и терапия, протокол № 2 от 10 июля 2018 г.)
50. Шпыгова, В. М. Комплексное исследование слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота : методические рекомендации / В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко, В. С. Скрипкин, А. Н. Трегубов. – Ставрополь : Ставропольский ГАУ, 2018. – 40 с. – (Утверждены комиссией научно-технического совета секции животноводства Министерства сельского хозяйства Ставропольского края, протокол № 1 от 14 мая 2018 г.)

Подписано в печать 17.09.2019. Формат 60x84 $\frac{1}{16}$.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 2,0. Тираж 100. Заказ № 357.

Отпечатано в типографии издательско-полиграфического комплекса СтГАУ
«АГРУС», г. Ставрополь, ул. Пушкина, 15.