

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«СТАВРОПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

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

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени доктора
биологических наук

Научные консультанты:

доктор биологических наук, профессор
Груздев П.В.

доктор биологических наук, профессор
Квочко А.Н.

Ставрополь – 2019

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	13
1.1. Морфология слизистой оболочки желудка жвачных животных.....	13
1.2. Пролиферативный потенциал клеток многослойного плоского эпителия млекопитающих.....	35
1.3. Внеорганные артерии и вены желудка жвачных животных.....	40
1.4. Микроструктура стенки артерий и вен млекопитающих.....	45
1.5. Внутрстеночные сосуды пищеварительного тракта млекопитающих...	53
1.6. Микроциркуляторное русло желудочно-кишечного тракта млекопитающих.....	58
2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	70
2.1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	70
2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ АНАЛИЗ.....	77
2.2.1. Постнатальный морфогенез слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота.....	77
2.2.1.1. Динамика морфометрических параметров эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка.....	77
2.2.1.2. Динамика морфометрических параметров эпителия слизистой оболочки преджелудков.....	100
2.2.1.3. Микротомографические параметры эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки преджелудков в постнатальном онтогенезе.....	119
2.2.1.4. Динамика пролиферативного потенциала клеток эпителия слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота.....	132
2.2.2. Постнатальный морфогенез внеорганных артерий и вен желудка крупного рогатого скота.....	139
2.2.2.1. Особенности ветвления внеорганных артерий желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.....	139
2.2.2.2. Особенности слияния внеорганных вен желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.....	151
2.2.2.3. Микроструктура стенки внеорганных артерий и вен желудка крупного рогатого скота.....	162
2.2.3. Органное кровеносное русло желудка крупного рогатого скота ..	215

2.2.3.1. Постнатальный морфогенез органических артерий мышечного типа рубца крупного рогатого скота.....	216
2.2.3.2. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла рубца крупного рогатого скота.....	225
2.2.3.3. Постнатальный морфогенез органических вен мышечного типа рубца крупного рогатого скота.....	249
2.2.3.4. Постнатальный морфогенез органических артерий мышечного типа сетки крупного рогатого скота	256
2.2.3.5. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сетки крупного рогатого скота	261
2.2.3.6. Постнатальный морфогенез органических вен мышечного типа сетки крупного рогатого скота	268
2.2.3.7. Постнатальный морфогенез органических артерий мышечного типа книжки крупного рогатого скота	272
2.2.3.8. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла книжки крупного рогатого скота	280
2.2.3.9. Постнатальный морфогенез вен мышечного типа книжки.....	286
крупного рогатого скота.....	286
2.2.3.10. Постнатальный морфогенез органических артерий мышечного типа сычуга крупного рогатого скота.....	291
2.2.3.11. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сычуга крупного рогатого скота.....	298
2.2.3.12. Постнатальный морфогенез органических вен мышечного типа сычуга крупного рогатого скота.....	304
3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	309
4. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	316

ВВЕДЕНИЕ

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 внутрискладчатая 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 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. Зеленецкий 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 эпителиосоединительноткаными 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 внеорганного 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 (α -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 ис-

следуемых 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 (α -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 α -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 г.

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 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 слизистой 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 обусловлена сменой типа питания крупного рогатого скота.
2. Изменения параметров внеорганного и органного артериального и венозного 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 обусловлены 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 государ-

ственный 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 государственный 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 Ставрополя», «Морфология», «Известия Международной академии аграрного образования», «Международный вестник ветеринарии», «Вестник КрасГАУ», «Иппология и ветеринария»). 3 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.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Морфология слизистой оболочки желудка жвачных животных

Виды жвачных животных охватывают большое разнообразие экологических ниш и, следовательно, демонстрируют большое разнообразие морфофизиологических адаптаций (R. A. Prins, M. J. H. Geelen, 1971; M. Clauss, M. Lechner-Doll, W. J. Streich, 2003; J. Hummel et al., 2005; J. Hummel et al., 2006; A. Schwarm et al., 2009; D. W. H. Müller et al., 2011; W. O. Odadi et al., 2011; H. Jerbi, W. Pérez, 2013; A. Schwarm et al., 2013; C. Sauer et al., 2016; M. Clauss, J. Hummel, 2017).

По особенностям трофических адаптаций предложена современная классификация жвачных животных на три группы: собиратели высокопитательных (концентрированных) кормов, потребители грубых кормов и промежуточная группа со смешанным питанием и повышенной пластичностью. Крупный рогатый скот относится к потребителям грубых кормов. Они низкоизбирательны, имеют более крупный рубец, в котором грубый клетчатковый корм дольше задерживается для более полной обработки симбионтами, и крупную книжку с большой всасывательной поверхностью листков (P. M. Хацаева, 2015; M. Clauss et al, 2010; Z. Karakoç, H. Sağsöz, M. A. Ketani, 2016).

В процессе онтогенеза у жвачных животных «...происходит усложнение организации пищеварительного тракта для достижения конечной цели – приспособления к смене одних кормов на другие» (В. И. Приходько, 2008).

П. А. Ильин (1964, 1970, 1978) изучил синтез гликогена в слизистой оболочке органов ротоглотки, пищевода и сложного желудка в связи с эмбриональным пищеварением и установил у плодов крупного рогатого скота раннюю морфогистохимическую дифференциацию сложного желудка.

Для осуществления функции пищеварения немаловажное значение имеет структура рациона, то есть соотношение (в процентах питательности) отдельных групп кормовых средств (А. Я. Рябиков, А. М. Белобороденко, А.

Д. Ромащенко, 2013; А. М. Белобороденко, Т. А. Белобороденко, М. А. Белобороденко, 2015; N. B. Kristensen et al., 2007; M. Vestergaard et al., 2013; R. Voldas et al., 2014; L. F. L. Cavalcanti et al., 2014; S. S. Barros et al., 2015; R. F. Lima et al., 2015; R. P. Maciel et al., 2016; J. C. McCann et al., 2016).

Всасывание питательных веществ в желудке в основном зависит от строения его стенки, степени васкуляризации и площади соприкосновения с пищевой массой (Н. С. Шевелев с соавт., 2001; Н. С. Шевелев, А. Г. Грушкин, 2003; G. Michel, 1978). В связи с этим всестороннее исследование морфологии слизистой оболочки многокамерного желудка заслуживает особого внимания.

Рубец (*rumen*), как известно, является самым крупным отделом желудка, у новорожденных – второй по величине после сычуга. Правыми и левыми продольными и добавочными, поперечными, краниальными и каудальными, правыми и левыми желобами рубец делится на дорсальный, вентральный мешки, каудодорсальный, каудовентральный слепые мешки и преддверие рубца или краниальный мешок. Со стороны слизистой оболочки указанным желобам соответствуют складки или тяжи с утолщенной мышечной оболочкой. Стенка рубца состоит из серозной, мышечной, подслизистой и слизистой оболочек. Серозная оболочка очень тонкая, покрывает рубец снаружи. Мышечная оболочка состоит из наружного – продольного и внутреннего – кольцевого или циркулярного мышечных слоев. Подслизистая основа состоит из рыхлой соединительной ткани. Наибольшее внимания заслуживает слизистая оболочка рубца, которая представлена эпителиосоединительнотканными выростами – сосочками различной формы.

Отдельные бугорки сосочков рубца у крупного рогатого скота впервые появляются на третьих-четвертых месяцах внутриутробного развития, первоначально в краниальном мешке рубца и несколько позже – в других отделах рубца. Количество сосочков с возрастом плода увеличивается (Н. Д. Вишневецкая, 1960; З. А. Силиня, 1958, 1963; А. А. Туревский, 1963; В. Х. Калнциема, 1970; Л. В. Давлетова 1974, Н. В. Зеленецкий с соавт., 2017).

Н. Amasaki, M. Daigo (1988) и J. M. Vivo et al. (1990) наблюдали закладку сосочков рубца у крупного рогатого скота в собственной пластинке слизистой оболочки в начале четвертого, а оформившиеся сосочки несколько в более поздние сроки – в начале 5-го месяца беременности. Кроме того, они наблюдали отшелушивание некоторых эпителиоцитов со слизистой оболочки рубца. Накопление гранул кератогиалина в поверхностном слое эпителия рубца отмечали с пятого месяца внутриутробного развития.

Общая площадь внутренней поверхности рубца значительно увеличивалась с возрастом плода, что свидетельствует о последовательном развитии новых сосочков рубца, появляющихся в местах среди более старых (Н. Amasaki, M. Daigo, 1987).

А. Н. К. Osman и R. Berg (1981) изучая гистогенез слизистой оболочки желудка у плодов и новорожденных египетского буйвола установили, что базальный слой эпителия сначала состоит из 2-4 клеточных пластов, а в дальнейшем он представляет собой один ряд столбчатых клеток. Поверхностный слой сначала образован примерно 9 клеточными пластами, их количество увеличивается до 28-35, в зависимости от отдела рубца. Образование сосочков собственной пластинки слизистой оболочки наблюдается у плодов 3 месяца сначала в краниальном и в каудовентральном слепом мешках одновременно. У новорожденного теленка только кончики сосочков проецируются в разной степени в просвет желудка.

У плодов овец развитие сосочков к концу среднеплодного периода в стенке рубца описывали А. А. Свидинский (1980) и О. В. Дилекова (2004).

А. J. Franco et al. (1992) отмечали у овец гистодифференцировку рубца на 33 сутки внутриутробного развития. Закладку сосочков собственной пластинки слизистой оболочки они наблюдали на 42 сутки, а на 61 сутки сосочки рубца появлялись на поверхности эпителиального слоя.

А. J. Franco et al. (2004) проводили детальное гистоморфометрическое исследование на эмбрионах и плодах оленей с начальных стадий пренатальной жизни до рождения. Появление рубцовых сосочков они описали на 142 сутки

пренатального развития, как инвагинации базальной зоны по направлению к просвету органа, потянув с собой собственную пластинку слизистой оболочки и подслизистую основу.

Наибольшего развития сосочки достигают после рождения, начиная с момента приема грубого корма. J. L. Vicenal, C. P. Maala и R. J. T. Ducusin (2016), исследуя развитие сосочков рубца телят от двухнедельного возраста до 60 суток под влиянием различных рационов кормления, установили, что наиболее значительные различия отмечаются по толщине эпителия и мышечной пластики слизистой оболочки сосочков. Пальцевидные и языковидные формы сосочков были преобладающими. Ими были отмечены сложные ветвления сосочков. Этими же учеными были установлены значительные различия в анатомических особенностях сосочков у телят, выращенных на различных рационах. С их данными согласуются результаты исследований В. J. Suarez et al. (2007) и К. Govil et al. (2017).

М. D. McGavin и J. L. Morrill (1976) изучая шестинедельных телят, которых кормили концентратами и сеном люцерны установили, что у них сосочки были сплюснуты и имели преимущественно языковидную форму на дне краниального мешка рубца. У телят, получавших концентраты, а также измельченную люцерну имелись языковидные, округлые и пальцеобразные сосочки. У телят, получавших только концентраты, или концентраты с сывороткой, развивались мелкие, узловатые, разветвленные сосочки, которые имели форму цветной капусты и были сильно паракератотичны, располагались на поперечных складках на дне краниального мешка рубца, на зигзагообразных складках в других местах этого органа, за исключением стенки свода дорсального мешка. Авторы наблюдали переход от языковидных к узелковидным сосочкам под воздействием рациона на дне краниального мешка рубца в незначительной степени.

Ю. Н. Алехин и С. Р. Ужахов (2015) рекомендуют при организации кормления телят вводить в рацион, начиная с 5–7-го дня концентраты (предс

тартер, целые зерна овса или кукурузы), а с 9–10-го дня – сено, для более раннего становления функции преджелудков.

J. A. Coverdale et al. (2004) изучали влияние степени измельчения фуража и зерна и структур рационов на развитие и рост рубца у телят молочного периода. Авторы установили, что структуры рационов, содержащих не только зерно, но и сено (7,5% и 15%) более благоприятно изменяют среду рубца, что приводит к увеличению потребления и повышению эффективности корма.

R. L. V. Baldwin et al. (2004) указывали на то, что улучшение режима питания телят в период отлучения от молока в возрасте от 3 до 4 недель очень важно, так как ткани пищеварительного канала перестраиваются от усвоения глюкозы, поставляемой из молока на метаболизм короткоцепочечных жирных кислот, как первичных энергетических субстратов, что необходимо для начала созревания эпителия рубца. С их данными согласуются результаты исследований I. Kehoe, C. D. Dechow и A. J. Heinrichs (2007).

A. S. Chaves et al. (2014) и J. X. Xiao et al. (2016) изучая влияние различных кормовых добавок, пришли к заключению, что обработка корма может влиять на развитие рубца у новорожденных телят и потенциально определять продуктивность животных.

S. J. Meale et al. (2016) установили, что характер отлучения, считающийся самым напряженным и значительным периодом, который влияет на способность теленка адаптироваться к «драматическому» сдвигу в питании и, таким образом, может обуславливать тяжесть производственных потерь за счет перехода к отъему. Авторы испытали две стратегии отъема - постепенный (понижающий) и резкий, для введения твердых кормов, инициирующих ускорение ферментации в рубце.

М. В. Щипакин с соавт. (2017) установили возрастные закономерности морфологии многокамерного желудка телят, которые необходимо учитывать при кормлении и разработке мероприятий по профилактике патологий желудочно-кишечного тракта у новорождённых жвачных животных.

В. М. Шпыгова (2018) отметила, что в рубце новорожденных телят в первые сутки после рождения сосочки уже сформированы, высота их в краниальном и вентральном мешках несколько больше, чем в других отделах рубца, можно различить сосочки по форме цилиндрические и нитевидные.

V. Neubauer et al. (2018) отмечали важность оценки развития рубца у телят путем измерения длины, ширины и плотности расположения его сосочков, свои исследования авторы проводили, используя микрокомпьютерную томографию (микро-КТ).

G. E. Swan и H. B. Groenewald (2000) установили, что сосочки рубца более развиты у ягнят, получавших сено, по сравнению с ягнятами, которых вскармливали только молоком. G. S. M. Neiva et al. (2006) также указывают на стимулирующее влияние грубого корма на развитие сосочков рубца у овец.

Т. Л. Красовская (2012), С. И. Новопашина и Т. Л. Красовская (2012, 2013) изучали морфофизиологические и продуктивные показатели козлят при вскармливании гумивала, который способствовал лучшему развитию многокамерного желудка козлят. Так, в 7 месяцев рубец у животных контрольной группы по массе был меньше на 4,40%, сетка – на 27,27%, книжка – на 26,32%, сычуг – на 14,83% по сравнению с козлятами опытной группы. Этими же авторами был проведен эксперимент по добавлению баранчикам в возрасте одной недели в рацион сена и овса, что способствовало развитию рубца, сетки и книжки. В двухмесячном возрасте между группами молодняка наблюдались некоторые различия, а к семимесячному возрасту эти различия возросли до достоверной величины. Так, по массе рубец баранчиков опытной группы был больше, чем в контрольной на 7,60%, сетка – на 12,09%, книжка – на 5,21%, а сычуг – на 4,22%.

Влияние системы кормления и породы на развитие сосочков в рубце у козлят отмечали P. P. S. de Souza et al. (2016).

F. K. Oğuz et al. (2015) изучив влияние добавления живой культуры дрожжей на откорм, некоторые показатели крови и гистологические показа-

тели структур слизистой оболочки у козлят зааненской породы, пришли к заключению о достоверном уменьшении длины сосочков в вентральном мешке рубца по сравнению с контрольной группой при отсутствии влияния на показатели крови и незначительном влиянии (1%) на показатели откорма.

По данным П. В. Груздева (1975), в рубце коровы встречаются семь видов сосочков: ланцетовидные, цилиндрические, листовидные, грушевидные, конусовидные, нитевидные и булавовидные.

А. И. Лихачев (1957, 1962) установил, что количество сосочков в рубце коров остфризской породы составляет 30-40 штук на 1 см², у жирномолочных коров в рубце они обычно выше и шире, чем у животных с низким процентом жира в молоке (3,1%).

Г. Н. Губановой (1984, 1986) отмечено, что у мелких жвачных наибольшее количество сосочков расположено в краниальном мешке рубца. Наиболее часто встречаются ланцетовидные, цилиндрические, листовидные, грушевидные, нитевидные и полуовальной формы сосочки.

О. М. Анненкова (1999, 2006), А. В. Малявский и О. М. Анненкова (2004) в рубце северного оленя выявили девять, а у лося – семь форм сосочков.

Особенности эволюционных адаптаций рубца у взрослых коз в условиях пустыни изучал N. Silanikove (2000) и отметил их способность быстро приспосабливаться к изменениям внешней среды.

П. В. Груздев и Е. В. Бондарь (2005) в рубце у косуль отметили большое разнообразие форм сосочков и дополнительно описали крючковидные, двубугристые, двураздельные и игольчатые сосочки. Кроме того, ими была предпринята попытка описать сосочек как морфологическую единицу, выделив на нем верхушку, тело, основание, два края и две поверхности.

Р. М. Хацаевой (2002, 2003, 2004, 2006, 2014-2016) исследованы морфофункциональные особенности камер желудка шести видов диких и домашних жвачных с разной пищевой специализацией: сайгак, архар, снежный баран, домашняя овца, безоаровый козел, дагестанский тур. Автором установлены осо-

бенности, выражающиеся в различии у разных видов в абсолютных и относительных показателях размеров, форм и количестве макроструктур слизистой оболочки камер желудка, а также разным рельефе поверхности эпителия камер и значительном разнообразии количества, морфологии и популяций симбионтов в преджелудках.

Фаза растительного питания – завершающий этап раннего онтогенеза животного, во многом закрепляющий адаптацию организма к условиям внешней среды и питанию растительными кормами. В этот период происходит весьма активный рост и созревание всех органов и систем в соответствии с генетической программой животного на основе взаимодействия «генотип-среда» (С. Ю. Завалишина, И. Н. Медведев, 2012; F. N. Owens, P. Dubeski, C. F. Hanson, 1993).

Многослойный плоский эпителий, выстилающий преджелудки у жвачных животных может быть двух типов - неороговевающий и ороговевающий.

Как известно, в неороговевающем эпителии различают базальный, шиповатый и поверхностный слои:

1) *базальный слой* – это клетки, лежащие на базальной мембране и являющиеся камбиальными;

2) *шиповатый слой* – это вставшие на путь дифференцировки по программе многослойного эпителия клетки неправильной многоугольной формы с округлыми ядрами, имеющие многочисленные короткие отростки («шипы»), которые участвуют в образовании десмосом с такими же отростками соседних клеток;

3) *слой плоских клеток* – самый поверхностный, с узкими, палочковидными ядрами, ориентированными параллельно поверхности пласта, его клетки постоянно слущиваются (десквамируют) в полость желудка.

В. Л. Быков и Е. А. Исаева (2006) и J. Jankowski et al. (1993) выделяют в пищеводе человека базальный, шиповатый промежуточный и шиповатый поверхностный. И. Ю. Диденко, А. В. Петров и В. В. Спицин (2012) также выделяют три слоя в неороговевающем эпителии ротовой полости человека.

У взрослых животных слизистая оболочка рубца выстлана многослойным плоским ороговевшим эпителием, высота которого может достигать 0,05 мм у овец. Число рядов руменоцитов варьирует от 15 до 20 шт. (Н. С. Шевелев, А. Г. Грушкин, 2003; С. Graham, N. L. Simmons, 2005).

В ороговевающей эпителии, по данным А. А. Туревского (1963) и Ю. Т. Техвер (1974), различают базальный, шиповатый, зернистый и роговой слои:

а) *базальный слой* — слой клеток с овальными ядрами, расположенными перпендикулярно к базальной мембране, непосредственно к ней прилегающий и повторяющий ее извилистый ход; некоторые эпителиоциты этого слоя являются стволовыми, данный слой называется также ростковым (камбиальным);

б) *шиповатый слой* — его клетки, имеют округлые ядра и шиповатую, полигональную форму, связаны между собой многочисленными десмосомами и располагаются в 5-10 слоев; кератиновых тонофибрилл в клетках становится больше, и они располагаются концентрически вокруг ядра;

в) *зернистый слой* — его составляют уплощенные клетки, заполненные базофильными гранулами «кератогиалина» — агрегатами кератиновых тонофибрилл на поверхности гранул белка филагрина; клетки расположены в 3–4 слоя;

д) *роговой слой* — этот слой в эпителии преджелудков самый тонкий, он состоит из немногих слоев ороговевших безъядерных эпителиоцитов — роговых чешуек.

По физиологическим признакам четыре слоя можно объединить в два отдела: производящий и защитный. Производящий включает базальный слой и часть шиповатого слоя, а защитный включает фрагменты шиповатого, зернистого и рогового слоев (В. Л. Быков, Е. А. Исаева, 2006; K. Geoboes, V. Desment, 1978). При неблагоприятных воздействиях клетки защитного отдела набухают и закрывают межклеточные пространства, регулируя поступление различных веществ (R. Zitnan, 1994, 1998, 2003, 2005).

По данным J. M. Vivo, A. Robina (1990) и G. V. Pelagalli (2007), роговой и зернистый слои эпителия слизистой оболочки преджелудков очень плотные

и являются барьером от вредных частиц, которые содержатся в полости желудка. Многочисленные межклеточные пространства в базальном и шиповатом слоях включаются в механизмы абсорбции свободных жирных кислот и жидкостей.

Знание морфологической адаптации рубцового сосочка, играющего важную роль в поглощении летучих жирных кислот у животных различных половозрастных групп и различного физиологического состояния, ограничено. У сухостойных коров и у коров раннего периода лактации его изучали K. Dieho et al. (2016), у бычков на откорме – K. Holtenius, Y. Ridderstrale и S. Esmann (1994).

Внутриэпителиальный метаболизм летучих жирных кислот, особенно бутирата, помогает поддерживать градиент концентрации между цитозолем и просветом, тем самым облегчая абсорбцию. Это может иметь важные последствия для функции эпителиального барьера рубца и воспалительной реакции, часто связанной с подострым ацидозом рубца (J. C. Plaizier et al., 2008; G. B. Penner et al., 2011).

R. R. Hofmann (1989) исследовал поперечный разрез сосочка рубца у многих видов диких жвачных животных и отметил увеличенные диаметры венул в подэпителиальном пространстве и снижение поверхностного эпителиального слоя клеток, способствующие быстрому всасыванию в летний сезон.

Влияние сезонного кормления на микрофлору и сосочки рубца у взрослых оленей и других арктических копытных установили N. LeadeR-Williams и C. Ricketts (1981), R. G. Lentle, I. M. Henderson и K. J. Stafford (1996), K. K. Knott, P. S. Barboza и R. T. Bowyer (2005), а также S. Gnat et al. (2018).

Различное строение слизистой оболочки у овцебыка и северного оленя описывали H. Staaland, J. Z. Adamczewski и A. Gunn (1995), так как первые питаются преимущественно злаковыми травами, а вторые – более грубым травостоем.

С. Н. Чебаков (2012) отмечает сезонный и неравномерный характер развития рубца у маралов: в летний сезон энергия роста несколько опережает показатели зимнего периода в связи с разной структурой рациона, обусловленной природными и климатическими условиями.

T. Sakata и H. Tamate (1978) установили, что увеличение скорости интра-руминальной продукции летучих жирных кислот способствует пролиферации эпителиальных клеток рубца.

K. Dieho et al. (2016) изучая влияние различных структур рационов на образование летучих жирных кислот (ЛЖК) у голштинофризской породы коров, отмечали увеличение площади поверхности сосочков, в основном за счет увеличения его ширины. Ими отмечено, что значительное увеличение количества микрофлоры, индуцирует рост сосочков, снижая их толщину и толщину их эпителия в период лактации. Это, по мнению авторов, потенциально облегчает всасывание летучих жирных кислот.

J. G. Welch (1982) и W. H. Hoover (1986) описал влияние pH рубца на перевариваемость целлюлозы и развитие сосочков рубца.

V. Neubauer et al. (2018) использовали в качестве диагностического инструмента мониторинг толщины слизистой оболочки при подостром ацидозе рубца у молочных коров при концентратном типе кормления. По их мнению, накопление короткоцепочечных жирных кислот может вызвать пролиферацию сосочков рубца для увеличения поверхности абсорбции, что впоследствии приведет к утолщению слизистой оболочки рубца. Измерение проводили с помощью трансабдоминального ультразвука, что менее инвазивно по сравнению с непрерывными измерениями pH в рубце у фистульных животных.

L. Q. Melo et al. (2013) оценивали морфометрические параметры слизистой оболочки рубца у коров при различном содержании: митотический индекс, абсорбционная поверхность и количество сосочков на 1 см² стенки, площадь сосочков, площадь сосочков в процентах, от поглощающей поверхности и эпителий (кератинизированный слой и толщина некератинизированного

слоя). Авторы отметили у пастбищных животных меньшую площадь абсорбирующей поверхности стенки рубца и митотический индекс базальных клеток, и большую толщину эпителия и кератинового слоя, по сравнению с коровами, получавшими концентраты.

Среди возрастных изменений сосочков рубца большинство авторов отмечают изменения количества клеток эпителия и соединительной ткани, толщины соединительной ткани, а также высоты, диаметра сосочков и количества сосочков на 1 см² (В. В. Малашко, Г. А. Тумилович, 2011; В. В. Кушин, В. В. Лемещенко, 2012; Г. А. Тумилович, 2013; Г. М. Гаджиева, А. И. Абдулнатипов, 2015; М. В. Щипакин с соав., 2017; Y. Kano et al., 1981; M. R. F. Machado et al., 2015; V. M. Shpygova et al., 2019).

Е. N. Bergman (1990) исследуя образование и абсорбцию ЛЖК, установил, что их количество оказывает значительное влияние на рост клеток эпителия, кровотоков и нормальные секреторные и абсорбирующие функции ободочной кишки, слепой кишки и рубца.

Как известно, щелочная фосфатаза связана с транспортом веществ через клеточные мембраны. По данным Г. А. Тумиловича и Д. Н. Харитоника (2015) и Г. А. Тумиловича, Д. В. Воронова и Д. Н. Харитоника (2018), с возрастом происходит перераспределение зон ферментативной активности щелочной фосфатазы - у молочных телят она наиболее активна в эндотелии капилляров и в поверхностных пластах эпителия, а у взрослых животных – только в поверхностных слоях эпителия. Их данные согласуются со сведениями Р. М. Хацаевой (2015) по этому вопросу.

M. Clauss et al. (2009) предложили использовать сосочки рубца для тестирования рационов кормления жвачных животных, они ввели также SEF-коэффициент, указывающий, как базальная поверхность слизистой увеличена сосочками.

I. J. F. Stobo, J. H. V. Roy и H. J. Gaston (1966) пришли к выводу о том, что телята легко приспосабливаются к изменению структуры корма, в результате чего изменения в размере эпителиосоединительнотканых образований

слизистой оболочки желудка жвачных животных, которые, возникают при различных видах диеты, не имеют никакого постоянного характера.

Сетка (*reticulum*), как известно, четвертая по величине камера желудка крупного рогатого скота после рубца, сычуга и книжки. На сетке различают кривизну, дно, диафрагмальную и висцеральную поверхности. Ее стенка состоит из таких же оболочек, как и рубец.

От уровня жевательной активности у коров зависит как молочная продуктивность, так и общее состояние здоровья животных, что обуславливает экономическую эффективность производства молока (Н. П. Буряков, М. А. Бурякова, 2016).

З. М. Мякина (1952) и П. В. Груздев (1975) отмечали, что формирование ячеек и сосочков сетки у плода крупного рогатого скота наступает в трех-четырёхмесячном возрасте. З. А. Силиня (1958) и А. А. Туревский (1963) описали появление складок и образование сначала четырехгранных, а затем пяти- и шестигранных ячеек слизистой оболочки сетки у двух-двухсполовиной месячных плодов.

A. J. Franco et al. (2004, 2012) и W. Pérez, N. Vazquez, R. Ungerfeld (2016) изучив закладку сетки овец и оленей, отметили, что дифференцировка сетки из примитивной желудочной трубки начинается на 67 сутки у оленей и на 33 – у овец, образуя трехслойную структуру: эпителий, плюрипотентную бластему и серозную ткань. Первые ячейки сетки иницируются как небольшие эпителиальные эвагинации (первичные гребни) через 117 суток у оленей и 79 суток у овец. На 142 сутки появляются боковые ростки из первичных ретикулярных гребней, образуя роговые россыпи. Вторичные ретикулярные гребни образуются в виде роста от первичных гребней на 142 сутки у оленей и на 83 сутки у овец. Неравномерная высота первичных и вторичных ретикулярных гребней приводит к образованию ячеек разного размера. Рост ретикулярных гребней включает в себя собственную пластинку слизистой оболочки, но не подслизистую, поэтому четкое разделение этих слоев сохраняется вовремя гистодифференцировки. Глиальные клетки обнаруживались на 142 сутки (51%

гестации) у оленей и на 112 сутки (75% гестации) у овец. Таким образом, наличие нейроэндокринных и глиальных клеток было обнаружено у оленей на более ранних стадиях, чем у овец.

Слизистая оболочка сетки взрослого крупного рогатого скота образует ячейки первого порядка от четырех- до восьмигранной формы, в которых формируются ячейки второго и третьего порядков с более низкими складками. На дне и на складках ячеек находится большое количество сосочков конической формы (П. В. Груздев, 1975; В. М. Шпыгова, А. Д. Кулиева, 2015, В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко, 2018).

У 60-суточных плодов овец первые появляются эпителиосоединительнотканые гребни, а у 90-суточных они формируют ячейки сетки (А. А. Свидинский, 1980; Т. И. Лапина, О. В. Дилекова, 2006).

По данным Г. Н. Губановой (1984, 1986), у взрослых мелких жвачных в сетке встречаются ячейки от трех- до тринадцатигранной формы. Наибольший процент встречаемости приходится на шестигранные ячейки (у овец - 29,7%, у коз - 36,9%, у сайгаков - 42,6%). Ею также описаны сосочки конической формы с остро вытянутыми верхушками по свободному краю складок.

П. В. Груздев и Е. В. Бондарь (2005) у косуль описали ячейки от трех- до одиннадцатигранной формы.

С. Н. Чебаков (2012, 2013) отмечает неравномерный и волнообразный характер развития преджелудков (сетки и книжки) у маралов, наибольшая интенсивность роста регистрируется в первые месяцы жизни. Среди оболочек наибольшей энергией роста в сетке обладает слизистая с ячейками 4-7 гранной формы и мышечная оболочка. В. В. Кушин и В. В. Лемещенко (2012), Г. М. Гаджиева и А. И. Абдулнатилов (2015) также считают, что слизистая оболочка является наиболее развитой в желудке суточных ягнят и имеет сложный рельеф.

О. М. Анненкова (1999) описала «...у лося шести-девятигранные, у северных оленей – четырех-восьмигранные ячейки, девятигранные ячейки

встречаются редко. У лосей размер ячеей более крупный, чем у северных оленей, но у северных оленей чаще встречаются вторичные ячейки...».

По данным В. В. Кушина и В. В. Лемещенко (2012) у суточных ягнят «...в слизистой оболочке сетки располагаются три группы складок различной высоты с небольшими ороговевшими сосочками: большие складки 1190,00-1530,00 мкм, средние – 850,00-1020,00 мкм и малые – 170,00-225,00 мкм...».

J. Wang et al. (2014) описали высокое содержание коллагена в собственной пластинке слизистой оболочки у тибетского яка.

Изучая морфофункциональные особенности сетки, G. V. Pelagalli (2007) отметил, что в сетке мускулатура слизистой оболочки играет важную роль в сокращении гребней ячеек. Сокращение гребней и стенки сетки являются синхронными. Синхронизм в сокращении гребней обусловлен особенностью расположения их мускулатуры.

M. Clauss et al. (2010) выявили сходство в макроскопической анатомии сетки у различных видов диких жвачных животных, отличающихся по типу кормления.

Ф. А. Мещеряков и В. И. Трухачев (2008), изучая механизм сортировочной функции сетки овец, отметили, что мацерированные частицы корма, отягощенные прилипшими микробными телами и крахмальные зерна, равномерно оседают по всей поверхности сетки, благодаря ее ячеистому строению. Форма сокращений сетки во вторую фазу обеспечивает подъем и выброс пристеночного содержимого в книжку. R. Baumont и A. G. Deswysen (1991), а также M. Clauss и G. E. Rössner (2014) считают, что сортировка частиц в сетке основана на флотационно-седиментационном механизме.

По данным Т. Е. Зиминой (2005), В. А. Васильевой и Т. Е. Зиминой (2008) важной структурой сетки является сетковый желоб. Авторы указывают, что «...у крупного рогатого скота он состоит из дна и двух эпителиально-мышечных складок, формирующих губы, которые имеют разные морфологические и морфометрические характеристики развития, слизистая оболочка пищеводного желоба имеет ворсинки и крипты...». У овец породы прекокс гистогенез

желоба изучали Л. А. Щетинов и А. А. Свидинский (1986). Их данные по основным принципам строения желоба согласуются со сведениями, полученными Т. Е. Зиминной (2005).

Книжка (*omasum*), как известно, камера округлой формы, после рубца и сычуга по объему у крупного рогатого скота занимает третье место. На ней различают париетальную и висцеральную поверхности, дорсальную кривизну и мост книжки. Стенка ее состоит из серозной, мышечной, подслизистой и слизистой оболочек. Серозная оболочка покрывает книжку снаружи, мышечная оболочка состоит из наружного – продольного и внутреннего – поперечного слоев мышечных пучков. Слизистая оболочка книжки представлена эпителиосоединительнотканными выростами, которые именуются листочками. Свободные края листочков направлены в полость книжки. Листочки книжки подразделяются на большие, средние, малые и самые малые.

R. V. Becker, S. P. Marshall и P. T. D. Arnold (1963) выявили различия в количестве листочков между верхней и нижней частями книжки, отметили, что особая форма больших листочков способствует частичному закрытию сетко-книжкового отверстия, что позволяет проникать в желоб книжки небольшим частицам корма, а из желоба они направляются к листочкам книжки. Ими было установлено, что объем книжки у телят от 10 до 150-суточного возраста увеличивается в 60 раз, содержание влаги в книжке с возрастом по отношению к рубцу и сетке уменьшается. Исследуя образцы содержимого книжки, высушенные на воздухе, авторы обнаружили, что размер частиц, удаляющихся из книжки в сычуг диаметром менее 1 мм.

Книжка многокамерного желудка служит фильтром, так как между ее листочками задерживаются недостаточно измельченные частицы корма, прошедшие через сетку. При сокращении книжка обеспечивает дальнейшее измельчение задержанных частиц корма, выжимает жидкую фракцию содержимого в сычуг, в ней всасываются ЛЖК и вода (G. V. Pelagalli, 2007).

Мускулатура листочков книжки состоит из трех слоев: центральный слой, который происходит от циркулярного слоя мышечной оболочки книжки,

и два боковых продольных слоя, которые происходят из мышечной пластинки слизистой оболочки книжки. Крупные и средние пластинки скользят одна по другой, таким образом, измельчая частицы корма, которые находятся в меж-листочковых пространствах. Роговые сосочки, которые распределены по поверхностям листочков, облегчают этот процесс. Перистальтические движения мышц книжки сжимают жидкости между тонкими листочками. Эта жидкость частично поглощается самими листочками (G. V. Pelagalli, 2007).

А. А. Туревский (1963) указал, что у зародышей в книжке имеются листочки первого - пятого порядков, их закладка происходит в период от двух до семи месяцев эмбрионального развития, а в период от четырех до пяти месяцев на поверхности листочков осуществляется закладка сосочков. На поверхности листочков у взрослого крупного рогатого скота им описаны сосочки различной формы: остроконечной, цилиндрической и шаровидной.

П. В. Груздев (1975), исследуя плоды крупного рогатого скота, описал четыре вида листочков: большие, средние, малые и самые малые. Закладку первых трех видов он наблюдал у плодов четырех-шестимесячного возраста, а в семимесячном возрасте – самые малые листочки и формирование сосочков на поверхности листочков.

З. А. Силиня (1958) и В. Н. Козлов (1965) отметили, что слизистая оболочка книжки представлена пятью видами листочков: самыми большими, большими, средними, малыми и самыми малыми.

А. Н. Свидинский (1980) у плодов овец полуторамесячного возраста выявил пять видов листочков в книжковой нише и предложил их название по высоте: первого (2), второго (2) и третьего порядков (1).

А. J. Franco et al. (1993), изучая гистологическую дифференцировку книжки у овец, определили, что большие листочки появляются на 33 сутки эмбриональной жизни, а средние, малые и самые малые – на 39, 50 и 59 сутки соответственно.

I. Totzauer et al. (1990) установили, что у телят структуры, характерные для книжки, уже присутствуют на третьем месяце развития. Плоские книжковые листочки демонстрируют свое типичное расположение. Мышечные волокна из кольцевого слоя также проходят на пластинки первого-третьего порядков на этой стадии. Конусовидные и небольшие вторичные сосочки начинают появляться на пластинах в плодный период. Мышечную пластинку слизистой оболочки уже можно найти во всех листочках на четвертый-пятый месяц развития. Эпителий базального слоя от кубического до столбчатого остается в значительной степени неизменным на протяжении всего развития эмбриона, тогда как поверхностный слой подвергается непрерывной серии изменений. Поверхностные клеточные слои увеличиваются, а содержание гликогена в эпителиальных клетках значительно колеблется.

Y. Yamamoto et al. (1994) исследовали рельеф слизистой оболочки книжки крупного рогатого скота, овец и коз и выявили значительные расхождения в их внешнем и внутреннем строении у этих видов. Сосочки на листочках книжки сильно различались по форме (конические, округлые, когтистые, бородавчатые, пальцевидные). Они постепенно уменьшались в размерах. Гребнеобразные структуры и линейные расположения сосочков были описаны на листочках книжки крупного рогатого скота и овец. Данные П. В. Груздева с соавт. (1998) и В. М. Шпыговой (2015) согласуются со сведениями I. Totzauer et al. (1990) по градации листочков книжки и их гистологическому строению у жвачных животных.

По данным Л. П. Карповой (1960), в книжке овец и коз насчитывается около 77, а у коров около 207 листочков.

Согласно сведениям Г. Н. Губановой (1984, 1986), количество листочков книжки у мелкого рогатого скота различно: у овец – 78, у коз ангорской породы – 44 и у сайгаков – 40. У овец и коз ею выявлены большие, средние, малые и самые малые листочки, у сайгаков – только три вида, так как самые малые листочки не обнаружены. Результаты исследований слизистой оболочки

книжки у коз S. A. El-Gendy и A. Derbalah (2010) согласуются с данными Г. Н. Губановой (1984, 1986).

П. В. Груздев и Е. В. Бондарь (2005) у косуль и северного оленя выделяли четыре вида листочков, формирование которых заканчивается к шестимесячному возрасту. Увеличение количества листочков, по их мнению, происходит за счет самых малых листочков.

E. Redondo et al. (2011) у овец и благородного оленя описали четыре вида листочков: большие, средние, малые и самые малые.

С. Н. Чебаков (2012) у маралов выявил три вида листочков: большие, средние и малые.

Интересны данные по формированию эпителия слизистой оболочки книжки. D. Lubis и J. D. O'Shea (1978) отметили, что поверхностные слои эпителия листочков книжки у овец сначала имеют форму близкую к кубической, затем клетки уплощаются, а количество их слоёв к поздним срокам внутриутробной жизни увеличивается до 20 и более (358 мкм). Эпителий дифференцируется в ороговевающий плоский взрослого типа через 12 недель после рождения, он заметно уменьшается по толщине, составляя приблизительно 77 мкм. Начало развития конусовидных сосочков было замечено у плодов 15,0 см, и оно не было завершено до рождения.

J.-H. Liu et al. (2014) установили, что овцы, питающиеся высококонцентрированными кормами, проявляют тенденцию к большей проницаемости книжкового эпителия, по сравнению с потребляющими сено.

С. И. Новопашина с соавт. (2012, 2013) исследуя влияние гумивала, на поверхность эпителия книжки у контрольных козчиков в двухмесячном возрасте обнаружили обширные участки с утолщением эпителиального слоя, на поверхности которого видны значительные образования рогового вещества толщиной до $32,11 \pm 3,72$ мкм, а к 7-месячному возрасту они достигали $52,30 \pm 12,50$ мкм. У животных опытной группы этого не происходило.

X. Qingbiao et al. (2014) и M. R. F. Machado et al. (2015) изучая строение листочков книжки установили, что они покрыты многослойным плоским ороговевающим эпителием, с преобладанием кератина, под эпителием в собственной пластинке слизистой оболочки располагаются коллагеновые и эластические волокна, а также сосуды, которые составляют само лезвие листочка. Мышечный слой листочка густой и непрерывный, состоящий из гладких мышц, и следует контурам складок и поверхностей без складок. Подслизистая основа построена типично. Мышечная оболочка образована гладкой мускулатурой, делится на два слоя.

С. Н. Чебаков (2012, 2013) отмечает неравномерный, волнообразный характер развития преджелудков (сетки и книжки) у маралов, наибольшая интенсивности роста отмечается в первые месяцы жизни, среди оболочек наибольшей энергией роста у сетки обладает слизистая и мышечная.

В. В. Кушин и В. В. Лемещенко (2012) отмечали, что «... слизистая оболочка образует складки в виде листков различной величины, содержащие гладкомышечные клетки...».

С. И. Новопашина и Т. Л. Красовская (2013) наблюдали увеличение массы книжки на 5,21% к семимесячному возрасту при введении в рацион баранчиков в возрасте одной недели сена и овса, что способствовало развитию книжки.

В. В. Валькова, О. С. Бушукина и В. А. Здоровинин (2014) изучали адаптивные возможности стенки книжки при введении заменителя молока в первые дни жизни ягнят эдильбаевской породы. Авторами отмечены как неблагоприятные факторы увеличение толщины слизистой оболочки (до 56%) и толщины рогового слоя эпителия вершин листочков (на 25%).

Сычуг (*abomasum*) – грушевидной формы орган, у взрослого скота он второй по величине после рубца, а у новорожденных – самый большой отдел. На нем различают париетальную и висцеральную поверхности, большую и малую кривизну. Сычуг снаружи покрыт серозной оболочкой, мышечная оболочка состоит из наружного – продольного и внутреннего – кольцевого слоев

мышечных пучков, подслизистая оболочка представлена рыхлой соединительной тканью. Слизистая оболочка собрана в эпителиосоединительнотканые складки.

Складки слизистой оболочки сычуга появляются у двухмесячных плодов крупного рогатого скота, с увеличением срока гестации количество их увеличивается (М. Г. Коннов, 1944; G. M. do Nascimento et al., 2013).

По данным З. А. Силя (1963) у плодов в пятимесячном возрасте обнаруживаются складки слизистой оболочки сычуга трех видов: продольные, спиральные и поперечные.

О. В. Дилекова (2005) изучая пренатальный онтогенез желудка овец, установила, что в раннеплодный период наиболее интенсивно развивается рубец, а в позднеплодный – сычуг.

A. J. Masot, A. J. Franco и E. Redondo (2007) установили, что сычуг благородного оленя во время пренатального развития, особенно после 67 суток, является активной структурой с полной секреторной способностью. Его гистологическое развитие, секреторная способность соответствовали развитию рубца, сетки и книжки. Гастрин-иммунореактивные клетки впервые появились в сычуге на 142 сутки, и количество положительных клеток увеличивалось в процессе развития. Тем не менее, его внутриутробное развитие было позднее, чем у сычуга у овец, коз и коров.

П. В. Груздев (1975) описывал два вида складок: спиральные и поперечные. Первые расположены больше в донной, а вторые – в пилорической части сычуга.

А. А. Свидинский (1980) в сычуге у овец различал только спиральные складки в донной области.

Г. Н. Губанова (1984, 1986) описала в сычуге овец, коз и сайгаков спиральные (большие, средние и малые), продольные и поперечные складки. Количество складок сычуга у овец составляет – 30, у коз – 29 и у сайгаков – 27.

В. В. Кушин и В. В. Лемещенко (2012) описывали у суточных ягнят большие, средние и малые складки сычуга в кардиальной части, а пилорические складки они делили на средние и малые.

В сычуге взрослых северных оленей, по данным П. В. Груздева и Е.В. Бондарь (2005), насчитывается от 18 до 21 продольных спиральных складок и от трех до пяти – поперечных складок. У взрослых особей лося авторы описывали в среднем 23 продольные спиральные складки сычуга.

Е. В. Бондарь (2013) у косуль в сычуге описывала от 12 у новорожденных до 20 у взрослых животных продольных спиральных складок, и от 12 до 21 поперечных складок.

В сычуге различных жвачных животных количество складок постоянно для каждого вида. В области книжкосычужного отверстия складки достигают максимальной высоты, а ближе к пилорической части они становятся уже (П.В. Груздев с соавт., 1998; О. М. Анненкова, 1999; О. В. Дилекова, 2007; С. Н. Чебаков, Ю. М. Малофеев и О. Г. Дутова, 2010; С. Н. Чебаков, 2013).

Ведение молочного животноводства на базе прогрессивных технологий содержания обуславливает высокую актуальность проблем физиологии пищеварения, таких как эвакуаторная функция сычуга при оптимизации кормления животных (П. Н. Безбородов, 2008, 2011).

В связи с этим весьма актуальным является исследование влияния различных рационов на формирование сычуга.

Введение заменителя молока влияет на морфологические показатели камер желудка, обуславливает адаптационно-компенсаторную перестройку его нервной ткани в сычуге от рождения и до 4,5-месячного возраста: гетерогенность оболочек и слоев его стенки (В. В. Валькова, О. С. Бушукина и В. А. Здравинин, 2014; Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина и В. А. Здравинин, 2014; Н. А. Вечканова и О. С. Бушукина, 2015; О. С. Бушукина, Н. А. Вечканова и Д. М. Коробков, 2017).

1.2. Проллиферативный потенциал клеток многослойного плоского эпителия млекопитающих

В последние годы методы иммуногистохимии (ИГХ) заняли важное место среди методов морфологической диагностики. В настоящее время основными задачами ИГХ можно считать разработку и теоретическое обоснование новых методов молекулярного анализа внутриклеточных структур, изучение продуктов экспрессии генов, исследование пролиферации и гибели клеток, гистотипирование опухолей (часть молекулярной и клеточной диагностики) и методическое обеспечение иммуноморфологии – области гистологии, в которой используются иммуногистохимические методы для изучения тканевой организации, развития тканей и клеточной дифференциации (П. М. Чумаков, 2007; А. Ф. Лазарев с соавт., 2010; Д. Э. Коржевский с соавт., 2012; R. Gary et al., 1997; C. Gerlach et al., 1997; M. Bjerknes и H. Cheng, 2005; E. Redondo, A. J. Franco и A. J. Masot, 2005; W. Qi, J. Chu, D. Zhou, D. Tacha, 2009; E. E. Connor et al., 2010; G. Scala et al., 2011).

Изучение пролиферации клеток различных тканей составляет одну из фундаментальных задач современной гистологии и эмбриологии (О. В. Кирик, Г. В. Безнин, Д. Э. Коржевский, 2009).

Известно, что в качестве маркеров пролиферации используются белки – регуляторы клеточного цикла. К ним относятся PCNA, FEN-1, Ki-67, CDK.

PCNA – ядерный антиген пролиферирующих клеток (proliferating cell nuclear antigen), обнаруживается в ядрах клеток в фазе S-цикла, после завершения которой белок медленно катаболизируется. Проведение иммуноцитохимической реакции не требует тепловой или протеолитической демаскировки антигена, что повышает качество препаратов. (О. В. Кирик, Г. В. Безнин, Д. Э. Коржевский, 2009; L. Toschi, R. Bravo, 1988).

FEN-1 – флэпэндонуклеаза 1 (flap structure-specific endonuclease 1), фермент, участвующий в метаболизме ДНК, для проведения иммуноцитохимической реакции рекомендуется тепловая демаскировка антигена, что ухудшает качество препаратов (Y. Liu, H.-I. Kao, R. A. Bambara, 2004; B. Shen et al., 2005).

Белок Ki-67 присутствует в ядрах клеток в фазах G₁, S, G₂ и в период митоза, но отсутствует в покоящихся клетках. После митоза, в фазу G₀ белок Ki-67 быстро подвергается катаболизму. По мере прохождения клеткой различных фаз цикла изменяется как количество, так и топографическое распределение антигена Ki-67. Он достаточно специфичен для установления точной фазы цикла каждой делящейся клетки (D. Seigneurin, P. Guillaud, 1991; D. J. Brooks, H.S. Garewal, 1992).

Ki-67 играет важную роль как в интерфазных, так и в митотических клетках, и его клеточное распределение резко изменяется во время прогрессирования клеточного цикла. Эти локализации соотносятся с различными функциями. Во время интерфазы Ki-67 необходим для нормального клеточного распределения антигенов гетерохроматина и для нуклеолярной ассоциации гетерохроматина. Во время митоза Ki-67 необходим для формирования перихромосомного слоя (PCL), рибонуклеопротеиновой оболочки, покрывающей конденсированные хромосомы. В этой структуре Ki-67 действует для предотвращения агрегации митотических хромосом (G. Landberg, E. M. Tan, G. Roos, 1990; C. C.-W. Yu, M. I. Filipe, 1993).

Антитела к белку Ki-67 имеют два клона. Клон MIB-1 предназначен для работы с материалом, полученным от человека. Клон MIB-5 гистологи используют при изучении пролиферации на лабораторных животных (О. В. Кирик, Г. В. Безнин, Д. Э. Коржевский, 2009; D. McCormick et al., 1993; C. Gerlach et al., 1997; A. J. H. Suurmejer, M. E. Boon et al., 1999; F. Spyrtos et al., 2002).

Ядерный антиген Ki-67 является негистоновым белком, очень чувствителен к протеазной обработке, требует теплового демаскирования (J. Gerdes et al., 1991; G. Key et al., 1993).

CDK – циклин-зависимые киназы, вместе с их регуляторными субъединицами циклинами, являются основными регуляторами клеточного цикла. В настоящее время известны двенадцать циклинов, обозначаемых латинскими буквами от A до L. Подтипы циклинов обозначают арабскими цифрами. Дей-

ствие комплексов циклин-CDK заключается в фосфорилировании ряда белков-мишеней в соответствии с фазой клеточного цикла, в которой активен тот или иной комплекс циклин-CDK (J. Pines, 1995).

Таким образом, использование существующих маркеров пролиферации позволяет существенно расширить возможности гистологического исследования. При проведении исследований пролиферативной активности клеток следует обращать внимание на особенности экспрессии отдельных маркеров в пределах клеточного цикла, а при интерпретации полученных данных учитывать весь спектр биохимических процессов, в которых могут участвовать исследуемые белки (О. В. Кирик, Г. В. Безнин, Д. Э. Коржевский, 2009).

T. Ikemizu et al. (1994) исследуя мышечную пластинку слизистой оболочки, установили, что большое количество актин-иммунореактивных клеток обнаруживается как у телят, так и у коров. В то время, как десмин-иммунореактивные клетки имеются у коров и реже или отсутствуют у телят. Vimentin-иммунореактивные клетки в большей степени выявляются у коров, но в меньшей степени или отсутствуют у телят. Собственная пластинка слизистой оболочки была более развита в сосочках рубца, чем в межсосочковых пространствах у коров, и одинаково развита в тех же областях у телят. На ультраструктурном уровне гладкомышечные клетки и фибробласты были в большом количестве в глубоком слое сосочка рубца у коров. Полученные результаты позволяют предположить, что собственная пластинка слизистой оболочки рубца, содержит популяцию гладкомышечных клеток, которую можно рассматривать как lamina muscularis слизистой оболочки.

H. Amasaki, M. Takanosu и T. Mawatari (1999) исследовали временные и пространственные распределения полипептидов цитокератина (СК) в эпителии рубца у плодов крупного рогатого скота. Ими установлено, что иммуногистохимическая реактивность в отношении белка К8.12 была обнаружена на базальной пластинке эпителиального слоя только в раннеплодном периоде. В отношении белка К8.13 иммуногистохимическая реактивность была обнару-

жена в столбчатых клетках базального слоя у плодов поздних периодов развития. Эти результаты предполагают, что полипептиды СК, детектируемые моноклональными антителами К8.12 и К8.13, могут участвовать в дифференцировке и / или поддержании базального слоя в развитии эпителия рубца.

D. O. R. Bhering Santoro et al. (2015) установили, что у коров, находящихся на высококонцентратном типе кормления, митотический индекс эпителия книжки был выше, чем митотический индекс в рубце, но, по-видимому, реакция на диетические стимулы была медленнее, они имели более тонкий эпителий, из-за более тонких не кератинизированных слоев эпителия книжки, кроме того книжковые сосочки отличались более уменьшенной толщиной эпителия. Митотический индекс реагирует немного медленнее, но реакция на диетические стимулы сильнее в эпителии книжки, чем в рубце.

E. Redondo, A. J. Franco и A. J. Masot (2005) применив иммуногистохимический метод при исследовании плодов оленей от начальных стадий пренатальной жизни до рождения, установили, что стенка книжки на 67 сутки была дифференцирована и состояла из трех слоев: эпителиального слоя, полипотентной бластемной ткани и серозного. Становление эпителиального слоя сопровождалась изменениями в его структуре, с появлением четырех листочков разных размеров.

K. Dieho et al. (2016) изучали морфологическую адаптацию сосочков рубца, играющих важную роль во всасывании летучих жирных кислот, в сухостойный и ранний лактационный период у молочного скота в связи со сменной рационами кормления. Увеличение производства ЛЖК совпадало с увеличением экспрессии мРНК генов, ассоциированных с эпителиальным метаболизмом рубца. Авторы установили, что производство ЛЖК повышается после отела, в связи с увеличением ферментируемого органического вещества. Увеличение производства ЛЖК оказывало незначительное влияние на экспрессию генов, ассоциированных с обменом ЛЖК в эпителии (K. Dieho et al., 2016; K. Dieho et al., 2017).

A. Garcia et al. (2012, 2014) выявили незначительные различия в экспрессии Ki-67 между рубцом, сеткой и книжкой.

M. A. Emam (2015) исследуя Ki-67 в слоях сетки и книжки зааненских коз выявил, что положительное иммунное окрашивание было ограничено базальным слоем эпителия и указал на его важность в пролиферации эпителиальных клеток и биосинтезе кератина.

U. Blättler et al. (2001) изучили влияние количества потребляемого молозива на морфологию кишечника, пролиферацию и активность пищеварительных ферментов у новорожденных телят, которым скармливали молозиво и заменитель молока в различных сочетаниях в течение восьми дней от рождения. Кроме того, различные рационы влияли на скорость пролиферации эпителиальных клеток в двенадцатиперстной кишке (на основе маркировки Ki-67). На активность липазы в поджелудочной железе оказывало влияние молозиво. Прием молозива дифференцированно влияет на поверхность эпителия кишечника, пролиферацию и ферментативную активность. Скармливание большого количества первого молозива, оказалось, увеличивало выживаемость зрелых клеток эпителия слизистой оболочки в отдельных частях тонкой кишки, в то время, как отсутствие молозива уменьшало рост эпителия.

C. Graham и N. L. Simmons (2005) изучив функциональную организацию эпителия преджелудка крупного рогатого скота методом электронной и световой микроскопии, в сочетании с иммуноцитохимией, для определения транспортной модели этого эпителия, пришли к выводу о том, что эпителиальная барьерная функция может принадлежать зернистому слою, а межклеточные щелевые пространства позволяют диффузии соединять слой зернистых клеток с базальным слоем, где сосредоточена Na (+) - K (+) - АТФаза.

C. D. Conto et al. (2010) исследуя гистоморфологию пищеварительного тракта у собак установили, что количество Ki-67-положительных клеток в криптах желудка, тонкой кишки и толстой кишки, но не в ворсинках, было стабильно больше ($P < 0,01$) у новорожденных, чем у взрослых собак. Количество каспаза-3-положительных клеток в криптах желудка, в ворсинках тонкой

кишки и толстой кишке не зависело от возраста. Морфология слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта собак и скорость пролиферации эпителиальных клеток в нем, но не скорость апоптоза, значительно меняются от рождения до 8-11,5 лет.

C. Crosnier, D. Stamatakis и J. Lewis (2006) считают, что слизистая оболочка кишечника обновляется с необыкновенной скоростью, опережая все другие ткани в организме позвоночных.

1.3. Внеорганные артерии и вены желудка жвачных животных

Кровоснабжение желудка жвачных животных. Как известно, чревная артерия является источником кровоснабжения желудка. Чревная артерия у животных с однокамерным желудком делится на левую желудочную, селезеночную и печеночную артерии.

Селезеночная, правая и левая рубцовые, левая желудочная и печеночная артерии – эти пять сосудов Ю. Я. Хайнацкий (1963) считал основными ветвями чревной артерии у животных с многокамерным желудком.

Чревная артерия у крупного рогатого скота делится на четыре ветви: печеночную, левую рубцовую, левую желудочную и общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий. Ряд авторов левую желудочную артерию до отхождения левой желудочносальниковой артерии называют левой общей желудочной (В. Ф. Вракин, А. К. Бобылев, 1964; П. В. Груздев, 1971; Г. С. Ершов, 1997, 2004; Н. И. Рядинская, 1999; П. В. Груздев, В. М. Шпыгова, 2003, 2005; В. М. Шпыгова с соавт., 2004; Т. Я. Вишневская, 2016, 2017).

Среди вариантов ветвления чревной артерии Ю. Я. Хайнацкий (1963) выделил как наиболее часто встречающийся у казахской белоголовой породы крупного рогатого скота (47,22% случаев), когда она отдавала печеночную и вскоре длилась на три концевые ветви: общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерии, левую рубцовую и левую желудочную артерии.

Исследования чревной артерии у плодов крупного рогатого скота показали, что она ветвится по рассыпному (52,2%), дихотомическому (26,1%) и магистральному (21,7%) типам (Л. А. Щетинов, А. Ф. Валевская, 1962).

А. В. Прусаков с соавт. (2017) изучили ветвление чревной артерии у телят чёрно-пёстрой породы и установили, что она подразделяется на печёночную, селезёночную, левую рубцовую и левую желудочную артерии.

У овец породы прекос чревная артерия отдает левую желудочную, от которой берут начало печеночная и левая желудочносальниковая артерии, а сама она переходит селезеночную артерию. От селезеночной артерии начинаются левая и правая рубцовые артерии (В. Д. Успенский, К. А. Румянцева, 1949).

У каракульских овец чревная артерия ветвится на правую рубцовую, левую рубцовую и левую желудочную. Правая рубцовая делится на печеночную и селезеночную артерии, а левая желудочная на левую желудочносальниковую и левую желудочную артерии (Д. Х. Нарзиев, 1956).

У овец романовской породы чревная артерия делится на печеночную, общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий и левую общую желудочную (П. В. Груздев, 1970).

Противоречивые данные имеются в отношении вариантов ветвления чревной артерии у овец породы советский меринос. Так, одни авторы описывают наиболее встречаемым вариантом ветвления чревной артерии (54,17%), когда она делится на три ветви: селезеночную, печеночную и левую желудочную, и часто встречаемым вариантом (45,83%) деление ее на две ветви: селезеночную и ствол желудочной и печеночной артерий (Ю. А. Медведев, 1962).

Т. К. Захарченко (1967) у овец породы советский меринос выявила три типа ветвления чревной артерии, наиболее часто встречаемый (66,6%), когда она делится на селезеночную и общий ствол печеночной и левой желудочной артерий. Второй тип (21,4%) – это деление чревной артерии по рассыпному типу на печеночную, левую желудочную и селезеночную. Наименее распро-

страненным типом (12%) является ветвление чревной артерии по магистральному типу на печеночную, левую желудочную и селезеночную артерии. С данными Т.К. Захарченко (1967) согласуются результаты исследований J. Wistingер (1979).

Данные Г. Н. Губановой (1985) по ставропольской породе овец согласуются с данными П. В. Груздева (1970).

У коз E. Scupin (1960) описал отхождение только ствола селезеночной и правой рубцовой артерий. По данным Л. П. Карповой (1960) чревная артерия у коз делится на левую желудочную, среднюю желудочную, правую желудочную и печеночную.

У придонской породы коз ветви чревной артерии представлены печеночной, левой общей желудочной, общим стволом селезеночной и правой рубцовой артерий и левой рубцовой артерией. У сайгаков отмечена значительная вариабельность (3-5 ветвей) деления чревной артерии (Г. Н. Губанова, 1985).

Е. В. Бондарь (1995), П. В. Груздевым и Е. В. Бондарь (2005) у косули, лося и северного оленя описаны три варианта и три типа ветвления чревной артерии. Наиболее часто встречаемым вариантом у косули (51,9%) является деление чревной артерии на общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, на левую общую желудочную и на печеночную артерию. У северного оленя авторами наиболее часто встречался (75,4%) смешанный тип ветвления, когда сначала отходит общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, а затем сосуд делится по рассыпному типу на левую общую желудочную, печеночную и левую рубцовую артерии. У лося они наиболее часто встречали (70%) рассыпной тип ветвления чревной артерии, когда она сразу делилась на три сосуда: общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, левую общую желудочную и печеночную артерии.

У маралов чревная артерия делится на печеночную, селезеночную, правую и левую рубцовые и левую желудочную артерии (С. Н. Чебаков, Н. И.

Рядинская, 2004; С. Н. Чебаков, В. С. Шилов, О. Г. Дутова, 2005; И. И. Гришина, 2006; С. Н. Чебаков, 2006, 2008, 2015; Ю. М. Малофеев с соавт., 2007; Н. Т. Силантьева, С. Н. Чебаков, 2018).

W. Pérez, N. Vazquez и R. Ungerfeld (2016) описали деление чревной артерии у оленя пампасного (*Ozotoceros bezoarticus*) на селезеночную, левую желудочную и печеночную артерии. От селезеночной артерии отходила правая рубцовая артерия, которую авторы считают основным сосудом в рубце. Левая желудочная артерия дала начало левой рубцовой, ретикулярной и левой желудочносальниковой артериям. От левой желудочносальниковой артерии отходила добавочная артерия сетки. Обе артерии, левая желудочная и левая желудочносальниковая, анастомозировали с аналогичными, отходящими от печеночной артерии.

К. Karmona и G. Kovachev (1985) изучили вариабельность чревной артерии и ее ветвей у овец. Было обнаружено, что артерия и некоторые ее ветви, такие как *arteria ruminalis sinistra*, *arteria reticularis* и *arteria lienalis*, часто демонстрировали вариации, соответственно, отклонения в их ветвлении и распределении. Другие, такие как *arteria ruminalis dextra* и *arteria hepatica*, не показали никаких изменений. Чревная артерия и краниальная брыжеечная артерии у овец чаще всего отходили самостоятельно от брюшной аорты (в 71,07% случаев), по сравнению с редко наблюдаемым *truncus coeliacomesentericus* (в 28,93% случаев). Также было установлено, что левая рубцовая артерия была гораздо чаще ветвью *truncus lienoruminalis*, чем ветвью артерии *gastrica sinistra*. Что касается места возникновения артерии сетки, то авторы наблюдали, что чаще всего она являлась ветвью левой желудочной артерии.

Венозный отток от желудка жвачных животных. Вены, отводящие кровь от желудка, вливаются в воротную вену, которая представляет собой короткий ствол, формирующийся из краниальной и каудальной брыжеечных вен и проходит справа от печеночной артерии (Я. Т. Подковыров, 1953; И. М. Фокин, 1956; Н. Kühn, R. Rothkegel (1962).

Воротная вена у крупного рогатого скота формируется благодаря слиянию желудочnodвенадцатиперстной вены, желудочноселезеночного ствола и общей брыжеечной вены (П. В. Груздев, 1963).

Венозный отток от многокамерного желудка у крупного рогатого скота осуществляется через желудочноселезеночный ствол и желудочnodвенадцатиперстную вену, в которую сливаются краниальная поджелудочnodвенадцатиперстная вена и общий ствол правой желудочной и правой желудочносальниковой вен (П. В. Груздев, В. М. Шпыгова, 2005).

У взрослых овец корни воротной вены образуются слиянием желудочnodвенадцатиперстной и брыжеечной вен. Желудочnodвенадцатиперстная вена длиной 2-4 см, образуется слиянием желудочноселезеночного ствола, отводит кровь от большей части желудка, селезенки и поджелудочной железы, и брыжеечной вены, несущей кровь от кишечника, и, частично, из поджелудочной железы (В. А. Мещеряков, 2009, 2012, 2015; Н. Kühn, R. Rothkegel, 1962; J. L. Klotz, L. P. Bush, J. R. Strickland, 2011).

У косуль и северных оленей воротная вена образуется слиянием желудочnodвенадцатиперстной и желудочноселезеночной вен (П. В. Груздев, Е. В. Бондарь, 2005; О. М. Анненкова, 2007).

У лося воротная вена имеет три корня: желудочnodвенадцатиперстная, правая желудочная и желудочноселезеночная вены (П. В. Груздев, Е. В. Бондарь, 2005; О. М. Анненкова, 2007).

С. Н. Чебаков (2011) установил, что у маралов от рубца кровь отводится по рубцовоселезеночной вене, от сетки и книжки – по сеткорубцовой. С большой кривизны сычуга кровь отводится по левой и правой желудочносальниковым венам, а с малой кривизны – по левой и правой желудочным венам. Далее сосуды, по мнению автора, объединяются в желудочноселезеночную вену, которая вместе с желудочnodвенадцатиперстной веной вливаются в воротную вену.

П. В. Груздев (1968) в своих исследованиях установил, что правая рубцовая и правая вентральная венечная вены на всем протяжении имеют коллатерали.

1.4. Микроструктура стенки артерий и вен млекопитающих

Строение артерий. Стенки артерий и вен состоят из трех оболочек: интимы, меди и адвентиции. Исходя из особенностей строения оболочек, различают три основных типа артерий: 1) артерии эластического типа, 2) артерии мышечного типа (распределительные) и 3) артериолы. Между этими типами нет резких границ, отмечаются переходные формы между первым и вторым, а также вторым и третьим типами (М. Н. Фрунташ, 1981; А. Хэм, Д. Кормак, 1983; А. Burton, 1954).

Т. W. Secomb (2016) указывал, что артериальная стенка представляет собой слоистую структуру, которая должна обеспечивать не только канал для прохождения крови, но и достаточную механическую прочность, чтобы противостоять давлению, создаваемому кровью.

У крупного рогатого скота чревная артерия эластического типа и ее ветви до 2,5 месячного возраста внутриутробного развития не содержат эластических волокон и развиваются как артерии мышечного типа. Эластические элементы начинают преобладать в стенках грудной и брюшной аорт к трехмесячному возрасту плода. (Л. А. Щетинов, А. Ф. Валевская, 1962).

С. И. Щелкунов (1972) и К. Wisler (1968) в стенке кровеносных сосудов выделяли две в морфологическом и функциональном отношении структуры: клеточный пласт интимы и мышечно-эластический слой. Клеточный пласт ограничивает сосудистое ложе и делает возможным обмен веществ между кровью и окружающими тканями. В капиллярах обмен веществ определяет жизнедеятельность всех остальных тканей. Кроме этого клеточный пласт интимы служит основным источником реактивных преобразований сосудов и способен давать все свойственные им структуры.

M. J. A. P. Daemen et al. (1991), изучая пролиферацию гладкомышечных клеток в нормальной и поврежденной артериальной стенке крысы, установили, что неоинтимальные гладкомышечные клетки, характерные клетки рестеноза и атеросклероза, избирательно стимулируются к репликации ангиотензином II.

Гипертрофию гладкомышечных клеток и выработку ими коллагена в стенке артерий при локальном спазме сосудов описывали О. Я. Кауфман (1979) и С. М. Ford et al. (1999).

Мышечно-эластический слой также находится на протяжении сосудистого ложа, за исключением капилляров и связан с гемодинамикой. Он поддерживает кровяное давление, способствует продвижению тока крови и регулирует его соответственно функциональному состоянию органов (С. И. Щелкунов, 1972).

Известно, что внеорганные артерии желудка относятся к сосудам мышечного типа.

У взрослого крупного рогатого скота интима, медиа и адвентация правой и левой рубцовых, левой желудочной и левой желудочносальниковой артерий типично построены. (П. В. Груздев, 1982; П. В. Груздев, В. М. Шпыгова, 2005; В. М. Шпыгова, 2007, 2008).

Микроструктура стенок магистральных артерий желудочно-кишечного тракта имеет типичное строение, видовой особенностью которых является различное соотношение их оболочек (Г. Н. Губанова, 1986; В. А. Беляев, 1993; П. В. Груздев, Е. В. Бондарь, 2005; Е. А. Соколовская, Т. И. Лапина, 2010; Е. В. Бондарь, 2014; Д. К. Овчинников, С. И. Шведов, Е. Н. Кулинич, 2015; В. А. Порублев, 2015; В. А. Порублев, Н. В. Агарков, 2017; В. А. Порублев, Т. И. Боташева, 2017; В. А. Порублев, О. В. Дилекова, Н. В. Агарков, 2018; В. А. Порублев, В. С. Боташева, Т. И. Боташева, 2019; S. K. Nagpal, B. S. Nanda, R. P. Saigal, 1977).

Помимо видовых особенностей артерий, большой интерес для теории и практики представляют их возрастные характеристики.

По мнению А. В. Трофимова (2009), «...старение сопровождается многочисленными морфологическими и функциональными изменениями, одни из которых являются заведомо патологическими, другие призваны обеспечивать компенсаторные механизмы...».

О. М. Драпкина и Б. А. Манджиева (2014) указывают, что основными механизмами «сосудистого старения» служат «...окислительный стресс, эндотелиальная дисфункция, хроническое воспаление, репликативное старение и апоптоз эндотелиальных клеток, повреждение функции эндотелиальных прогениторных клеток, возрастная дисрегуляция циркадианной системы, возрастные структурные изменения сосудистой стенки...».

Изменения артерий в связи с возрастом хорошо изучены. Ю. П. Никитин с соавт. (2005), Е. А. Улубиевой с соавт. (2017) и П. А. Сивовой (2016) доказано, что для эластических свойств сосудов определяющим фактором является возраст.

Е. G. Lakatta и D. Levy (2003), J. H. Stein et al. (2004), S. Laurent (2007), T. Minatnino и I. Kotnuro (2008), П. А. Сивова (2016) указывают, что у человека можно выделить несколько признаков «старения» артерий: увеличение емкости артериального русла, гипертрофия интимы, изменение строения и расположения эндотелиальных клеток и неравномерное повышение содержания коллагена в некоторых участках стенок.

Морфометрические параметры артерий изменяются с возрастом при этом, происходит увеличение толщины всех оболочек и диаметра артерий за счет накопления основного межклеточного вещества, увеличения количества гладкомышечных клеток и волокнистых структур (А. Н. Гансбургский, 1996; А. Н. Гансбургский с соавт., 2002, В. М. Шпыгова, 2008; В. М. Шпыгова, А. Н. Квочко, 2018).

Е. Н. Савенкова (2008) и А. Г. Голубев (2009) считают, что возрастные морфологические изменения приводят к увеличению ригидности и уменьше-

нию эластичности артерий, а атерioskлероз представляет собой универсальную форму старения кровеносных сосудов, свойственную всем млекопитающим.

По данным Е. Н. Савенковой и А. А. Ефимовой (2008) установлено, что средние значения коэффициента сократимости всех артерий имеют одностороннюю тенденцию к уменьшению с возрастом, а их площадь, напротив, увеличивается.

Е. А. Улубиева с соавт. (2017) установили, что морфофункциональные изменения сосудов человека развиваются практически параллельно и напрямую зависят от возраста, проявляясь ростом параметров индексов ригидности, скорости пульсовой волны, нарушением функции эндотелия, увеличением толщины комплекса интима-медиа, снижением скоростных показателей кровотока, податливости плечевой артерии.

В. В. Кованов, Т. И. Аникина и И. Т. Расулова (1977) отмечали, что у плодов человека 9-10 недель стенки верхней брыжеечной артерии и ее ветвей имеют адвентицию значительно толще среднего слоя, состоящую из тесно прилежащих друг к другу клеток фибробластического ряда в различной стадии созревания и из тонких слабо фуксинофильных коллагеновых волокон. К 3-4 месяцам количество коллагеновых волокон увеличивается, преимущественно в наружном слое адвентиции и в соединительнотканых перегородках околососудистых нервных сплетений, причем отмечается формирование нежных пучков и легкая извилистость коллагеновых волокон. С 4-месячного срока в наружном слое адвентиции верхней брыжеечной артерии впервые прослеживаются тонкие, нежные эластичные волокна, ориентированные в различных направлениях и образующие эластические сети. У плодов 5-6 месяцев уже можно выделить адвентицию и фиброзное влагалище артерии, разделенное неравномерно выраженной паравазальной щелью. У новорожденных, наряду с уменьшением клеток, наблюдается увеличение числа пучков коллагеновых волокон и количества эластических волокон.

К. В. Протасов с соавт. (2007), Д. А. Синкевич, К. В. Протасов и А. А. Дзизинский (2011) считают, что способность артериальной стенки сопротивляться растяжению под воздействием потока крови (сосудистая жесткость) зависит от соотношения структурных белков эластина и коллагена, а также тонуса гладкомышечных клеток, входящих в состав средней оболочки. В периферических артериях (мышечного типа) преобладающими компонентами являются гладкомышечные клетки и коллаген, который при растяжении оказывает большее сопротивление, чем эластин. Авторами показано, что чем выше давление крови на стенку сосуда, тем больше напряжение стенки. Ими установлено, что с возрастом отмечается повышение жесткости сосудов, обусловленное снижением содержания эластина и увеличением коллагена в их стенках, а также качественными изменениями артериальной стенки в связи с нарушением эндотелий опосредованной вазодилатации.

Е. G. Lakatta и D. Levy (2003), О. М. Драпкина и Б. А. Манджиева (2014) к возрастным структурным изменениям сосудистой стенки относят: фиброзно-склеротическое утолщение комплекса интима-медиа (КИМ) сосудов; увеличение экстрацеллюлярного матрикса и количества гладкомышечных клеток; рост количества ковалентных сшивок эластина и, в большей мере, волокон коллагена, что связано с повреждающим влиянием конечных продуктов гликозилирования; деформация эластиновых фибрилл и их фрагментация, кальцификация, что делает их более жесткими; нарушение строения эластической мембраны, развитие эктазии; увеличивается синтез коллагена, что сопряжено с ростом жесткости сосудистой стенки.

С. А. Андреева (2011), изучив артерии малого круга кровообращения у крыс, выявила увеличение наружного и внутреннего диаметров легочного ствола и легочных артерий в среднем на 32,3% и 21,2% соответственно, по сравнению с молодыми животными. Ею отмечено увеличение толщины стенки магистральных артерий, коллагенизация и деструкция ее эластического каркаса. Автором установлено, что индекс Керногана у старых крыс достоверно не меняется по сравнению с молодыми.

Толщина средней оболочки увеличивается на всех уровнях артериального русла легких. Наиболее существенные изменения она претерпевает в артериях мышечного типа, возрастая в среднем в 3,5 раза, тогда как в артериях мышечно-эластического типа – всего на 63,7%. В отличие от средней оболочки толщина адвентиции внутриорганных артерий легких не претерпевает столь резких изменений (С. А. Андреева, 2011).

А. А. Ефимов (2008), Е. Н. Савенкова и А. А. Ефимов (2008), исследовав основные артериальные магистрали, пришли к заключению, что толщина стенки крупных артерий имеет выраженную возрастную динамику, может быть представлена в цифровом эквиваленте и является весьма перспективным показателем для разработки объективной методики определения возраста человека в судебно-медицинской практике.

По мнению A.V. Finn, F.D. Kolodgie и R. Virmani (2010), основными факторами утолщения являются возраст и гипертония, которые не обязательно отражают атеросклеротический процесс.

J. Xu, X. Lu и G.-P. Shi (2015) считают атеросклероз хроническим воспалительным заболеванием.

По данным В. А. Колпакова (1993), атеросклеротические изменения чаще всего локализуются в местах ветвлений сосудов в связи с характером кровотока.

С. В. Шорманов и А. В. Вяльцев (1997) и С. В. Шорманов с соавт. (2012) изучили у человека и у ряда лабораторных животных мышечно-эластические сфинктеры (интимальные подушки) в области устьев боковых ветвей артерий большого и малого кругов кровообращения, регулирующие объемное поступление крови в артериальные ответвления на всех уровнях ветвления. Ими установлено, что степень развития их находится в прямой связи с состоянием гемодинамики. При расстройствах кровообращения как в сторону увеличения притока крови в соответствующий сосудистый бассейн, так и в сторону уменьшения она повышается. По их мнению, в основе морфогенеза сфинктеров и их

гипертрофических изменений лежит миграция миоцитов артериальных развилков из средней сосудистой оболочки во внутреннюю. Сосудистые разветвления являются наиболее отягощенными зонами артериального русла, поскольку в области их происходит изменение направления тока крови и более выраженное механическое воздействие на его стенку, чем в других местах.

Н. А. Трушель, П. Г. Пивченко и И. А. Мельников (2012) отметили, что с возрастом происходит нарастание толщины интимальных подушек в области бифуркации сосудов и одновременно истончение мышечной оболочки под ними. Проллиферативная активность эндотелиальных и гладких мышечных клеток стенки артерий в области бифуркации сосудов подтверждает тот факт, что эти области в большей степени подвержены атеросклеротическому процессу.

Н. А. Трушель, П. Г. Пивченко и Е. И. Бельчиков (2013) установили увеличение толщины интимальных подушек и параллельное истончение мышечной оболочки под ними на протяжении постнатального онтогенеза человека, что можно считать нормальными возрастными изменениями.

Строение вен. Как известно, стенки внеорганных вен, как и стенки артерий, которые им соответствуют, состоят из трех оболочек: интимы, меди и адвентиции. Внутренняя оболочка представлена эндотелием, располагающимся непосредственно на плохо выраженной внутренней эластической мембране, либо отделенным от нее лишь небольшим количеством субэндотелиальной соединительной ткани. Средняя оболочка обычно состоит в основном из циркулярно лежащих гладкомышечных клеток, между которыми лежат преимущественно коллагеновые и небольшое количество эластических волокон. В некоторых венах самые внутренние гладкомышечные волокна меди идут продольно. Средняя оболочка содержит значительно меньше мышечной ткани и поэтому она тоньше в защищенных венах, к которым относятся и вены, лежащие в брюшной полости. Наружная оболочка состоит преимущественно из

соединительной ткани с большим количеством коллагеновых волокон. В венах среднего диаметра адвентиция является наиболее толстой из всех оболочек (А. Хэм, Д. Кормак, 1983).

В. Н. Ванков (1974) предложил классификацию вен, в основу которой положено развитие и строение мышечных элементов стенки. Согласно этой классификации, вены подразделяются на: 1) вены с преимущественным развитием циркулярного мышечного слоя в меди; 2) вены с преимущественным развитием продольного мышечного слоя в адвентиции; 3) вены со слабым развитием мышечных элементов; 4) безмышечные вены; 5) вены, обладающие специальными приспособлениями для регуляции кровотока крови.

Как известно, вены брюшной полости, принадлежащие к системам каудальной полой и воротной вен, относятся ко второму типу.

Данные большинства авторов, изучавших видовые особенности микроструктуры стенки внеорганных вен пищеварительного канала в основном, согласуются с данными А. Хэма и Д. Кормака (1983), а видовую специфичность авторы описывают как соотношение толщины между оболочками (В. И. Подгорный, 1980; Е. В. Бондарь, 1998; П. В. Груздев, Е. В. Бондарь, 2005; П. В. Груздев, В. М. Шпыгова, 2005; Т. И. Лапина, В. А. Мещеряков, 2008; В. А. Мещеряков, 2009, 2016; В. А. Порублев, Т. И. Боташева, 2018).

П. А. Сивова (2016) указывает, что «...с возрастом происходит утолщение внутренней оболочки и гипертрофия гладкой мускулатуры средней оболочки вен, стенка вен утолщается за счет увеличения числа коллагеновых и эластических волокон и их огрубения, а число мышечных волокон уменьшается. Также увеличиваются диаметр вен, площадь их поперечного сечения, длина...».

Клапаны. Створки клапанов вен представляют собой выпячивание внутренней оболочки, между слоями которой располагается слой соединительной ткани. Большинство клапанов вен имеют две створки, но некоторые - только одну. Принято считать, что клапаны в большом количестве располагаются в венах конечностей и отсутствуют в экстра- и интраорганных венах органов

грудной и брюшной полостей (А. Хэм, Д. Кормак, 1983; Н. П. Барсуков с соавт., 2017).

Однако П. В. Груздевым (1968) клапаны были обнаружены в устьях магистральных вен желудка у пяти-шестимесячных плодов крупного рогатого скота. Уже в возрасте 2-2,5 месяца у плодов овец в желудке заметны клапаны вен. Наличие клапанов в венах желудка подтверждают исследования В. М. Шпыговой (2003, 2017), В. А. Мещерякова (2009, 2012, 2014) и Е. В. Бондарь (2016).

Так как венозный кровоток находится под большим влиянием сил, действующих на их стенку, условия гемодинамики в венах разных частей тела и органов существенно отличаются, что обуславливает неодинаковое строение их стенок Г. Хлопин (1961).

В. И. Маркова, А. В. Баров и И. И. Марков (2015) изучив микроструктуру стенки большой подкожной вены у человека, установили ее принадлежность к мышечному типу, внутренняя эластическая мембрана в ней сплошная или расщепленная на два-три слоя. В мышечной оболочке миоциты образуют пучки, состоящие из трех-пяти клеток, располагающиеся в 6-10 слоев.

С. Н. Чебаков (2011, 2012) в своих исследованиях показал, что у маралов за весь постнатальный период линейные показатели желудочно-кишечных вен увеличиваются в среднем в 3-3,5 раза. Наиболее оптимальные гемодинамические условия путей притока и оттока крови достигаются к 4 годам, что совпадает с завершением формирования макро- микроструктурных элементов органов пищеварения у маралов.

1.5. Внутрстеночные сосуды пищеварительного тракта млекопитающих

Отходящие от магистральных артерий в стенку трубкообразного органа сосуды, образуют в стенке органа три сплетения: подсерозное, межмышечное и подслизистое. Л. П. Карпова (1960), А. А. Туревский (1963), Ю. Я. Хайнацкий (1963), В. Н. Козлов (1965), М. И. Гуревич, С. А. Берштейн (1969), А. Н. Максименков (1969), М. Г. Привес (1969), Г. М. Удовин (1969, 1974), Е. Н.

Васина (1979), Г. Н. Губанова (1985, 1986), М. А. Соколова (1988), П. В. Груздев с соавт. (1993) выделяют подслизистое сплетение как «основной сосудистый коллектор».

Учитывая морфологическую и функциональную особенность сосудов, С. Н. Касаткин (1960, 1961, 1963, 1970) разработал их классификацию, а также классификацию анастомозов. Кровеносные сосуды (вены, артерии) он делит на два типа: узкополюсный (лептоареальный) и широкополюсный (эвриареальный). Угол слияния вен и углы деления ствола артерий были положены в основу классификации.

Э. А. Адыширин-заде (1986) определены три группы факторов, обеспечивающих гемодинамику на органном уровне влияющих на кровоток и его распределение. К первой группе относятся: типы ветвления артериальных и формирование венозных сосудов; величина угла и перепада диаметра отхождения артерий и слияния вен; межсосудистые связи (артерио-артериальные, вено-венозные и артериоло-венулярные соустья); ангиоархитектоника органного микроциркуляторного кровеносного русла. Вторая группа факторов регуляции кровотока – это распределение мышечных элементов в стенке сосудов, распределение сфинктерных устройств, особенности локализации ядер эндотелиоцитов; способности ядер и цитоплазмы эндотелиоцитов к набуханию и спадению.

Третья группа - это внесосудистые факторы, которые создаются анатомией, топографией и структурой самого органа и данной области; динамичностью объема и формы самого органа; внутриполостным давлением; давлением околоорганной среды (давление межболоочечных полостей); внутриорганными сосудисто-тканевыми взаимоотношениями; сократительными элементами в составе органа.

Ускорение кровотока благодаря внекапиллярным путям во время перистальтики желудка и кишечника является пусковым моментом восходящей дилатации артерий. Внекапиллярные пути существуют во всех органах с фазовой деятельностью, в том числе и в желудочнокишечном тракте, где они открыты

постоянно и параллельно связаны с капиллярной сетью (А. В. Гусаров, И. И. Марков, И. Л. Сопова, 2005; А. А. Гусаров, С. В. Шалаев, И. И. Марков, 2006).

По данным ряда авторов, в стенке пищеварительного канала жвачных животных преобладают одно- и двухствольные артерии, одно- и двукорневые вены узкопольного типа с индексом сосудов 30 – 60 (В. А. Беляев, 1991; П. В. Груздев, Е. В. Бондарь, 2005; П. В. Груздев, В. М. Шпыгова, 2005; В. А. Мещеряков, 2009; В. А. Порублев, 2011; В. А. Порублев, Д. Э. Червяков, А. С. Плетенцова, 2012; В. А. Порублев, Н. В. Агарков, 2017).

С. Н. Багаев, В. Н. Захаров и В. А. Орлов (2002) изучив особенности гемодинамики в области бифуркаций магистральных артерий и вен, установили однозначную математическую связь между диаметрами кровеносных сосудов, углами их ветвления и тремя парами вращательной и поступательной скоростей соответствующих закрученных потоков крови в окрестности узлов бифуркаций. Выявленные структурно-функциональные связи при изучении закономерности ветвления магистрального кровеносного русла хорошо согласуются с фактами необходимости винтового движения крови в сердечно-сосудистой системе.

С. А. Андреева (2011) отмечала у крыс обусловленные возрастом постепенный переход внутриорганных артерий легких мышечно-эластического типа в типичный мышечный, «...значительное увеличение наружного и внутреннего диаметров, уменьшение пропускной способности во внутриорганных артериях (по индексу Керногана), особенно в мелких артериях мышечного типа...».

В органных артериях с возрастом индекс Керногана увеличивается во всех внутренних органах, но наиболее значительно – в паренхиматозных. Следовательно, внутривеночные сосуды трубкообразных органов оказываются более стабильными структурами (В. В. Никель с соавт., 2014, 2015).

«Старение» сосудов (уменьшение упругости стенок) в живых организмах компенсируется ростом объема мышечных волокон. В зависимости от размера сосуда мышечные волокна ориентированы под углом, обеспечивающим

максимально возможную прочность сосуда» (А. Е. Медведев, В. И. Самсонов, В. М. Фомин, 2006).

В сложной и многогранной работе, выполняемой пищеварительным каналом, большая роль принадлежит интраорганному руслу, непосредственно участвующему в процессах обмена веществ в стенке органа (Л. П. Тельцов, В. А. Столяров, И. В. Добрынина, 2000).

А. А. Туревский и О. Н. Виноградова (1963) отмечали, что внутривенные вены преджелудков парные, одну артерию сопровождают две вены.

Особый интерес представляет кровоснабжение слизистой оболочки пищеварительного канала животных. От подслизистого сплетения, являющегося основным «сосудистым коллектором» происходит артериальная васкуляризация эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка (В. Н. Жеденов, 1960; И. В. Жердин, 1960; А. А. Туревский, 1963; Ю. Я. Хайнацкий, 1963; Л. П. Карпова, 1965, 1966; В. Н. Козлов, 1965; В. А. Беляев, 1991, 1993; Е. В. Бондарь, 1995; П. В. Груздев с соавт., 1995; П. В. Груздев, Е. В. Бондарь, 2005; Д. К. Овчинников, С. И. Шведов, 2014, V. M. Shrygova et al., 2019).

А. Н. Максименков (1969) рассматривал венозную систему как систему активную, имеющую самостоятельное значение в кровообращении и утверждал, что особое внимание нужно уделять внутри- и параорганым венозным образованиям, так как именно в них скрыта особенность венозной системы и заключается ее неоднородность, которая определяется функцией органов и систем.

Л. П. Карпова (1969) изучила особенности хода и ветвления внутривенных вен желудка ряда диких и домашних млекопитающих.

Г. М. Удовин (1969) обозначая проблемы изучения венозной системы у животных, отметил, что необходимо дальнейшее уточнение морфологии вен отдельных видов животных по каждому органу.

В. В. Никель и В. П. Ефремова (2016, 2017, 2018) изучив возрастные изменения соединительнотканых структур желудка, установили, что «...ширина просвета артериальных кровеносных сосудов внутренних органов с возрастом меняется неравнозначно – для паренхиматозных характерно сужение просвета, для полых – увеличение данного параметра...». Индекс Керногана снижается наиболее интенсивно в паренхиматозных органах, в полых органах его изменения выражены в меньшей степени. Кроме того, в артериальных сосудах желудка у людей в первом периоде зрелого возраста индекс Керногана имеет тенденцию к нарастанию, а в венах – к незначительному снижению.

А. Ф. Повещенко и В. И. Коненков (2010) установили, что для «... внутриорганных кровеносных сосудов имеют значение силы, действующие со стороны окружающей соединительной ткани на стенку сосуда и противоположные действию текущей крови...».

Р. П. Самусев (1994), изучив внутривенное кровеносное русло тонкой кишки человека установил, что соединительнотканый комплекс кровеносных сосудов, включающий паравазальную и межсосудистую соединительную ткань, располагается в непосредственном контакте с адвентициальной оболочкой стенки кровеносного сосуда и оказывает непосредственное влияние на местные условия гемодинамики в органе.

А. А. Касимцев с соавт. (2014) изучая структурную организацию соединительнотканного комплекса кровеносных сосудов подвздошной кишки у человека, установили, что в первом периоде зрелого возраста паравазальная соединительная ткань на некоторых участках не плотно прилежит к адвентициальной оболочке артерий и вен, а имеет прослойку основного вещества между ними. Для вен характерно разделение ее на два слоя: близкий к адвентиции сосуда с компактно расположенными волокнами; периферийно расположенный слой с более хаотично и рыхло расположенными волокнами.

В. В. Никель, А. А. Касимцев и В. П. Ефремова (2014) установили, что в пожилом возрасте паравазальная соединительная ткань четко определяется вокруг внутривенных кровеносных сосудов подвздошной кишки, причем она

плотно прилежит к адвентициальному слою и разделяется на две зоны – центральную и периферическую, среди волокон в ней преобладают коллагеновые волокна.

1.6. Микроциркуляторное русло желудочно-кишечного тракта млекопитающих

Как установлено многими исследователями, основным источником формирования микроциркуляторного кровеносного русла являются ветви последнего порядка артерий мышечного типа. Они обычно проходят в сопровождении вен-спутниц. За счет анастомозов между ветвями последнего порядка мышечных артерий образуются артериальные петли, имеющие полигональную форму. Внутри них возникают новые, более мелкие петли, образованные уже сосудами микроциркуляторного русла. Качественный переход от внутриорганный артериального бассейна к микроциркуляторному руслу выражается в изменении характера строения и режима работы сосудов (Ф. П. Маркизов, 1964; В. И. Козлов, 1970; В. И. Козлов, В. В. Банин, 1975; В. В. Куприянов, 1975; А. М. Чернух, П. Н. Александров, О. В. Алексеев, 1975; В. И. Козлов с соавт., 1981; Г. И. Мchedlishvili, 1989; В. Zweifel, 1973, Ф. А. Попович, 1978).

Я. Л. Караганов и В. В. Банин (1978) указывают, что микроциркуляция как совокупность процессов транспорта биологических жидкостей, интегрирует взаимодействия тканевых структур, и, следовательно, ее нужно рассматривать в качестве решающего условия поддержания гомеостаза.

Подобно тому, как каждая функция базируется на адекватной ей структуре, так и строение микроциркуляторного ложа строго соответствует морфологическим особенностям самого органа. Любой процесс, протекающий на уровне микроциркуляции, должен носить периодический, колебательный характер. Это согласуется с современными представлениями о перемежающейся активности функционирующих структур (В. В. Малашко, Г. А. Тумилович, 2011).

Несмотря на вышесказанное, гемомикроциркуляторное русло построено по единому плану (M. Jacob, D. Chappell, B. F. Becker, 2016).

В. В. Куприянов с соавт. (1975, 1976) выделяли пять звеньев сосудов микроциркуляторного русла согласно принятой еще на IX Международном конгрессе анатомов классификации, которая нашла свое выражение в *Nomina histologia* 1970 и *Terminologia histologica* 2009 года:

- 1) артериолы (*arteriolarum*)
- 2) прекапиллярные артериолы (*arteriolarum praecapillaris*)
- 3) кровеносные капилляры (*vasa hemocapillare*)
- 4) посткапиллярные вены (*venulae postcapillare*)
- 5) вена (*venulae*), имеющая сплошной слой перicyтов в стенке

Однако ряд авторов классифицируют сосуды микроциркуляторного русла по восьми позициям (Н. Е. Чернеховская с соавт., 2013; В. Zweifach, 1961, 1973) исходя из наличия или отсутствия сократительных элементов в стенке:

- 1) крупная артериола (*arteriolarum*), содержащая в составе стенки кроме эндотелия 2-3 слоя гладкомышечных клеток;
- 2) конечная артериола, в составе мышечной оболочки имеет один слой гладкомышечных клеток;
- 3) прокапилляр, стенка которого содержит единичные перicyты, заключенные в дубликатуру базальной мембраны;
- 4) кровеносные капилляры (*vasa hemocapillare*), не имеющие в стенке миоцитов и перicyтов;
- 5) посткапилляр (*venulae postcapillare*), в стенке которого появляются единичные перicyты;
- 6) собирательная вена (перicyтарная) (*venulae*), имеющая сплошной слой перicyтов в стенке;
- 7) мышечная вена, содержащая один слой миоцитов в составе своей стенки;
- 8) артериоловеноулярный анастомоз (соустье).

В основе прижизненной классификации и наименования микрососудов нередко лежит величина их диаметра, так как детали строения стенки сосудов не всегда хорошо различимы. Однако, В. В. Малашко и Г. А. Тумилович (2011) считают, что для всех органов общий план гемомикроциркуляторного русла неизбежно должен включать четыре компонента: приносящие микрососуды (артериолы), обменные (капилляры) и отводящие (венулы), а также анастомозы. К. В. Захаров и Б. Б. Галахов (1981) указывали на сходство и различие в организации микроциркуляторного русла в идентичных слоях стенки органов пищеварительного канала.

По мнению В. В. Куприянова (1976), соединительнотканное окружение артерии прослеживается вплоть до терминальных разветвлений, вступающих в микроциркуляторное русло.

А. М. Чернух, П. Н. Александров и О. В. Алексеев (1975) выделяют четыре типа строения терминального сосудистого русла: классический, мостовой, сетевой и сочетание концевой типа с концевой артериолой. Исследуя васкуляризацию плевры, они установили, что все артериолы, образующие «вход» в систему микроциркуляции, объединены между собой анастомозами, благодаря которым обеспечивается унификация условий гемодинамики на входе в систему микроциркуляции. Анастомозирующие артериолы кольцом охватывают участки тканей, в каждый такой участок (сегмент) направляется 8-13 прекапиллярных артериол, по которым поступает кровь, необходимая для данного сегмента.

Данные В. В. Куприянова, Я. Л. Караганова и В. И. Козлова (1975) о том, что «артериолы в микроциркуляторном русле образуют хорошо развитую систему анастомозов» согласуются со сведениями предыдущих авторов. По их мнению, «... благодаря множеству связей анастомозирующих артериол, с одной стороны, с артериями мышечного типа, а с другой – с прекапиллярами и капиллярами, создаются однородные условия для доставки крови в капиллярный бассейн. При таком способе построения артериального звена микроциркуляторного русла нарушение функционирования каждого сосуда может быть

компенсировано работой соседних артериол за счет перераспределения крови по анастомозам ...».

Д. Л. Жданов (1952) описывает отводящие микрососуды как третий компонент микроциркуляторного русла, который образован мелкими венулами, диаметром 15-20 мкм, возникающими от слияния венозных отделов капилляров. Мелкие венулы впадают в более крупные, образуя сложную систему с многочисленными анастомозами. Именно этот отдел подвержен многочисленным структурным вариациям в зависимости от функционального назначения органа или ткани.

Эндотелиальные клетки артериоло-венулярных каналов образуют сплошной слой. Они характеризуются богатым содержанием специфических органелл (тел Вейбеля-Палады). В адвентициальном слое артериоло-венулярных каналов, особенно в его артериальном сегменте, имеется плотная сеть немиелинизированных нервных волокон (К. Gorgas с соавт., 1977).

Я. Л. Караганов и В. В. Банин (1978) считают, что знание закономерностей микроциркуляции позволяет пересмотреть сложившиеся представления о принципах выделения на уровне тканей некоторых топологических комплексов – структурно-функциональных единиц, организующих движение биологических жидкостей во времени и пространстве. Границей этого района может служить замкнутая полигональная конструкция, образованная анастомозирующими артериолами и сопровождающими их венулами. Каждый из анастомозирующих сосудов участвует в кровоснабжении не одного, ограниченного района ткани, а нескольких.

Другим пограничным условием они считали деятельность всех клеточных и неклеточных структур, которые входят в состав данного района ткани с точки зрения их возможного влияния на микроциркуляцию. По отношению к сети кровеносных капилляров авторы выделяют каналы «входа» – совокупность прекапиллярных артериол и каналы «выхода» – совокупность посткапиллярных венул.

По мнению В. Zweifach (1973), структурной и функциональной единицей микроциркуляторного русла является центральный канал предпочтительного кровотока, связывающий метартериолу с соответствующей венулой и снабжающий кровью группу прилежащих капилляров.

Г. И. Мчедlishvili (1989) в своих работах описывал участок сети капилляров вместе с питающей артериолой и дренирующей венулой, работающий как «дискретный функциональный модуль», в качестве микрососудистого комплекса.

Взаимоположение микрососудов соответствует организации по типу сосудистых ансамблей – сегментов или модулей. Каждый такой комплекс объединяет сосуды разного функционального назначения и это объединение выступает в качестве структурно-функциональной единицы микроциркуляторного русла. Формальной границей подобных сосудистых ассоциаций служат замкнутые полигональные конструкции, сформированные из анастомозирующих артериол и повторяющих их ход венул. От распределительного артериального кольца берут начало прекапиллярные артериолы, питающие сеть капилляров. Отток крови осуществляется через посткапиллярные венулы в кольцевой венулярный анастомоз. Вычленение «дочернего» модуля, как правило, связано с развитием дополнительного артериолярного (или венулярного) анастомоза, с диаметром обычно меньшим, чем диаметры сосудов периферического кольца (В. И. Козлов, 1970; В. И. Козлов, В. В. Банин, 1975; В. В. Куприянов с соавт., 1975; В. В. Куприянов, 1976; В. И. Козлов, К. Т. Зайцев, О. А. Гурова, 2000).

Н. Ф. Буркова (1977) установила, что общий план строения микроциркуляторного русла серозных оболочек у новорожденных и у взрослого человека принципиально тождественны. В большей части фрагментов русла отчетливо выделяются артериолы, венулы, пре- и посткапиллярные сосуды, и сеть капилляров.

С. Н. Багаев, В. Н. Захаров и В. А. Орлов (2002) сформулировали «...закон ветвления микрососудистого русла, который демонстрирует структурно-

функциональные связи в узлах бифуркаций микрососудов, лежащие в основе деления или слияния пуазейлевского течения крови в артериолах, капиллярах и венулах...».

В. В. Куприянов с соавт. (1975) считали, что в большинстве случаев артериолы делятся на прекапилляры, которые дихотомически или трихотомически делятся на капилляры. Обычно протяженность прекапилляров невелика. Но капилляры могут отходить и прямо от артериолы. Сама артериола в конце концов превращается тоже в прекапилляр. Сеть истинных капилляров возникает в результате ветвления прекапилляров. Такого рода утверждения расходятся с мнением В. Zweifach (1973), который считает, что артериолы отдают боковые каналы или метартериолы, а уже последние распадаются якобы на истинные капилляры.

В 70-е годы прошлого века иностранными учеными был предложен термин «капиллярон» для обозначения функциональной единицы системы микроциркуляции, который состоит из артериолы, венулы, капилляров и артериовенозного анастомоза (шунта), но он не нашел широкого применения.

По мнению Е. Н. Андриановой и А. И. Рывкина (2008), все четыре звена системы входят в состав так называемой микроциркуляторной единицы.

В. П. Казначеев (1971) выделил «микрорайон» в качестве универсальной функционально-морфологической единицы всех органов, заметив, что общим для них является представление об единичном кровеносном капилляре, который вместе с окружающими тканями выступает в качестве базовой структурно-функциональной единицы, обладающей всеми свойствами живого, в том числе и способностью к саморегуляции.

Е. Н. Андрианова и А. И. Рывкин (2008) указывают, что «...капилляры называют обменными микрососудами, а перенос воды, химических соединений и газов через их стенку называют «транскапиллярным обменом». Этому способствует строение капилляров, которые являются самыми тонкостенными сосудами диаметром от 3-5 до 30-40 мкм. Транспорт веществ через эндотелий

кровеносных капилляров осуществляется посредством межклеточных контактов, открытых и диафрагмированных фенестр и пор, а также системой плазмолеммальных везикул или инвагинаций...».

Количество открытых и закрытых капилляров в органе зависит от его функционального состояния (О. А. Баландина, 1952; К. А. Шошенко, 1975).

Свойство спиралевидности, как выражение криволинейной симметрии, наиболее четко проявляется в системах сосудов микроциркуляторного русла, в органах с повышенным обменом и усиленным кровообращением (В. В. Куприянов, 1975; А. М. Чернух, П. Н. Александров, О. В. Алексеев, 1975).

Функциональное значение спиралевидной формы кровеносных сосудов изучали Н. Ф. Пшеничный и А. Н. Пшеничная (1981) и отмечали, что «... спиралевидная форма каналов транспортных систем является важным и полезным для организма морфологическим приспособлением, а ее моделирование представляет научный интерес, в частности, для познания механизма работы кровеносных сосудов...».

Е. А. Шевченко (1993), изучив этапы развития гемомикроциркуляторного русла человека в пренатальном онтогенезе установила, что стадия развития и совершенствования органоспецифичного гемомикроциркуляторного русла у человека наступает к 6-9 месяцам внутриутробного развития.

Н. Е. Ярыгин, А. В. Кораблев и Т. Н. Николаева (2001) относили посткапилляры и венулы к дренажно-депонирующему звену. Венозный отдел системы гемомикроциркуляторного русла сложнее по конструкции и богаче микрососудами, чем артериальный.

По мнению М. Jacob, D. Chappell и В. F. Becker (2016), общая длина сосудов венозного русла в организме человека составляет около 20 000 км, что значительно превышает протяженность сосудов артериального русла.

Еще в 1935 году С. И. Щелкунов указал, что клеточный пласт интимы служит основным источником реактивных преобразований сосудов и способен давать все свойственные им структуры.

Е. Н. Андрианова и А. И. Рывкин (2008) считали, что структурные элементы системы гемомикроциркуляторного русла неразрывно связаны между собой и функционируют как единый механизм, в котором все подчинено созданию гемодинамических условий для нормального протекания в органах и тканях обменных и трофических процессов.

И. И. Марков с соавт. (1981) описывал в стенке желудка собак и кошек два вида внекапиллярных путей кровотока: артериоловеноулярные анастомозы (шунты) и пре- и посткапиллярные сообщения (полушунты).

В. В. Малашко и Г. А. Тумилович (2011) установили, что «...преобразование капилляров в емкостные сосуды сопровождается увеличением в системе микроциркуляторного русла венул, что в свою очередь вызывает увеличение их диаметра и просвета, приводит к ложному увеличению просвета сосуда. У телят-гипотрофиков с высокой степенью антенатального недоразвития отмечается в венозном микроциркуляторном русле истонченность стенки сосуда и увеличение его просвета. При хроническом венозном полнокровии органов и тканей происходят морфологические изменения, что и при продолжительной их ишемии: дистрофические, атрофические, деструктивные и склеротические процессы...».

П. В. Груздев и В. А. Беляев (1997) описали звенья терминального артериального русла сосочков рубца у яка в возрастном аспекте.

В. А. Мещеряков (2016) указывал в своих работах на видовые особенности морфометрических параметров терминального русла мелких жвачных животных.

В. М. Шпыгова (2008, 2010, 2012, 2014, 2017, 2018) изучив гемомикроциркуляторное русло стенки камер желудка крупного рогатого скота, установила, что его характерной особенностью в слизистой оболочке является наличие в первом – приносящем звене сосудов двух типов: крупных и терминальных артериол, что согласуется с данными Н. Е. Чернеховской с соавт. (2013).

С. Н. Чебаков (2012), исследуя васкуляризацию желудка марала, показал, что наибольший диаметр имеют капилляры слизистой и серозной оболочек. Минимальные величины имеют капилляры мышечной оболочки, их диаметры меньше на 30-40 %. Наибольшая объемная плотность микрососудистого русла в 1 мм³ ткани органа имеется в слизистой оболочке проксимального отдела 12-перстной кишки.

О. М. Анненкова (2007) описала в оболочках отделов сложного желудка северного оленя и лося помимо основных составляющих гемомикроциркуляторного русла артериоло-венулярные анастомозы гломусного типа и капилляры различных форм – винтообразные, шпилькообразные, штопорообразные, шунты и дилатации, микроаневризмы, сфинктеры.

П. В. Груздев и Е. В. Бондарь (2005) считают, что на уровне середины сосочка в рубце артерии мышечного типа переходят в артериолы, прекапилляры и капилляры.

Л. А. Заболотько (1992) установила изменение удельной обменной поверхности капилляров и посткапилляров слизистой оболочки желудка, уменьшение количества эндотелиоцитов в стенке посткапилляров, артериовенозного коэффициента вен подслизистой основы органа, а также уменьшение количества капиллярно-венулярных связей в серозной оболочке к концу зрелого возраста II периода у человека. Ею указано на локальное расположение сосудистых и внесосудистых структурных механизмов, регулирующих ток крови в интрамуральных венах желудка человека.

Н. Amasaki и М. Daigo (1987) установили, что последовательное формирование новых сосочков рубца предшествует формированию субэпителиальных капилляров в собственной пластинке.

В. И. Козлов, К. Т. Зайцев, О. А. Гурова (2000) и В. И. Козлов (2012) изучив развитие микрососудов в мышце, брыжейке тонкой кишки и мягкой мозговой оболочке у крысы в постнатальном онтогенезе выделили три этапа развития кровеносного компартмента системы микроциркуляции. Это формирование первичной диффузной сети микрососудов, становление полярной

ориентации кровотока относительно артериального входа и венозного выхода и формирование дискретных микрососудистых модулей со специализированными нутритивными и шунтирующими путями кровотока, адекватно и избирательно реагирующих на изменения метаболических потребностей тканей. Структурное созревание микроциркуляторного русла завершается к моменту окончательного полового созревания, по крайней мере, в онтогенезе крысы. Организация микроциркуляции в зрелом организме четко подчиняется закону структурно-функциональной временной дискретности биологических процессов, выражением чего и служит формирование микрососудистых модулей, обеспечивающих наиболее экономное функционирование микроциркуляторной системы.

В. М. Петренко (2009, 2010, 2016) показал, что микроциркуляторное русло брыжейки имеет сетевидную конструкцию, в которой выделяются основные сети двух видов: 1) наружная или контурная сеть микрорайонов, образованная пучками магистральных артериол и венул, их крупных ветвей и притоков; 2) внутренняя или метаболическая сеть капилляров, лежащая в петлях контурной или магистральной сети. Между этими сетями проходят промежуточные транспортные микрососуды (терминальные артериолы и прекапилляры, посткапиллярные и собирательные венулы).

С. Н. Багаев, В. Н. Захаров и В. А. Орлов (2002), изучив закономерности ветвления микрососудистого русла, установили, что основополагающим в их структурно-функциональных связях является равномерное поступательное движение крови с малой скоростью, вязкое пуазейлевское течение, малые размеры кровеносных сосудов, отсутствие прямой связи между диаметрами микрососудов и углами их ветвления.

Особый интерес представляют попытки ученых выявить структурно-функциональные единицы в трубкообразных органах (Н. Д. Клочков, 1997; В. И. Козлов, 2002).

В. М. Петренко (2017) указывал, что сегментация (структурно-функциональная или топографо-анатомическая) и компартиментализация представляют

собой две стороны процесса развития организмов в эволюции и онтогенезе с усложнением их строения и повышением эффективности их функционирования.

Г. А. Савостьянов (2005, 2008, 2012), считает, что элементарной структурно-функциональной единицей ткани является гистион, он отождествляет понятия «модуль» и «гистион». Эти единицы представляют собой самостоятельный уровень биологической организации, являющийся промежуточным уровнем между клетками и тканями, в отличие от дифферона, объединяющего родственные клетки по принципу генеалогии, в гистион входят клетки, могущие иметь различное происхождение и объединенные только функциональными взаимодействиями.

По мнению Н. А. Трушель с соавт. (2012), «...пролиферативная активность клеток сосудистой стенки является одним из ведущих факторов атерогенеза и выявляется с помощью специфических антител...».

О. Skalli et al. (1986) установили, что анти- α -SM-1-антитело является мощным зондом в дифференцировке гладких мышц в нормальных и патологических условиях.

О. Skalli et al. (1989) выявили альфа-гладкомышечный актин (α -SMA), изоформу, типичную для гладких мышечных клеток (SMC) и присутствующую в больших количествах в сосудах гладкомышечных клетках в цитоплазме перицитов в различных органах крыс и человека с помощью иммуноцитохимии на электронномикроскопическом уровне. В гладкомышечных клетках и перицитах α -SMA локализовался в пучках микрофиламентов, усиливая предположение, что он является функциональной изоформой в этих типах клеток и поддерживает предположение, что перициты оказывают сократительные функции.

N. Kitamura et al. (2003) изучали мышечную пластинку и собственную пластинку слизистой преджелудков девяти видов жвачных животных методом иммуногистохимии с использованием специфических антител к альфа-гладко-

мышечному актину (α -SMA) и гамма-гладкомышечному актину (γ -SMA). Мышечная пластинка слизистой имела иммунореактивность как к α -SMA, так и к γ -SMA. С другой стороны, собственная пластинка слизистой была иммунореактивна только для α -SMA, за исключением сетки коз и овец, которые давали положительную реакцию к γ -SMA. Гладкомышечные клетки наружного мышечного слоя были иммунореактивны к α -SMA и γ -SMA, тогда как клетки кровеносных сосудов и перицитов были иммунореактивны только к α -SMA. А. Garcia et al. (2014) проведя иммуногистохимическое исследование, выявили незначительные различия в экспрессии α -SMA между сеткой и книжкой у зааненских коз. М. А. Етам (2015) изучив α -SMA в сетке и книжке зааненских коз, установил, что иммунное окрашивание к α -SMA было обнаружено в гладкомышечных клетках в складках сетки, листочках книжки и мышечной оболочке как сетки, так и книжки.

Таким образом, можно сделать заключение о том, что приведенные в обзоре литературы данные носят, в основном, описательный характер, без учета развития и морфометрии структурных образований слизистой оболочки камер желудка у крупного рогатого скота в возрастном аспекте. Нет данных по адаптивной перестройке слизистой оболочки в каждой из камер желудка крупного рогатого скота черно-пестрой породы с учетом возраста и типа питания. Требуется уточнение сведений по перестройке кровоснабжения и венозного оттока в желудке крупного рогатого скота в связи с возрастом. Остается неясной морфологическая характеристика экстра- и интраорганных сосудов серозной, мышечной, подслизистой и слизистой оболочек желудка. Недостаточно изучено венозное русло желудка жвачных животных. Отсутствуют сведения о гемомикроциркуляторном русле желудка крупного рогатого скота. В научной литературе сведения по детальному описанию морфометрических параметров эпителия преджелудков отсутствуют. Нет сведений по особенностям ветвления и слияния внеорганных артерий и вен у крупного рогатого скота черно-пестрой породы.

2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены с 1996 по 2018 годы 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 края.

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 (таблица 1).

Таблица 1 – Объекты исследования

Этапы развития	Возраст	Количество животных	
		Самцы	Самки
Новорожденности	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
Истинной зрелости	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 хозяйств. Убой животных более старших возрастных групп проводили с целью получе-

ния 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.

Морфометрию эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка проводили штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. У каждого из 10 животных, каждой возрастной группы выполняли по 15 измерений: высоты сосочков рубца и их количества на 1 см²; количества и высоты складок ячеек сетки; высоты и количества сосочков на 1 см² в книжке; количества, длины и высоты складок сычуга.

Метод препарирования использовали при определении длины, диаметра, углов отхождения, слияния, степени ветвления, а также глубины залегания артерий и вен в различных частях желудка. Длину артерий и вен мышечного типа, величину сосудистого бассейна, расстояние между ветвями в различных частях желудка измеряли штангельциркулем (с точностью до 0,1 мм) и курвиметром. У всех животных каждой возрастной группы было выполнено по 30 измерений в каждом из отделов желудка.

Препаровку сосудов проводили по току крови: артерии, начиная с червонной, а вены – с крупных внутривенных сосудов, кончая магистральными. Сосуды схематически зарисовывали, а полученные данные записывали в протоколы.

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).

Кровеносную сосудистую сеть желудка выявляли путем наполнения сосудов контрастным веществом, затем промывали орган от содержимого, расслаивали его стенки под струей жидкости. Приготовленные препараты закрепляли на стекле и просушивали при свободно свисающих краях в течение 10-12 ч. Затем их помещали в сканер «HP Scanjet 3800» для получения растровых изображений.

Контрастную массу готовили по рецепту, изложенному в руководстве В. Н. Горчакова (1997): глицерин – 100,0; сернокислый барий – 100,0; дистиллированная вода – 400,0-500,0. По такому же рецепту готовили взвесь из свинцового сурика.

Для наливки сосудов кроме шприцов «Жане» и «Рекорд» использовали устройство с ртутным манометром, что давало возможность вести инъекцию органа под постоянным давлением 110-120 мм ртутного столба и не требовало значительных физических усилий, применяемых при работе со шприцами (Пат. № 2157247 от 10.10. 2000).

Для изучения органных сосудов вплоть до капилляров слизистой оболочки был использован метод просветления. Морозостойкую тушь и пищевой желатин 5% и 10% концентрации смешивали в соотношении 1:10, готовя два раствора, затем фильтровали, подогревали до температуры 40-42°C. Для обеспечения хорошей инъекции микрососудов всегда использовали свежеприготовленный раствор туши с желатином. Исследуемый объект накрывали ветошью, смоченной в горячей воде (40-42°C), для того, чтобы во время инъекции раствор и исследуемый объект имели одинаковую температуру. Начинали инъекцию сначала 5% раствором, а заканчивали 10% раствором для предотвращения его вытекания (В. Н. Горчаков, 1997). Препараты фотографировали при разных увеличениях: 2x6, 10x4; 10x8.

Метод приготовления тотальных препаратов использовали для выявления сосудов во взаимоотношении со стенкой всех камер желудка. После инъекции сосудов желудок осторожно промывали, затем накачивали воздухом и высушивали в течение 1-2 суток. На целостном препарате изучали морфологические признаки сосудов и анастомозов.

Морфологические признаки сосудов мышечного типа и их анастомозов изучали с применением классификации, разработанной под руководством 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. Мchedlishvili (1989), Н. Е. Чернеховской с соав. (2013).

Кроме того, вычисляли индекс Керногана (ИК), который представляет собой отношение толщины средней оболочки (h) к внутреннему радиусу просвета сосуда ($R_{пр}$). Этот параметр позволяет судить о пропускной способности сосуда, а также «жесткости» сосудистой стенки (В. Ш. Белкин с соавт., 1980).

$$ИК = \frac{h}{R_{пр}} \times 100$$

Для расчета ИК измеряли сосуды правильной округлой формы, что не составляло труда у артерий. В сосудах неправильной формы, которую чаще имели вены, сначала измеряли длину внутренней окружности сосуда (l) в программе ВидеоТест-Мастер Морфология 4.0 для Windows (Россия), а затем вычисляли внутренний радиус по формуле, выведенной из известной формулы определения длины окружности:

$$R_{пр} = \frac{l}{2\pi}$$

Для гистологических, иммуногистохимических исследований фиксацию материала размером 1x1x0,3 см проводили в 10% забуференном нейтральном формалине в течение 24 часов, обезвоживали, просветляли и заливали в парафин. Из одних и тех же блоков делали гистологические срезы толщиной 4-5

мкм для стандартного морфологического исследования и для постановки иммуногистохимических реакций.

Гистологические срезы окрашивали гематоксилином и эозином, соединительную ткань выявляли методами Ван Гизона, Вейгерта, Маллори, согласно рекомендаций, изложенных в руководстве В. В. Семченко с соавт. (2006).

На гистологических препаратах стенки рубца, сетки, книжки и сычуга проводили по 5 измерений (при увеличении $\times 40$, $\times 80$ и $\times 100$ раз, в 10 полях зрения) структур эпителиосоединительнотканых образований: толщину эпителиальных гребней межсосочковых зон; толщину эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки; толщину поверхностного слоя эпителия.

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 медиа внеорганных сосудов рассчитывали для 60 вариантов в каждой возрастной группе с учетом рекомендаций К. Ташке (1980) и Г. Г. Автандилова (1990).

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

В работе 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 HNF35) (Dako, Дания).

В качестве детекционной системы использовали набор реагентов Бонд на основе Полимера - Bond Polymer Refine Detection (DS9800) (Leica Biosystems, Великобритания), в состав которого входят вторичные кроличьи антимышинные антитела (класс IgG) и антикроличьи антитела (класс IgG), ме-

ченные полимером. Депарафинизацию, инкубацию с антителами при постоянной, заданной протоколом, температуре, демаскировку антигенов, подкрашивание препаратов гематоксилином Майера проводили в полностью автоматизированном режиме в иммуногистостейнере Bond™-maX (Leica Biosystems, Германия). Обезвоживание в спиртах восходящей концентрации, просветление в ксилоле, покрытие монтирующей средой с покровным стеклом осуществляли вручную.

В случае, если фиксация материала в 10% формалине превышала 48 часов, нами был разработан способ иммуногистохимического выявления антигенов в препаратах органов длительного хранения в фиксаторах (Пат. РФ № 2627448 от 05.08.2017).

Изучение локализации и характера распределения продукта иммуногистохимической реакции к маркеру пролиферирующих клеток Ki-67 проводили при увеличении $\times 100$, $\times 200$, $\times 400$, $\times 600$, $\times 1000$. В 10 полях зрения подсчитывали количество Ki-67⁺ клеток при увеличении $\times 400$. Пролиферативную активность клеток определяли, учитывая индекс Ki-67 по формуле:

$$IKi - 67 = \frac{X}{Xi} \times 100\%$$

где IKi-67 – индекс Ki-67, X – количество иммунопозитивных к Ki-67 ядер в поле зрения микроскопа, Xi – общее количество подсчитанных ядер (И. И. Бабиченко, В. А. Ковязин, 2008; В. А. Ковязин с соавт., 2010; Д. В. Бавыкин, В. И. Бахметьев, 2013).

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 забуфференного нейтрального формалина, проводили согласно рекомендациям В. D. Metscher (2009) по протоколу: 1) промывка в течение 12 часов в водопроводной воде; 2) обезвоживание материала последовательно в этиловом спирте восходящих концентраций по 2 часа: 30⁰, 50⁰, 70⁰) выдерживание в 96% этиловом спирте 12 часов; 4) рентгеноконтрастирование в 1% спиртовом растворе J₂ в течение 24 часов.

Сканирование осуществляли в программе «Skyscan 1176». Параметры сканирования: напряжение рентгеновской трубки 50-80 кВ; ток 300-500 мА; фильтры (Al 0,5 мм, Al 1 мм, Cu+Al); размер пикселя 8,87 мкм; вращение образца на каждом шаге на 0,3°; усреднение кадров 3 (10.0.0.0, Bruker-microCT, Бельгия). Сканированные объекты реконструировали в программе «Nrecon» (1.7.4.2, Bruker-microCT, Бельгия) со следующими основными параметрами реконструкции: включена коррекция кольцевых артефактов (10–20), упрочнение луча (25–41).

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 рентгенологической плотности, обуславливающей различные 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 зависимости от рентгенологической плотности проводили в программе «CTvox» (3.3.0r1403, Bruker-microCT, Бельгия).

Статистическую обработку морфометрических данных проводили с применением однофакторного дисперсионного анализа в программе «Primer of Biostatistics 4.03» для Windows. Достоверными принимали данные при $p < 0,05$.

Приведенные в работе анатомические и гистологические термины соответствуют международным номенклатурам: *Nomina anatomica veterinaria* (2017), *Nomina histologica veterinaria* (2017) и *Terminologia Histologica* (2009).

2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ АНАЛИЗ

2.2.1. Постнатальный морфогенез слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота

В подразделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научных статьях П. В. Груздева, В. А. Беляева, В. М. Шпыговой, Г. Н. Губановой, В. А. Мещерякова (1998), П. В. Груздева, В. М. Шпыговой, Г. Н. Губановой, В. А. Мещерякова, В. А. Беляева (1998), П. В. Груздева, В. М. Шпыговой (2003, 2004), В. М. Шпыговой, А. Д. Кулиевой (2015), В. М. Шпыговой (2015, 2018), В. М. Шпыговой, А. Н. Квочко, В. С. Скрипкина, А. Н. Трегубова (2018), V. M. Shpygova, O. V. Dilekova, A. N. Kvochko, V. V. Mikhaylenko, V. A. Meshcheryakov (2019), которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

2.2.1.1. Динамика морфометрических параметров эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка

Известно, что *рубец (rumen)* – это вторая по величине камера у новорожденных животных после сычуга и первая у телят более старшего возраста и у взрослых животных. Слизистая оболочка рубца образует эпителиосоединительнотканые выпячивания – сосочки. У новорожденных телят в суточном возрасте они располагаются густым ковром во всех отделах рубца, кроме свода дорсального мешка. Только в краниальном мешке можно различить их форму: нитевидная и цилиндрическая. Густота расположения сосочков на 1 см² в краниальном мешке максимальна в этой возрастной группе и превышает значения этого показателя в ветральном и каудовентральном слепом мешках на 25,6%, в дорсальном мешке, вблизи мышечных тяжей, и каудодорсальном слепом мешке на – 26,3% (таблица 2). Все сформированные сосочки узкие, между ними наблюдается большое количество бугорков – формирующихся сосочков (рисунок 1). В межсосочковых пространствах отмечается большое

количество десквамированного эпителия, что, вероятно, связано с его обновлением. Расстояние между сосочками колеблется от 50 до 80 мкм. Но некоторые сосочки между основаниями имеют расстояние не более 20 мкм или срастаются своими основаниями (рисунок 2, 3).

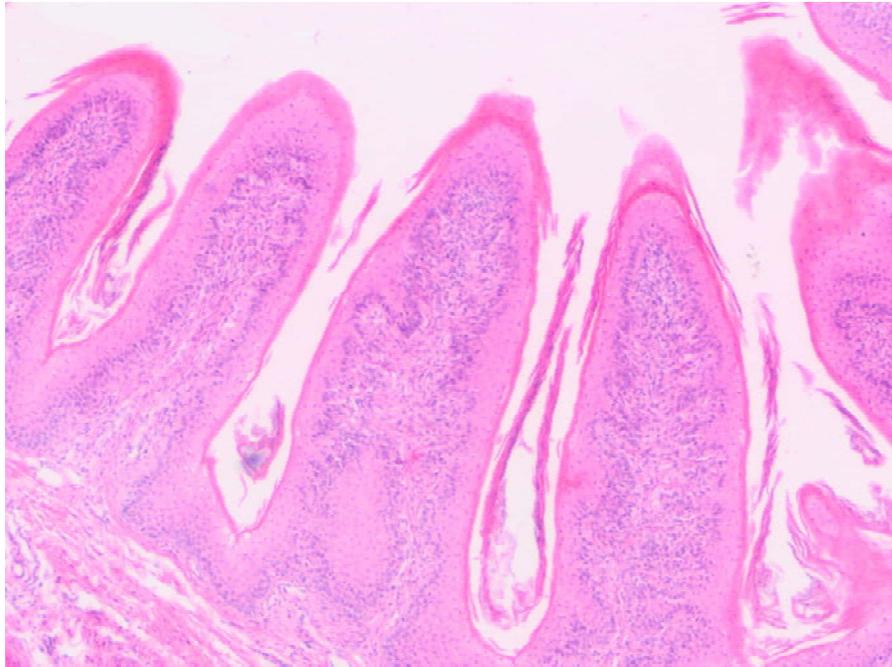


Рисунок 1 – Нитевидные сосочки вентрального мешка рубца. Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 40$.

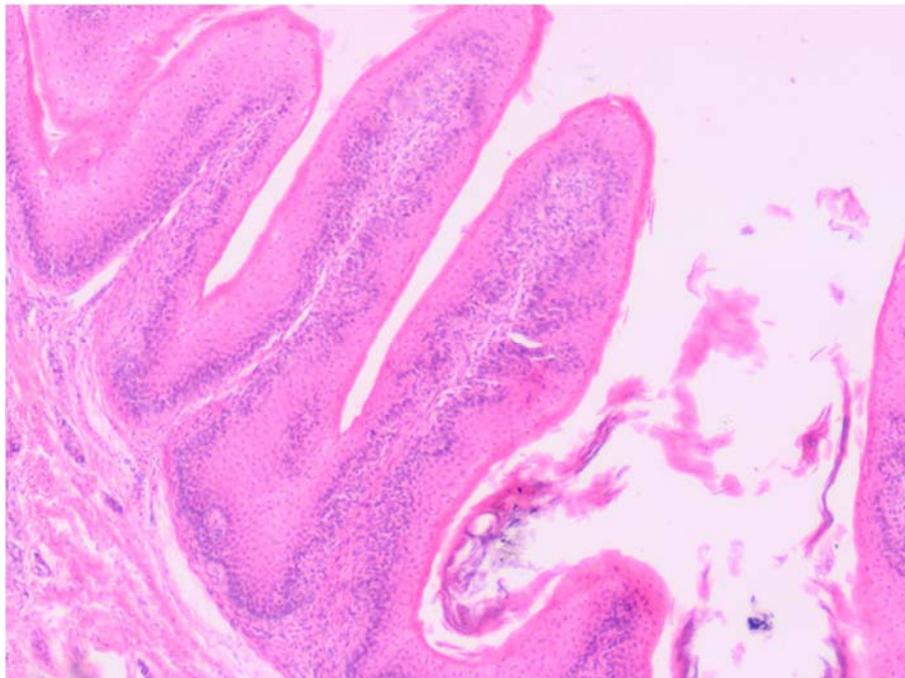


Рисунок 2 – Сосочки краниального мешка рубца, сросшиеся основаниями. Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 40$.

Таблица 2 – Возрастные изменения количества и высоты сосочков в рубце в постнатальном онтогенезе (n=70)

Отделы рубца и параметры	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
<u>Краниальный мешок</u>							
Количество на 1 см ² , шт	76,40±1,19	76,27±1,20	75,07±1,16	73,27±1,21	70,47±1,35*	69,87±0,98	68,07±1,03
Высота сосочков, см	0,14±0,004	0,31±0,01*	0,56±0,02*	0,83±0,02*	1,68±0,03*	1,76±0,02*	1,79±0,03
<u>Дорсальный мешок (в близи мышечных тяжей)</u>							
Количество на 1 см ² , шт	56,33±1,06	55,60±1,05	52,80±1,10*	52,07±1,10	49,13±1,16*	48,40±1,26	47,33±1,39
Высота сосочков, см	0,07±0,002	0,17±0,02*	0,31±0,02*	0,43±0,02*	0,79±0,02*	0,81±0,03	0,82±0,03
<u>Каудодорсальный слепой мешок</u>							
Количество на 1 см ² , шт	56,87±1,16	56,07±1,13	54,60±1,40	53,07±1,18	50,73±1,22*	49,87±1,20	48,93±1,05
Высота сосочков, см	0,09±0,002	0,19±0,01*	0,32±0,02*	0,48±0,02*	0,92±0,03*	0,98±0,04	1,02±0,04

Отделы рубца и параметры	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
<u>Вентральный мешок</u>							
Количество на 1 см ² , шт	59,47±1,22	58,53±1,36	57,80±1,06	57,33±1,02	53,27±1,22*	52,67±0,65	51,73±1,02
Высота сосочков, см	0,09±0,002	0,28±0,02*	0,54±0,03*	0,73±0,02*	1,42±0,04*	1,46±0,04	1,46±0,03
<u>Каудовентральный слепой мешок</u>							
Количество на 1 см ² , шт	58,47±1,49	58,07±1,47	57,20±1,18	55,07±1,42	53,40±1,38	51,87±1,08	51,53±1,12
Высота сосочков, см	0,09±0,002	0,27±0,02*	0,52±0,03*	0,71±0,03	1,26±0,03*	1,31±0,02	1,34±0,03

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

Высота сосочков в этой возрастной группе также максимальна в краниальном мешке и превышает таковую в других отделах на 55,6%. В дорсальном мешке сосочки обнаруживаются только вблизи мышечных тяжей, в своде дорсального мешка они напоминают бугорки и слабо различимы.

У телят в возрасте 30 суток в краниальном, вентральном мешках и каудовентральном слепом мешке можно различить сосочки нитевидной, цилиндрической и ланцетовидной формы. Густота расположения сосочков на 1 см² в краниальном мешке также максимальна в этой возрастной группе и достоверно превышает значения этого показателя в других отделах на 27,1%. Высота сосочков в этой возрастной группе также максимальна в краниальном мешке и превышает таковую в вентральном и каудовентральном слепом мешках на 9,7%, в каудодорсальном – на 38,7%, в дорсальном (вблизи мышечных тяжей) – на 45,2%. Отмечается большое разнообразие сосочков по высоте, что мы связываем с продолжением их формирования в межсосочковых пространствах.

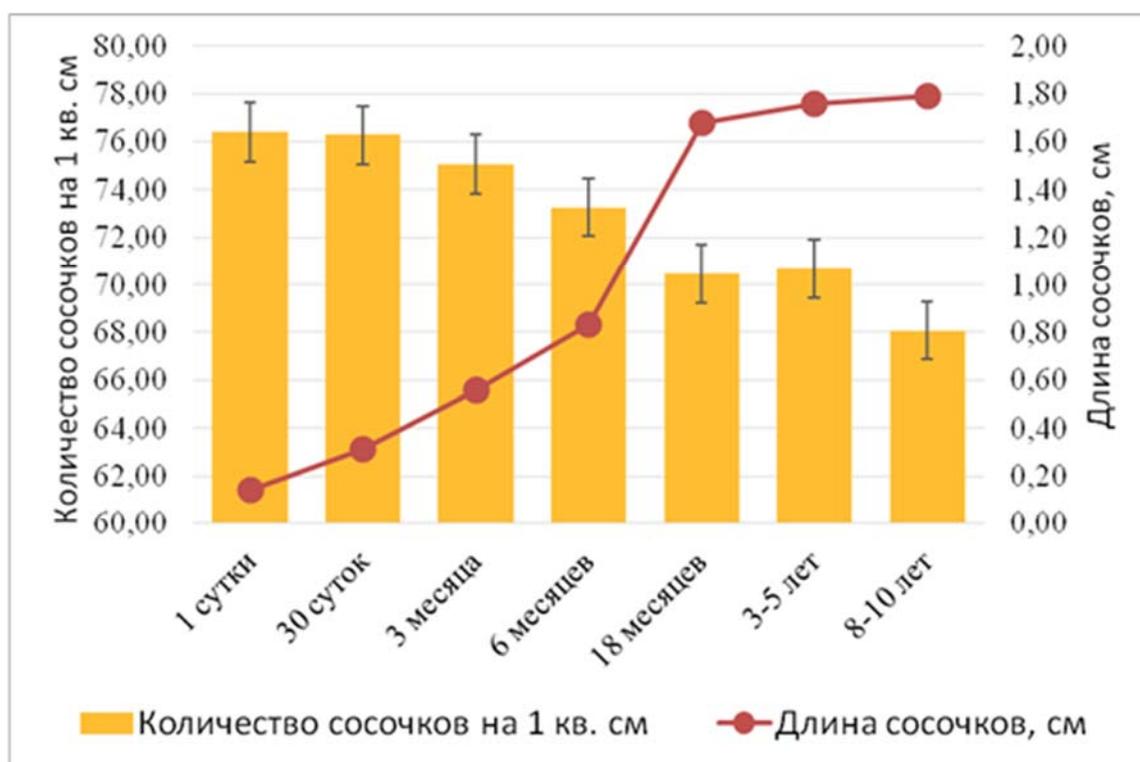


Рисунок 3 – Количество сосочков на 1 см² и их длина в краниальном мешке рубца.

К трехмесячному возрасту во всех отделах рубца можно различить сосочки цилиндрической, листовидной, ланцетовидной и грушевидной формы, а в краниальном и вентральном мешках еще нитевидные, конусовидные и полуовальные. Грушевидные сосочки располагаются ближе к мышечным тяжам. Густота расположения сосочков на 1 см² в краниальном мешке также максимальна в этой возрастной группе и достоверно превышает значения этого показателя в вентральном и каудовентральном слепом мешках рубца на 23,1%, в каудодорсальном и дорсальном мешках – на 23,7%.

Высота сосочков в этой возрастной группе достоверно увеличивается на 44,6% в краниальном мешке, на 48,1% в вентральном и каудовентральном слепом мешках и на 45,1% в дорсальном мешке (вблизи мышечных тяжей). В межсосочковых пространствах встречается незначительное количество очень коротких сосочков. Расстояние между сосочками колеблется от 50 до 90 мкм, но некоторые сосочки между основаниями имеют расстояние не более 20 мкм.

В возрасте шести месяцев во всех отделах рубца преобладают сосочки цилиндрической, листовидной, ланцетовидной и грушевидной формы, а в краниальном и вентральном мешках отмечается их богатое разнообразие, кроме выше описанных отмечаются двураздельные и трехраздельные сосочки с различным уровнем деления. Густота расположения сосочков на 1 см² в краниальном мешке также максимальна в этой возрастной группе, но имеет тенденцию к уменьшению (на 2,4%) и достоверно превышает значения этого показателя в вентральном и каудовентральном слепом мешках на 21,8%, в дорсальном и каудодорсальном слепом мешках на – 29,0%. Высота сосочков в этой возрастной группе также максимальна в краниальном мешке, однако превышает таковую в вентральном и каудовентральном слепом мешках на 12,1%, в каудодорсальном – на 42,1%, в дорсальном (вблизи мышечных тяжей) – на 48,2%. Высота сосочков более или менее выровнена, в межсосочковых пространствах отмечаются единичные эпителиосоединительнотканые бугорки вблизи основания высоких сосочков.

В возрасте восемнадцати месяцев в краниальном, вентральном, каудовентральном слепом и каудодорсальном слепом мешках рубца встречаются все виды сосочков, но преобладают сосочки цилиндрической, листовидной, ланцетовидной и грушевидной формы, а в дорсальном мешке вблизи мышечных тяжей встречаются цилиндрические, листовидные, ланцетовидные и грушевидные, но преобладают грушевидные сосочки. Густота расположения сосочков на 1 см^2 в краниальном мешке достоверно снижается по отношению к предыдущей возрастной группе и достоверно превышает этот показатель в вентральном и каудовентральном слепом мешках на 24,3%. Высота сосочков в этой возрастной группе в краниальном мешке больше по сравнению с предыдущим возрастом в 2,02 раза и превышает таковую в вентральном мешке на 15,5%, в каудовентральном слепом мешке на 25,0%, в каудодорсальном – на 45,3%, в дорсальном (вблизи мышечных тяжей) – в 2 раза. Расстояние между высокими сосочками колеблется от 50 до 250 мкм. Но между некоторыми сосочками у основания расстояние от 500 до 1000 мкм, так как между ними формируются от одного до трех сосочков высотой 70 до 300 мкм и шириной от 150 до 300 мкм.

К 3-5 годам у лактирующих самок во всех отделах рубца отмечается большое разнообразие выше описанных форм сосочков с преобладанием сосочков цилиндрической, листовидной, ланцетовидной и грушевидной форм. Количество сосочков на 1 см^2 снизилось во всех отделах рубца, но эти различия не достоверны, по сравнению с параметрами предыдущей возрастной группы. Наибольшее количество сосочков на 1 см^2 также отмечается в краниальном мешке, величина этого параметра стабильна в этой возрастной группе и достоверно превышает его значения в вентральном, каудовентральном слепом мешках на 24,6%, а в каудодорсальном слепом и дорсальном мешках – на 28,6%. Высота сосочков достоверно увеличивается только в краниальном мешке рубца на 4,6%.

В возрасте восьми - десяти лет разнообразие по форме сосочков остается стабильным во всех отделах рубца, преобладают широкие формы сосочков.

Края сосочков в области верхушки, или всего свободного края сильно изрезаны. Количество сосочков на 1 см² во всех отделах рубца снижается, а высота их увеличивается, но эта разница по сравнению с предыдущей возрастной группой не достоверна.

Сетка (*reticulum*) – четвертая по величине камера желудка крупного рогатого скота после рубца, сычуга и книжки. Как известно, на сетке различают кривизну, дно, диафрагмальную и висцеральную поверхности. Стенка ее состоит из четырех оболочек. Слизистая оболочка сетки представлена эпителиосоединительнотканными складками – ячейками, напоминающими пчелиные соты. Самые крупные ячейки расположены в области дна сетки, ближе к краниальному мешку рубца и книжке их размеры становятся меньше по периметру. В ячейках первого порядка расположены ячейки второго и, в зависимости от возраста, третьего и даже четвертого порядков с более низкими складками.

У новорожденных животных в первые сутки в сетке встречаются ячейки от трех- до восьмигранной формы. Наибольшее количество ячеек шестигранной формы – 38,0% от общего количества в этой возрастной группе. Доля пятигранных ячеек составляет 36,6%, семигранных – 13,8% (таблица 3).

Таблица 3 – Виды и количество ячеек сетки крупного рогатого скота (n=70)

Виды ячеек первого порядка	Количество ячеек первого порядка, М±m	Количество ячеек второго порядка, М±m	Количество ячеек третьего порядка, М±m
Возраст животных – 1 сутки			
Трехгранные	3,40±0,14	0,53±0,25	-
Четырехгранные	19,47±0,81	2,07±0,07	1,27±0,29
Пятигранные	88,35±1,46	3,00±0,18	1,47±0,25
Шестигранные	91,67±2,20	3,40±0,14	1,47±0,25
Семигранные	33,27±1,06	3,53±0,14	1,47±0,25
Восьмигранные	5,36±0,19	3,60±0,14	1,60±0,22
Девятигранные	-	-	-
Общее количество ячеек	241,47±4,08	-	-

Виды ячеек первого порядка	Количество ячеек первого порядка, М±m	Количество ячеек второго порядка, М±m	Количество ячеек третьего порядка, М±m
Возраст животных – 30 суток			
Трехгранные	3,93±0,19*	0,93±0,28	-
Четырехгранные	24,40±0,54*	2,60±0,22	2,20±0,11
Пятигранные	97,53±1,21*	3,27±0,12	2,33±0,13
Шестигранные	116,47±2,95*	3,60±0,14	2,33±0,13
Семигранные	38,29±1,11*	3,67±0,13	2,40±0,14
Восьмигранные	6,67±0,19*	3,73±0,12	2,40±0,14
Девятигранные	-	-	-
Общее количество ячеек	287,33±6,98*	-	-
Возраст животных – 3 месяца			
Трехгранные	5,13±0,22*	1,80±0,21	-
Четырехгранные	32,67±0,64*	3,67±0,13	3,67±0,13
Пятигранные	104,27±2,10*	3,73±0,12	3,73±0,12
Шестигранные	123,20±3,05*	3,73±0,12	3,73±0,12
Семигранные	49,07±1,71*	3,80±0,11	3,80±0,11
Восьмигранные	7,14±0,24*	3,87±0,14	3,87±0,14
Девятигранные	2,57±0,13	3,93±0,12	3,93±0,12
Общее количество ячеек	324,07±7,23*	-	-
Возраст животных – 6 месяцев			
Трехгранные	6,20±0,23*	2,13±0,09	-
Четырехгранные	54,27±0,97*	3,80±0,11	3,80±0,11
Пятигранные	126,27±3,58*	4,07±0,12	4,07±0,12
Шестигранные	171,47±4,32*	3,80±0,11	3,80±0,11
Семигранные	68,27±1,84*	3,87±0,17	3,87±0,17
Восьмигранные	8,93±0,26*	3,93±0,16	3,93±0,16
Девятигранные	4,53±0,17	4,00±0,14	4,00±0,14
Общее количество ячеек	440,53±6,36*	-	-
Возраст животных – 18 месяцев			
Трехгранные	16,47±0,22*	2,27±0,12	-
Четырехгранные	92,73±1,13*	4,13±0,09	4,13±0,09
Пятигранные	306,13±4,11*	4,40±0,14	4,40±0,14
Шестигранные	348,93±4,78*	4,60±0,14	4,60±0,14
Семигранные	118,07±3,54*	4,67±0,13	4,67±0,13
Восьмигранные	40,13±0,78*	4,73±0,12	4,73±0,12

Виды ячеек первого порядка	Количество ячеек первого порядка, М±m	Количество ячеек второго порядка, М±m	Количество ячеек третьего порядка, М±m
Девятигранные	28,87±0,93*	4,73±0,12	4,73±0,12
Общее количество ячеек	951,53±5,69*	-	-
Возраст животных – 3-5 лет			
Трехгранные	16,53±0,22	2,40±0,14	
Четырехгранные	93,20±1,17	4,13±0,09	4,13±0,09
Пятигранные	306,67±3,10	4,47±0,14	4,47±0,14
Шестигранные	354,40±5,42	4,73±0,16	4,73±0,16
Семигранные	123,07±3,81	4,80±0,15	4,80±0,15
Восьмигранные	40,53±0,71	4,80±0,15	4,80±0,15
Девятигранные	29,13±1,19	4,80±0,11	4,80±0,11
Общее количество ячеек	963,53±5,88*	-	-
Возраст животных – 8-10 лет			
Трехгранные	16,87±0,14	2,47±0,14	-
Четырехгранные	94,13±1,23	4,20±0,11	4,20±0,11
Пятигранные	307,13±3,49	4,60±0,14	4,60±0,14
Шестигранные	358,27±5,38	4,80±0,18	4,80±0,18
Семигранные	124,07±3,92	4,87±0,17	4,87±0,17
Восьмигранные	41,20±0,94	4,87±0,17	4,87±0,17
Девятигранные	29,87±1,07	4,87±0,17	4,87±0,17
Общее количество ячеек	971,53±6,89	-	-

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: * – $p < 0,05$.

Пяти-и шестигранные ячейки составляют 74,6% от общего количества (рисунок 4). На трех-, четырех- и восьмигранные ячейки приходится 11,7%.

Шестигранные ячейки располагаются в области дна сетки ближе к краниальному мешку рубца, желобу сетки и книжке периметр ячеек становится уже и количество их граней уменьшается. Ячейки первого порядка от трех- до восьмигранной формы имеют от двух до четырех ячеек второго порядка. В ячейках всех форм, кроме трехгранных встречаются ячейки третьего порядка от двух до четырех. В ячейках в области дна сетки, где их периметр наибольший внутри одной ячейки первого порядка может размещаться до четырех ячеек второго порядка.

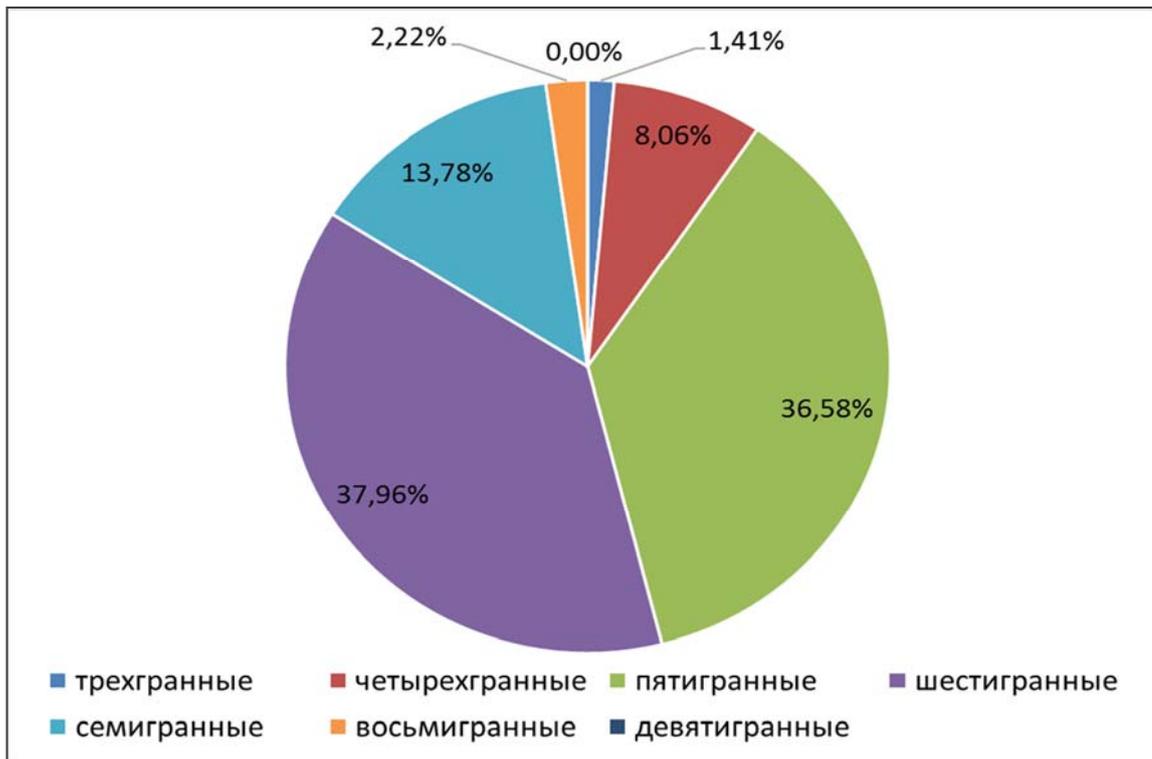


Рисунок 4 – Соотношение форм ячеек сетки у телят в возрасте 1 сутки.

У новорожденных телят суточного возраста высота ячеек первого порядка составила $3,71 \pm 0,04$ мм, ячеек второго порядка – $1,42 \pm 0,03$ мм (рисунок 5).

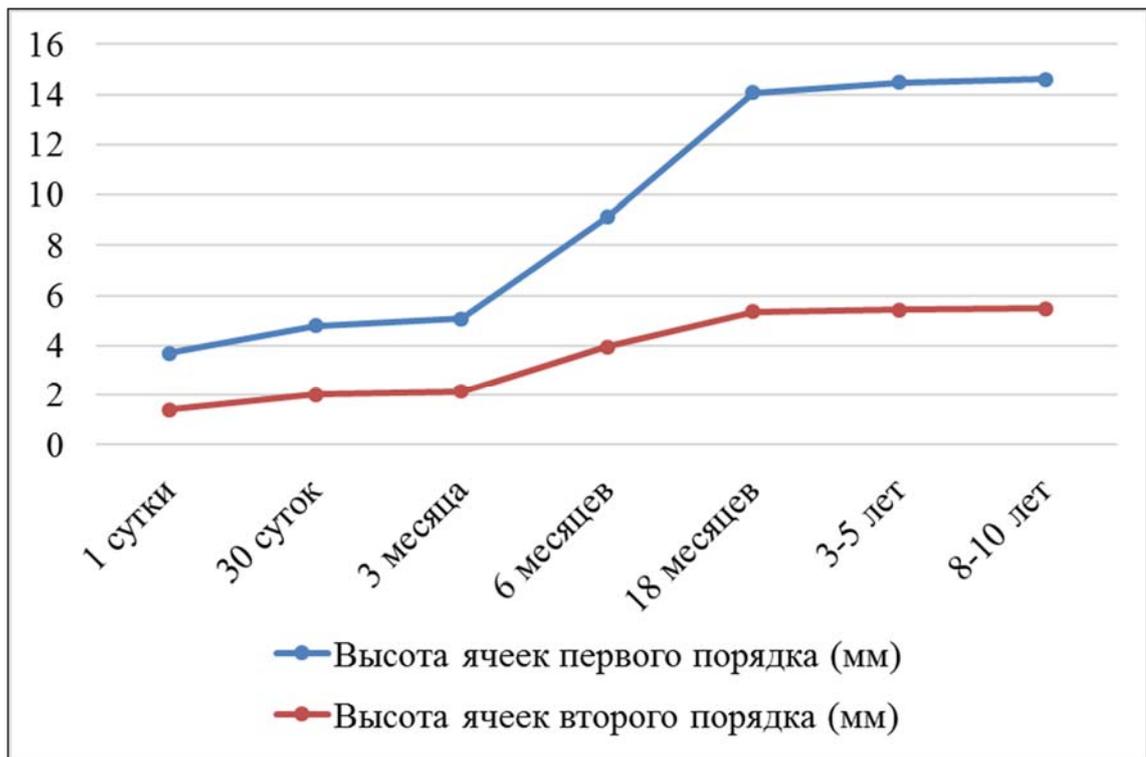


Рисунок 5 – Высота складок ячеек первого и второго порядков сетки.

Ячейки третьего порядка часто образованы едва наметившимися складками, представленными выстроившимися в ряд сосочками дна ячейки высотой от 0,3 до 0,6 мм.

В возрасте 30 суток в сетке встречаются ячейки от трех- до восьмигранной формы. Наибольшее количество ячеек шестигранной формы – 40,5% от общего количества в этой возрастной группе. Доля пятигранных ячеек составляет 33,9%, семигранных – 13,3%. Общее количество ячеек достоверно увеличивается на 19,0%. Наибольший прирост выявлен ячеек четырехгранной и шестигранной форм, он составил 20,2% и 21,3% соответственно. Ячейки первого порядка от трех- до восьмигранной формы имеют от двух до четырех ячеек второго порядка, причем не более двух ячеек второго порядка отмечается в ячейках трехгранной формы, в более крупных их насчитывается не менее трех-четырех. Количество ячеек третьего порядка также увеличивается. Высота ячеек первого порядка была $4,79 \pm 0,05$ мм, ячеек второго порядка – $2,02 \pm 0,04$ мм, ячейки третьего порядка часто образованы невысокими складками от 0,44 до 0,82 мм, или выстроившимися в ряд сосочками дна ячейки.

В возрасте трех месяцев в сетке встречаются ячейки от трех- до девятигранной формы. Наибольшее количество ячеек шестигранной формы – 38,0% от общего количества в этой возрастной группе. Доля пятигранных ячеек составляет 32,2%, семигранных – 15,1%. Общее количество ячеек достоверно увеличивается на 12,4%. Наибольший прирост выявлен ячеек трехгранной, четырехгранной и семигранной формы, он составил 23,4%, 25,3% и 22,0% соответственно. Ячейки первого порядка от трех- до девятигранной формы имеют от двух до четырех ячеек второго порядка, причем не более двух ячеек второго порядка отмечается в ячейках трехгранной формы, в более крупных их насчитывается не менее трех-четырех. Количество ячеек третьего порядка также увеличивается. Высота ячеек первого порядка составила $5,08 \pm 0,16$ мм, ячеек второго порядка – $2,14 \pm 0,05$ мм, что достоверно выше значения такового показателя по сравнению с предыдущей возрастной группой.

В возрасте шести месяцев в сетке встречаются ячейки от трех- до девятигранной формы. Наибольшее количество ячеек шестигранной формы – 38,9% от общего количества в этой возрастной группе. Доля пятигранных ячеек составляет 28,7%, семигранных – 15,5%. Общее количество ячеек достоверно увеличивается в 1,4 раза. Наибольший прирост выявлен ячеек четырехгранной и шестигранной формы, он составил 39,8% и 28,2% соответственно. Высота ячеек первого порядка оказалась $9,13 \pm 0,20$ мм, ячеек второго порядка – $3,97 \pm 0,13$ мм, что достоверно выше значения такого показателя по сравнению с предыдущей возрастной группой. Ячейки третьего порядка часто образованы невысокими складками от 0,62 до 0,93 мм, или выстроившимися в ряд сосочками дна ячейки.

В возрасте восемнадцати месяцев в сетке встречаются ячейки от трех- до девятигранной формы (рисунок 6). Наибольшее количество ячеек шестигранной формы – 36,7% от общего количества в этой возрастной группе. Доля пятигранных ячеек составляет 32,2%, семигранных – 12,4%. Общее количество ячеек достоверно увеличивается в 1,4 раза. Наибольший прирост выявлен ячеек четырехгранной, пятигранной, шестигранной и семигранной форм, он составил 1,7, 2,4, 2,0 и 1,7 раза соответственно.

Ячейки первого порядка от четырех- до девятигранной формы имеют от трех до пяти ячеек второго порядка, причем не более трех ячеек второго порядка отмечается в ячейках трехгранной формы, в более крупных их насчитывается не менее четырех-пяти. Количество ячеек третьего порядка также увеличивается. Высота ячеек первого порядка равна $14,07 \pm 0,36$ мм, ячеек второго порядка – $5,36 \pm 0,11$ мм, что достоверно выше значения такого показателя по сравнению с предыдущей возрастной группой.

В возрасте трех-пяти лет общее количество ячеек достоверно увеличивается, однако изменение других морфометрических показателей как при сравнении с предыдущей, так и с последующей возрастной группой недостоверны.

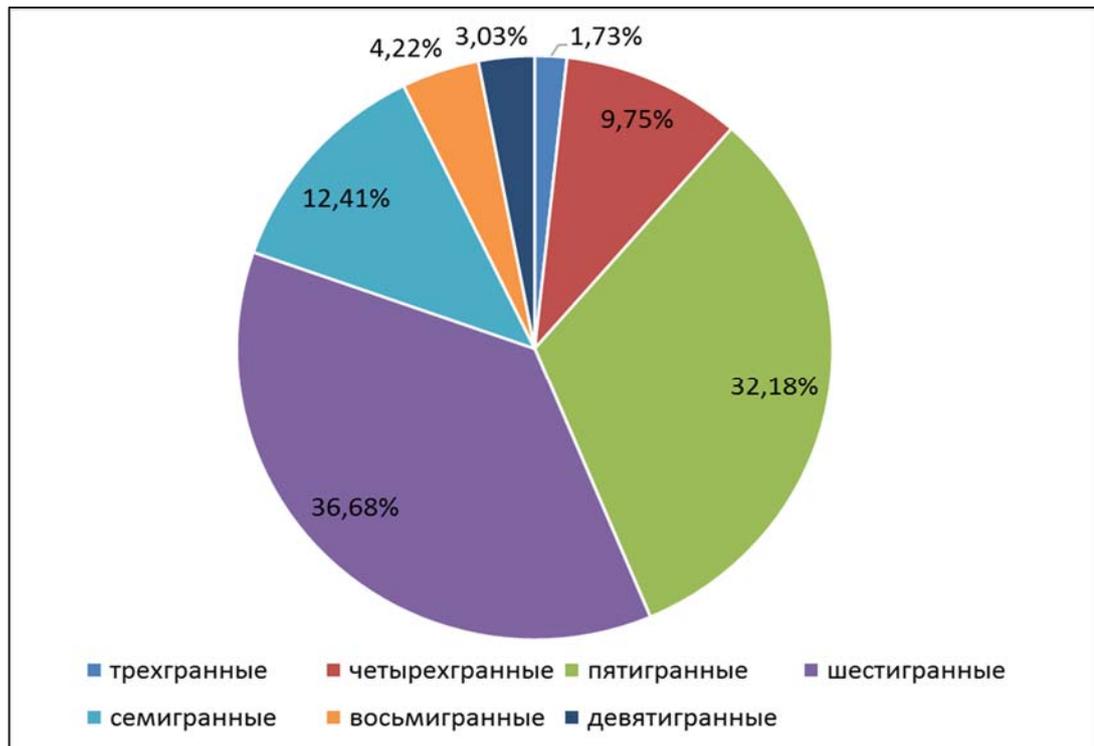


Рисунок 6 – Соотношение форм ячеек сетки у животных в возрасте 18 месяцев.

Особенности форм ячеек, закономерности их распределения по формам достоверно не изменяются.

Таким образом, во всех возрастных группах наибольшее количество ячеек пяти- и шестигранных, на которые приходится от 74,44% до 68,5% от общего количества ячеек. Темпы роста общего количества ячеек составляют 19,0% к 30 суткам, 12,4% к трем месяцам, 1,4 раза к шести месяцам, 2,2 раза к восемнадцати месяцам, 1,3% к трем-пяти годам жизни животных.

Книжка (omasum) имеет слизистую оболочку, как известно, формирующую эпителиосоединительнотканые образования – листочки, дифференцированные на большие, средние, малые и самые малые, образующие книжковые ниши.

У новорожденных телят суточного возраста книжка имеет 12-13 книжковых ниш. Количество сосочков на 1 см² в больших листочках составило на 14,6% меньше, чем в средних (таблица 4). Длина больших листочков по основанию соответствует кривизне книжки (curvature omasi). Средние листочки у

новорожденных телят в 2,4 раза ниже больших, длина их по основанию соответствует длине больших листочков, количество сосочков на 1 см² выше, так как сосочки средних листочков несколько мельче. Малые листочки начинаются грядой сосочков и только через 1-1,5 см приобретают высоту, поэтому они короче больших и средних. Самые малые листочки большей частью представлены грядой сосочков и только в середине центральных ниш эти сосочки сливаются, образуя листочек. Если за единицу принять высоту самого малого листочка, то соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте выглядит как 36,2:15,2:2,7:1.

К 30-суточному возрасту количество книжковых ниш насчитывается 13-14, редко – 15 (6,7% случаев). Количество сосочков на 1 см² достоверно, но незначительно увеличилось только на больших листочках. Высота больших листочков достоверно увеличилась на 20,3%, средних – на 30,6%, малых – в 1,9 раза, самых малых – в 2,0 раза (рисунок 7).

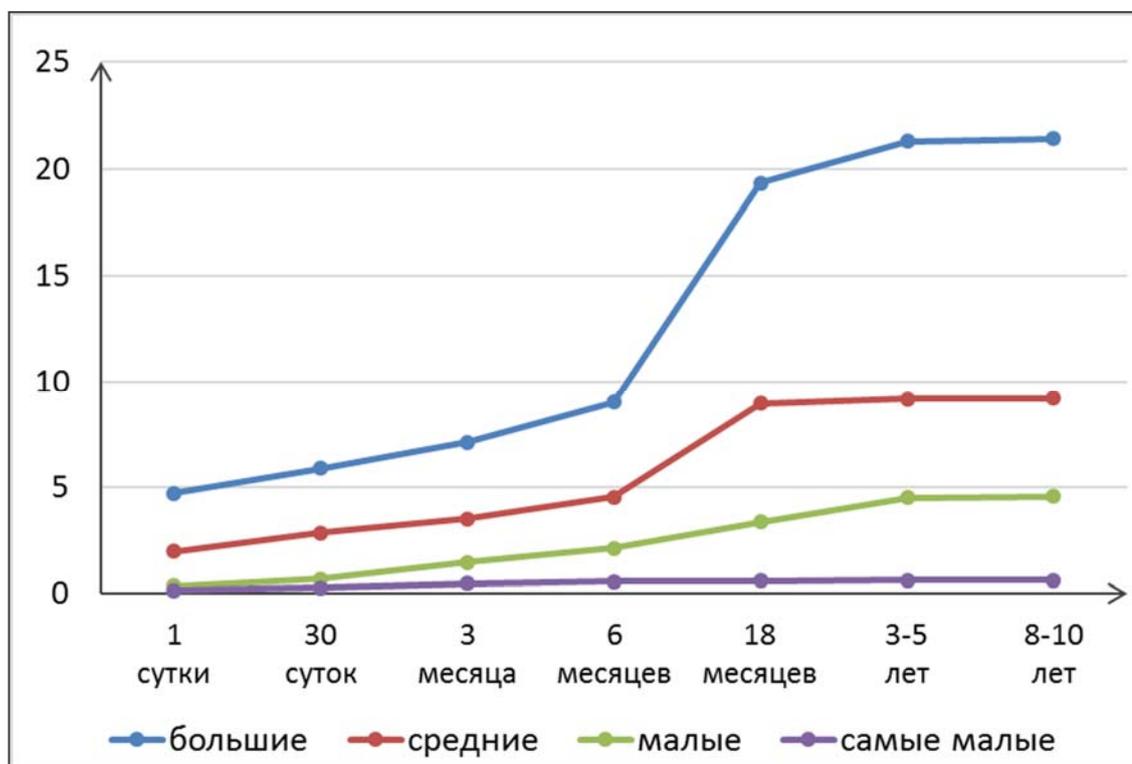


Рисунок 7 – Динамика изменения высоты различных видов листочков книжки у крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Высота больших листочков по отношению к средним больше в 2,1 раза. Малые листочки оформлены и на всем протяжении идут параллельно средним и большим. Высота малых листочков по отношению к средним меньше в 4,1 раза. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте соответствует 23,6:11,7:2,7:1. Количество сосочков на 1 см² выше, так как сосочки средних листочков несколько мельче.

Самые малые листочки представлены грядой сросшихся сосочков, в области центральных ниш они уже имеют сформированное основание и сосочки по свободному краю листочка. Расстояние между листочками книжки составляет $0,3 \pm 0,02$ см.

К трехмесячному возрасту количество книжковых ниш насчитывается 17-18, редко – 19 (6,7% случаев). Все морфометрические параметры листочков достоверно увеличиваются. Количество сосочков на 1 см² на больших листочках достоверно увеличилось на 4,7%. Высота больших листочков достоверно увеличилась на 17,0%, средних – на 19,1%, малых – в 2,2 раза, самых малых – в 1,84 раза. Высота больших листочков по отношению к средним больше в 2,01 раза. Высота малых листочков по отношению к средним меньше в 2,4 раза. Самые малые листочки представлены во всех книжковых нишах и срослись своими основаниями. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте соответствует 15,5:7,6:3,2:1.

К шестимесячному возрасту количество книжковых ниш составляет 19-21. Все морфометрические параметры листочков продолжают достоверно увеличиваться. Количество сосочков на 1 см² на больших листочках достоверно увеличилось на 8,03%. Высота больших листочков достоверно увеличилась на 21,1%, средних – на 22,5%, малых – на 30,7%, самых малых – на 20,7%. Высота больших листочков по отношению к средним больше в 2,0 раза. Высота малых листочков по отношению к средним меньше в 2,1 раза. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте соответствует 16,1:8,1:3,8:1.

Таблица 4 – Морфометрические параметры листочков книжки крупного рогатого скота черно-пестрой породы (n=70)

Показатели	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Большие листочки							
Количество, шт	13,40±0,22	14,40±0,24*	17,52±0,22*	21,00±0,17*	25,73±0,26*	25,87±0,30	25,93±0,31
Высота, см	4,70±0,06	5,90±0,08*	7,11±0,14*	9,01±0,13*	19,33±0,23	21,29±0,37*	21,42±0,32
Количество со- сочков на 1 см ² , шт	29,33±0,40	30,57±0,39*	32,07±0,43*	34,87±0,28*	39,73±0,45*	40,31±0,46	40,67±0,48
Средние листочки							
Количество, шт	12,47±0,20	13,40±0,24*	16,60±0,24*	20,00±0,17*	24,73±0,26*	24,87±0,30	24,93±0,31
Высота, см	1,97±0,04	2,84±0,05*	3,51±0,06*	4,53±0,06*	8,94±0,10*	9,16±0,16	9,21±0,13
Количество со- сочков на 1 см ² , шт	34,33±0,51	35,07±0,24	39,47±0,45*	44,27±0,65*	47,53±0,45*	47,67±0,49	48,13±0,35

Показатели	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Малые листочки							
Количество, шт	24,93±0,40	26,80±0,49*	33,20±0,49*	40,00±0,35*	49,47±0,51*	49,73±0,60	49,87±0,62
Высота, см	0,35±0,02	0,67±0,02*	1,47±0,05*	2,12±0,04*	3,37±0,05*	4,51±0,07*	4,57±0,06
Количество со- сочков на 1 см ² , шт	-	-	-	48,13±0,32	49,47±0,38*	49,73±0,34	49,87±0,38
Самые малые листочки							
Количество, шт	49,87±0,79	53,60±0,97*	66,40±0,97*	80,00±0,70*	98,93±1,03*	99,47±1,20	99,73±1,24
Высота, см	0,13±0,01	0,25±0,01*	0,46±0,02*	0,56±0,02*	0,59±0,02	0,61±0,02	0,63±0,02
Количество со- сочков на 1 см ² , шт	-	-	-	-	-	-	-
Всего листочков	100,60±1,58	109,80±1,88*	133,27±1,78*	161,0±1,40*	198,87±2,06*	199,93±2,41	200,47±2,49

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

К восемнадцатимесячному возрасту количество книжковых ниш насчитывается 23-26. Все морфометрические параметры листочков достоверно увеличиваются. Количество сосочков на 1 см² на больших листочках достоверно увеличилось на 12,2%. Высота больших листочков достоверно увеличилась в 2,2 раза, средних – на 2,0 раза, малых – в 1,6 раза. Высота самых малых листочков стабильна. Высота больших листочков по отношению к средним больше в 2,2 раза. Высота малых листочков по отношению к средним меньше в 2,7 раза. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте соответствует 32,8:15,5:5,7:1.

К трех-пятилетнему возрасту количество книжковых ниш насчитывается 23-26, редко – 27 (6,7% случаев). Достоверно увеличиваются только морфометрические параметры по высоте больших и малых листочков на 9,2% и 25,3% соответственно. Высота больших листочков по отношению к средним больше в 2,3 раза. Высота малых листочков по отношению к средним меньше в 2,03 раза, высота малых по отношению к самым малым больше в 7,4 раза. Соотношение между большими, средними, малыми и самыми малыми листочками по высоте соответствует 34,9:15,0:7,4:1. В области центральных ниш часто появляются ряды сосочков между уже сформированными большими, средними, малыми и самыми малыми листочками.

К 8-10 годам достоверных изменений исследуемых морфометрических параметров не выявлено.

Таким образом, 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 как листочки до трехмесячного возраста, однако даже у взрослых животных вдалеке от ниш, расположенных по центру кривизны книжки, где они хорошо выражены на всем протяжении, в нишах ближе к желобу, они едва просматриваются, или выглядят в виде ряды сосочков. Наиболее существенно изменяется высота

листочков. Большие листочки в течение исследуемых периодов увеличиваются в 4,5 раза, средние – в 4,7 раза, малые – в 12,9 раза и самые малые – в 4,7 раза. Темпы роста листочков также не одинаковые. Большие и средние листочки наибольшие темпы роста имели в период от шести до восемнадцати месяцев. Малые листочки наиболее интенсивно росли до трех месяцев, и в последующие возрастные периоды сохраняли достаточно высокие темпы роста. Самые малые листочки наиболее интенсивно растут до трех месяцев, и достаточно значительные темпы роста сохраняют до шести месяцев. Соотношение листочков по высоте также изменяется в исследуемые возрастные периоды. Чередование листочков идет в следующем порядке: большие, самые малые, малые, самые малые, средние, самые малые, малые, самые малые, большие.

Сычуг (abomasum), как известно, у взрослого крупного рогатого скота вторая по величине камера после рубца, а у новорожденных – это самая большая камера. Слизистая оболочка собрана в эпителиосоединительнотканые складки. В донной части сычуга расположены продольные спиральные складки, в области пилоруса – поперечные складки. Продольные спиральные складки, как известно, делятся на большие, средние и малые.

Чередование складок идет в следующем порядке: большие, малые, средние, малые и большие.

У новорожденных телят суточного возраста большие складки сычуга спирально закручиваются и имеют различную длину у основания. Длина больших, средних и малых складок соотносятся как 1,6:1,12:1. Высота 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 (таблица 5).

К тридцатисуточному возрасту количество больших складок сычуга достоверно увеличивается на 5,4%, средних – на 14,1%, малых – на 7,6% (рисунок 8). Длина всех складок по основанию достоверно увеличивается и соотносится между большими, средними и малыми складками как 1,6:1,3:1.

Таблица 5 – Динамика морфометрических параметров складок сычуга в постнатальном онтогенезе (n=70)

Возраст животных	Виды складок									
	Продольные спиральные									Поперечные
	Большие			Средние			Малые			
	Количество, шт М±m	Длина, см М±m	Высота, см М±m	Количество, шт М±m	Длина, см М±m	Высота, см М±m	Количество, шт М±m	Длина, см М±m	Высота, см М±m	Количество, шт М±m
1 сутки	6,33 ±0,16	13,65 ±0,23	3,22 ±0,08	5,33 ±0,16	9,81 ±0,12	1,75 ±0,02	10,53 ±0,32	8,75 ±0,13	0,87 ±0,02	19,60 ±0,65
30 суток	6,67 ±0,16*	14,54 ±0,17*	3,51 ±0,06*	5,67 ±0,16	11,53 ±0,28*	1,89 ±0,04*	11,33 ±0,33*	9,19 ±0,09*	0,92 ±0,02*	21,40 ±0,68*
3 месяца	7,47 ±0,24*	17,43 ±0,34*	4,15 ±0,06*	6,47 ±0,24*	13,68 ±0,25*	2,24 ±0,04*	12,93 ±0,49*	9,81 ±0,09*	0,97 ±0,03	23,33 ±0,72*
6 месяцев	7,93 ±0,19*	23,34 ±0,50*	4,73 ±0,05*	6,93 ±0,19*	17,37 ±0,25*	2,75 ±0,06*	13,87 ±0,38*	10,80 ±0,28*	1,24 ±0,03*	28,20 ±0,56*
18 месяцев	9,87 ±0,20*	47,27 ±0,43*	5,53 ±0,04*	8,80 ±0,18*	26,84 ±0,35*	3,09 ±0,05*	15,07 ±0,49*	11,53 ±0,28*	1,36 ±0,04*	32,27 ±0,79*
3-5 лет	10,07 ±0,16	47,65 ±0,39	5,61 ±0,05	9,07 ±0,16	26,93 ±0,36	3,13 ±0,05	15,33 ±0,52	12,21 ±0,46	1,41 ±0,03	33,20 ±0,85
8-10 лет	10,27 ±0,19	48,02 ±0,36	5,67 ±0,06	9,27 ±0,19	27,09 ±0,30	3,16 ±0,08	15,47 ±0,43	12,59 ±0,27	1,44 ±0,04	34,37 ±0,68

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: * – p<0,05.

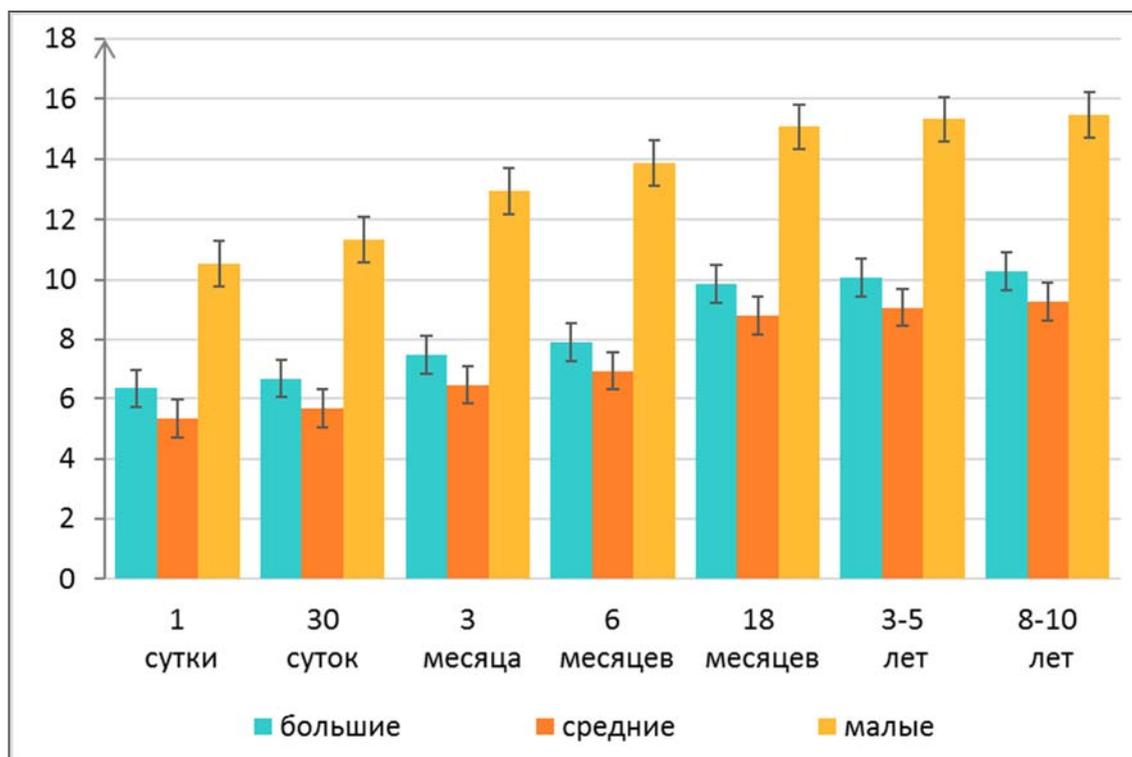


Рисунок 8 – Динамика количества количества продольных спиральных складок сычуга в постнатальном онтогенезе.

Высота больших, средних и малых складок соотносятся как 3,8:2,1:1. Высота больших складок по отношению к средним и средних по отношению к малым больше в 1,86 и в 2,05 раза соответственно.

К трехмесячному возрасту количество больших складок сычуга достоверно возрастает на 12,0%, средних – на 14,10%, малых – на 14,1%. Длина больших, средних и малых складок достоверно повышается на 19,9%, 18,7% и 6,7% соответственно и соотносится как 1,8:1,4:1. Высота больших, средних и малых складок соотносятся как 4,3:2,4:1. Высота больших складок по отношению к средним и средних по отношению к малым больше в 1,85 и в 2,31 раза соответственно.

К шестимесячному возрасту количество больших складок сычуга достоверно повышается на 6,2%, средних – на 7,1%, малых – на 7,3%. Длина больших, средних и малых складок достоверно увеличивается на 19,9%, 18,7% и 6,7% соответственно и соотносится как 2,2:1,6:1. Высота больших, средних и

малых складок соотносятся как 3,8:2,2:1. Высота больших складок по отношению к средним и средних по отношению к малым больше в 1,72 и в 2,22 раза соответственно.

К восемнадцатимесячному возрасту количество больших складок сычуга достоверно увеличивается на 24,5%, средних – на 27,0%, малых – на 8,6%. Длина больших, средних и малых складок достоверно повышается на 102,5%, 54,5% и 6,8% соответственно и соотносится как 4,1:2,3:1. Высота больших, средних и малых складок соотносятся как 4,1:2,3:1. Высота больших складок по отношению к средним и средних по отношению к малым больше в 1,8 и в 2,3 раза.

К трех-пятилетнему возрасту и у более старших животных количество складок сычуга достоверно не изменяется. Расстояние между складками сычуга составляет $2,38 \pm 0,03$ см.

Количество поперечных складок в пилорической области сычуга достоверно увеличивается до восемнадцати месяцев (рисунок 9).

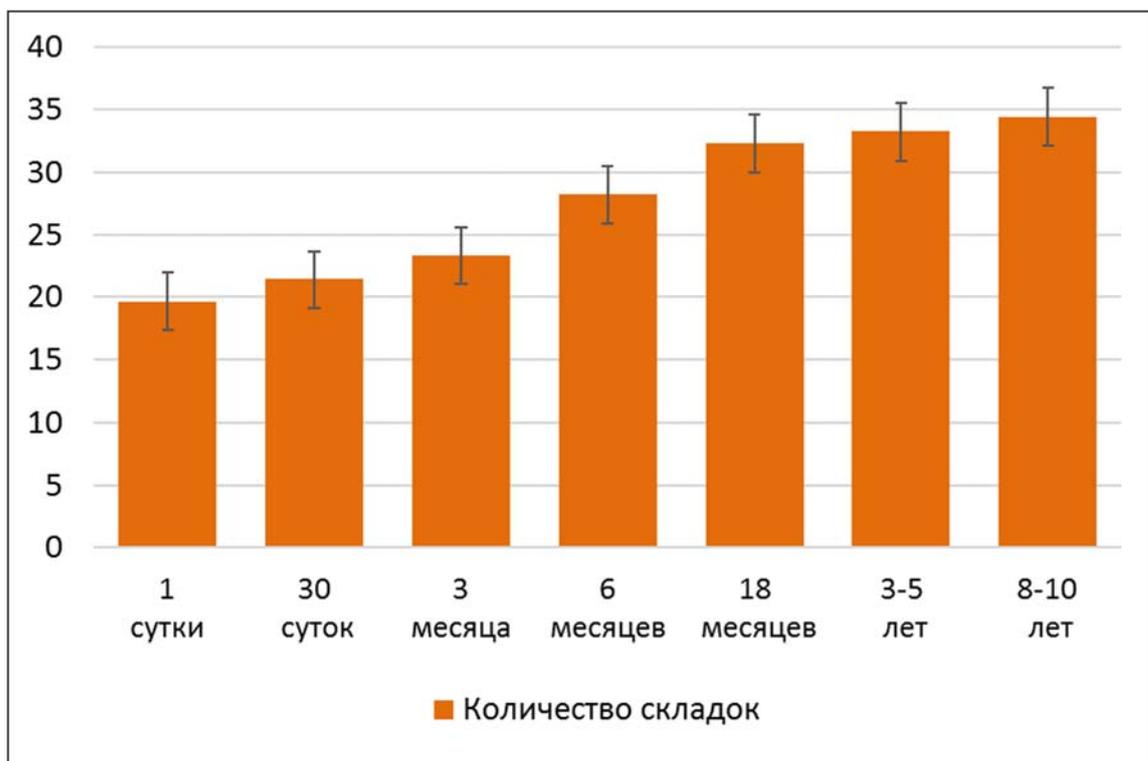


Рисунок 9 – Динамика изменения количества поперечных складок сычуга у крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

В первый месяц жизни и в период до трех месяцев их количество увеличивается на 9,18 и 9,01% соответственно. Наибольший прирост их отмечается с трех до шести месяцев и составляет 20,87%. К восемнадцатимесячному возрасту поперечных складок становится больше на 14,43%, что мы связываем с развитием подслизистой основы и собственной пластинки слизистой оболочки.

Таким образом, впервые установлено, что эпителиосоединительнотканые выросты – продольные спиральные складки сычуга у крупного рогатого скота черно-пестрой породы претерпевают достоверные морфометрические изменения длины и высоты от рождения до восемнадцати месяцев. Высота больших, средних и малых складок во всех возрастных группах соотносится как 4,1:2,3:1. Высота больших складок по отношению к средним и средних по отношению к малым больше в 1,8 и в 2,3 раза соответственно. Наши данные согласуются с результатами исследований П.В. Груздева с соавт. (1998), О. М. Анненковой (1999), О. В. Дилековой (2007), С. Н. Чебакова, Ю. М. Малофеева, О. Г. Дутовой (2010), С. Н. Чебакова (2013) по вопросу наличия в сычуге различных жвачных постоянного количества складок для каждого вида животных и того, что в области книжково-сычужного отверстия складки достигают максимальной высоты, а ближе к пилорической части они становятся уже.

2.2.1.2. Динамика морфометрических параметров эпителия слизистой оболочки преджелудков

У новорожденных 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. Клетки базального слоя расположены в один ряд в области сосочков собственной пластинки слизистой оболочки и в одн-два ряда в области эпителиальных гребней межсосочковых зон. Его толщина составляет от 15 до 45% толщины эпителия, что

зависит от формы сосочков. Чем уже форма сосочков слизистой оболочки рубца, тем меньше толщина их эпителиального слоя.

У большинства сосочков на поверхности имеются слабовыраженные выпячивания – гребни, образующиеся из-за вставания рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки, богатой кровеносными сосудами в базальный слой эпителия (рисунок 10).

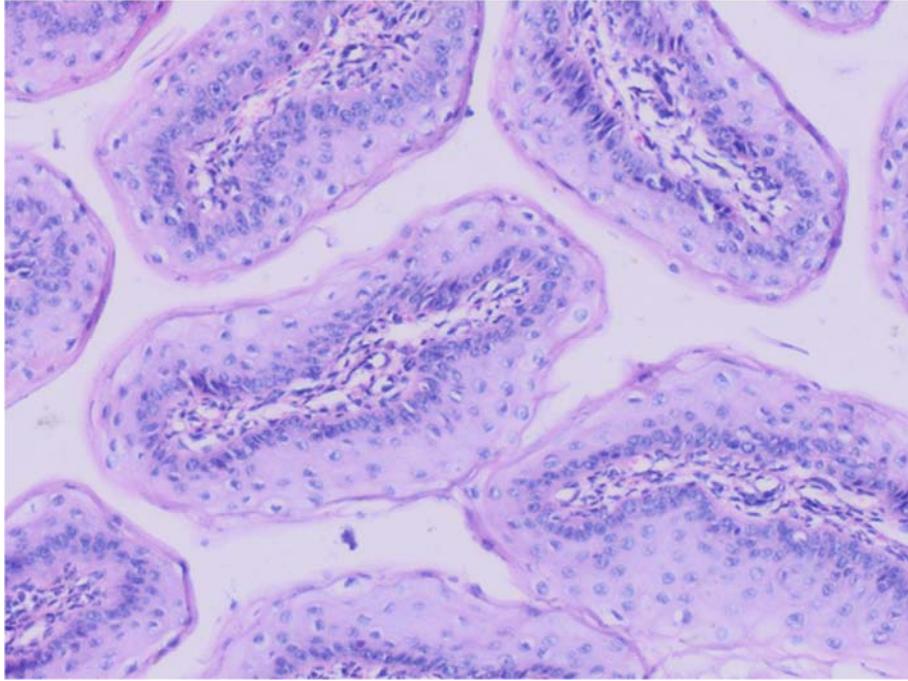


Рисунок 10 – Поперечный срез сосочков слизистой оболочки краниального мешка рубца. Самка, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

Толщина прослойки рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки в среднем составляет $12,34 \pm 0,74$ мкм. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки в этой возрастной группе минимальна (таблица 6). Сосуды являются преимущественно капиллярами с диаметром от 5 до 8 мкм. Толщина поверхностного эпителиального слоя в этой возрастной группе максимальна (рисунок 11).

У телят к месячному возрасту толщина эпителиальных гребней межпапиллярных зон увеличивается в 1,3 раза. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки достоверно не изменяется.

Таблица 6 – Морфометрические параметры эпителия сосочков рубца (n=70)

Параметры	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина ЭС-СПСО, мкм	52,97±10,49	53,19±6,40	53,24±8,52	53,93±9,11	54,43±14,79	54,50±1,05	54,86±1,25
Толщина ЭГМЗ, мкм	65,06±10,59	83,86±14,10*	106,92±15,81*	114,69±24,74*	116,69±18,47	130,73±2,23*	135,48±2,38*
Соотношение толщины ЭС-СПСО к ЭГМЗ	1: 1,23	1: 1,58	1 : 2,01	1 : 2,13	1 : 2,14	1: 2,40	1:2,47
Соотношение толщины ЭС-СПСО к ЭГМЗ, %	81,42	63,43	49,80	47,02	46,65	41,69	40,49

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: *– p <0,05. ЭССПО – эпителий над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки; ЭГМЗ – эпителиальные гребни межсосочковых зон.

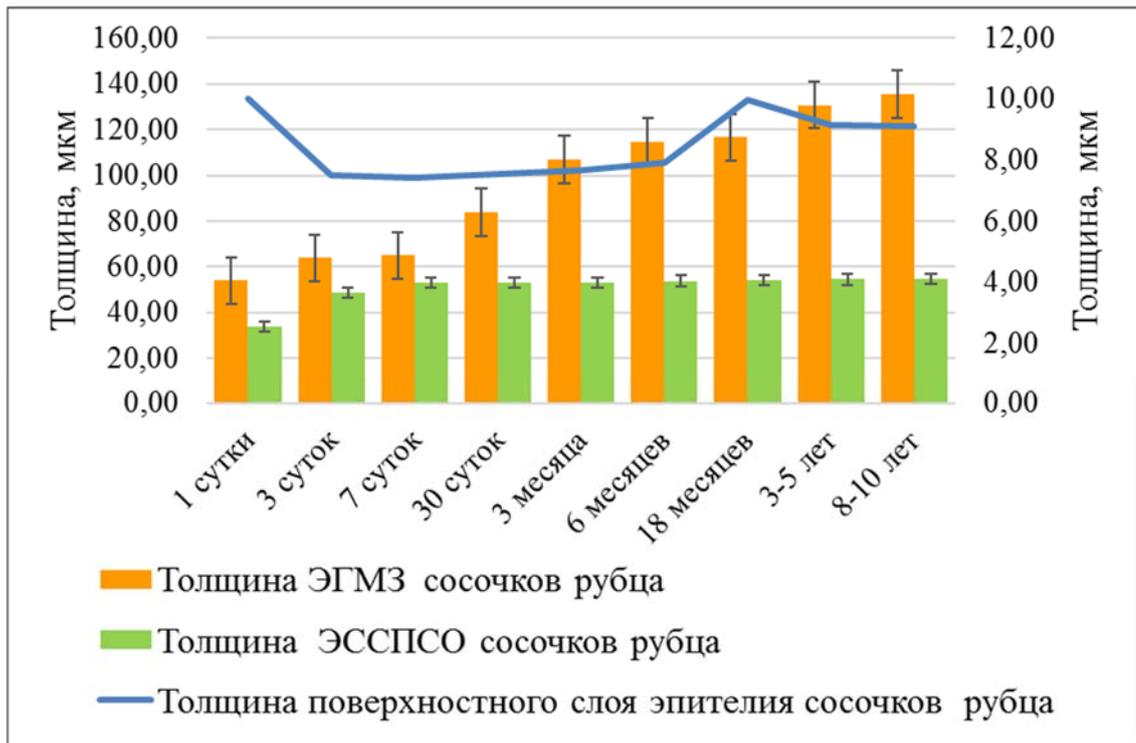


Рисунок 11 – Динамика морфометрических параметров эпителия сосочков рубца в постнатальном онтогенезе.

Соотношение толщины этих двух показателей уменьшается на 18,0 %. На поперечном срезе базальный и шиповатый слои более рельефно вдаются в рыхлую соединительную ткань сосочка. Подэпителиальные сосуды соединительнотканых сосочков также преимущественно капилляры с диаметром от 5 до 10 мкм. На поверхностных клетках эпителия очагами встречается оксифильное безъядерное вещество.

У телят трехмесячного возраста хорошо различимы слои: базальный, шиповатый, зернистый и роговой. Толщина эпителиальных гребней межпапиллярных зон увеличивается в 1,27 раза, эпителий многослойный плоский ороговевающий. Сосочки собственной пластинки слизистой оболочки хорошо выражены. Соотношение исследуемых параметров в этой возрастной группе уменьшается на 13,6%. Подэпителиальные сосуды преимущественно капилляры от 6 до 11 мкм. На поверхностных клетках тонким сплошным слоем расположено оксифильное безъядерное вещество.

К шестимесячному возрасту толщина эпителиальных гребней межпапиллярных зон незначительно, но достоверно увеличивается (7,0%). Сосочки

собственной пластинки слизистой оболочки хорошо выражены и рельефны. Соотношение исследуемых параметров в этой возрастной группе уменьшается на 2,8%. На поверхностных клетках сплошным тонким слоем расположено оксифильное безъядерное вещество с признаками десквамации.

В восемнадцатимесячном возрасте исследуемые морфометрические параметры сосочков рубца стабильны, кроме рогового слоя, толщина которого достоверно выше, чем в предыдущей возрастной группе.

У лактирующих самок в возрасте 3-5 лет и старше рыхлая соединительная ткань сосочка значительно вдаётся в базальный слой, образуя эпителиальные гребни, между которыми располагаются выросты собственной пластинки слизистой оболочки, формируя соединительнотканые сосочки собственной пластинки слизистой оболочки (рисунок 12). Толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно увеличивается на 15,03%.

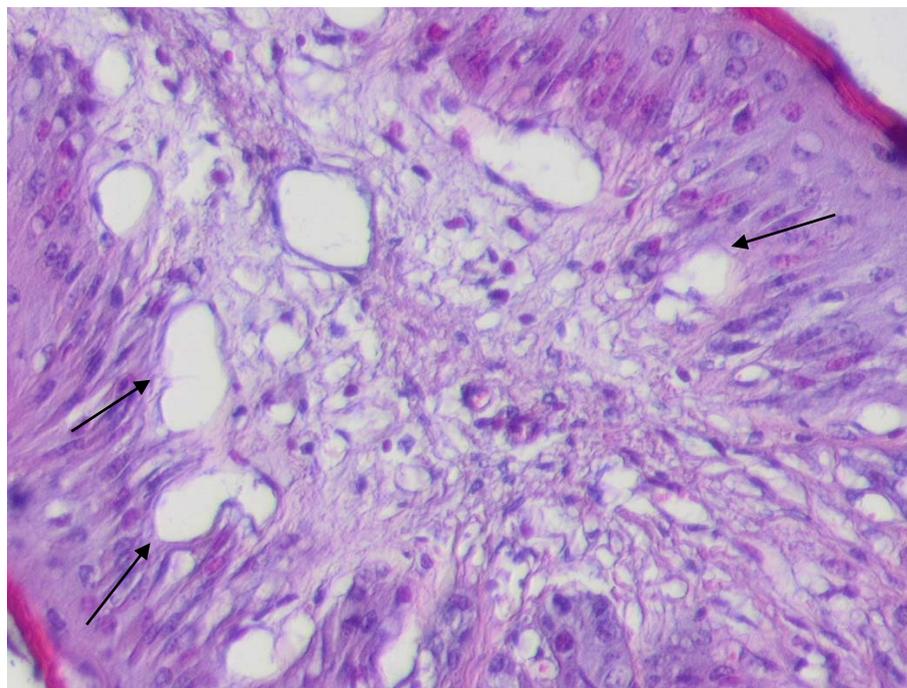


Рисунок 12 – Соединительнотканые сосочки собственной пластинки слизистой оболочки на поперечном срезе сосочка слизистой оболочки рубца крупного рогатого скота. Самка, возраст 4 года. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

Таким образом, установлено, что толщина поверхностного слоя эпителия за исследуемый возрастной период достоверно не увеличилась, а толщина эпителиальных гребней межпапиллярной зоны возросла в 2,08 раза.

Сетка. У новорожденных телят эпителиосоединительнотканное образование – складки, образуют ячейки первого-третьего порядков. В складках ячеек первого порядка между эпителиальными слоями располагаются 10-13 слоев гладкомышечных клеток, представляющие собой мышечную пластинку слизистой оболочки. Между гладкомышечными клетками просматриваются прослойки рыхлой соединительной ткани, которая окружает сосуды и вдается в базальную мембрану многослойного плоского эпителия, образуя сосочки собственной пластинки слизистой оболочки (рисунки 13). В складках ячеек второго порядка слоев гладкомышечных клеток насчитывается в два раза меньше – 5-6. Гладкомышечные клетки распределены по всей высоте складки неравномерно: их больше ближе к свободному краю складки и меньше ближе к ее основанию (рисунок 14-16).

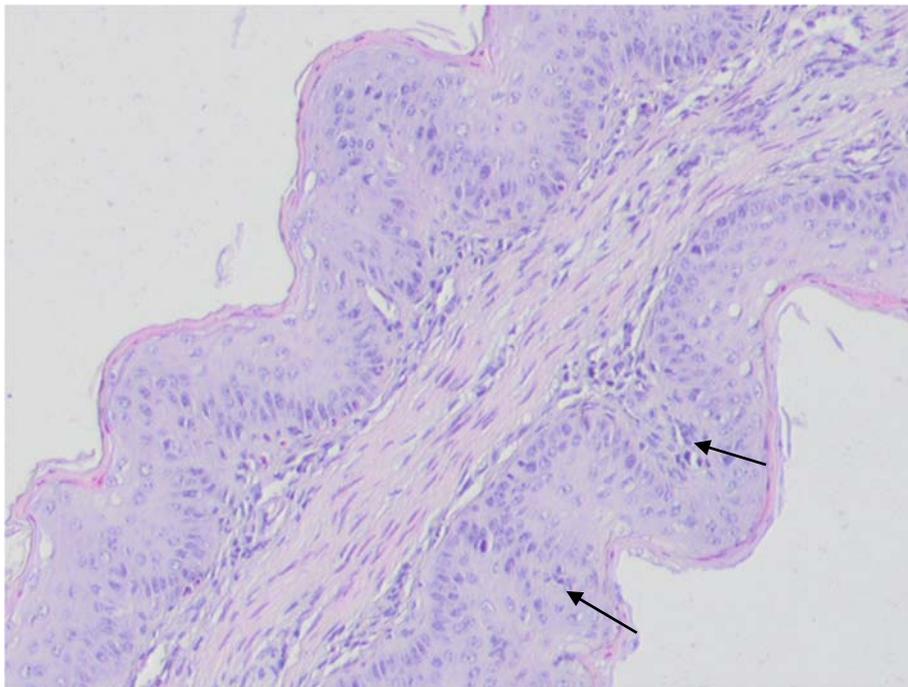


Рисунок 13 – Сосочки собственной пластинки слизистой оболочки в складке ячейки сетки первого порядка ближе к свободному краю. Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

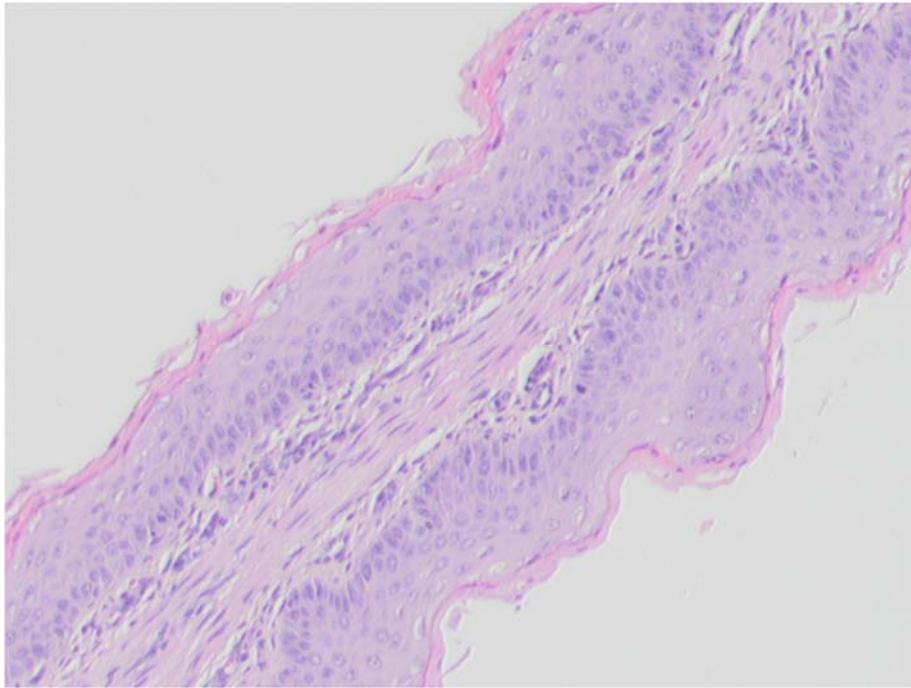


Рисунок 14 – Поперечный срез складки ячейки сетки второго порядка ближе к свободному краю. Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

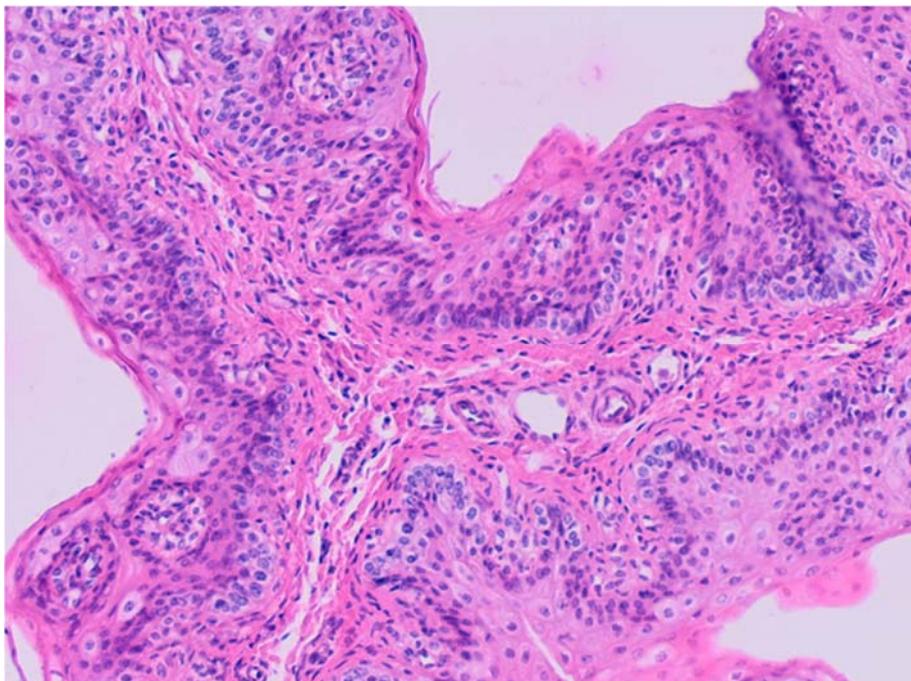


Рисунок 15 – Поперечный срез складки ячеек сетки первого порядка у основания. Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

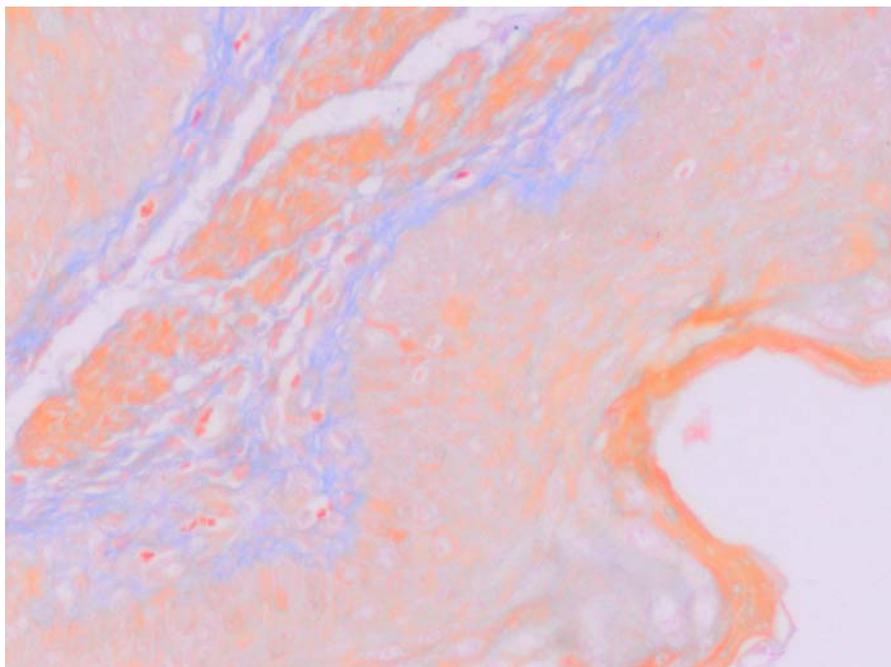


Рисунок 16 – Складка ячейки сетки первого порядка ближе к свободному краю. Нежные коллагеновые волокна в межмиоцитарных пространствах и в соединительнотканых сосочках собственной пластинки слизистой оболочки. Самец, возраст 1 сутки. Окраска по Маллори. Ув. $\times 200$.

Соотношение толщины сосочков собственной пластики слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых пространств в этой возрастной группе минимально (таблица 7). В процентном выражении это соотношение составляет 41,64%. Толщина поверхностного слоя достоверно не изменяется (рисунок 17).

К тридцатисуточному возрасту количество гладкомышечных слоев увеличивается до 12-14, коллагеновых волокон становится больше (рисунок 18, 19). Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки достоверно увеличивается на 25,7%, а толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно уменьшается на 29,6%. Соотношение толщины эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых зон увеличивается в процентном выражении до 74,39%.

Таблица 7 – Морфометрические параметры эпителия складок сетки (n=70)

Параметры	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина ЭССПСО, мкм	56,56±3,90	71,11±3,28*	72,63±3,72	73,73±2,44	74,36±2,65	74,92±2,61	75,47±2,24
Толщина ЭГМЗ, мкм	135,84±5,89	95,59±0,89*	98,65±1,78*	106,56±2,53*	106,43±1,99	109,68±3,74	110,36±5,21
Соотношение толщин ЭССПСО к ЭГМЗ	1 : 2,4	1 : 1,34	1 : 1,36	1 : 1,45	1 : 1,43	1 : 1,46	1 : 1,46
Соотношение толщин ЭССПСО к ЭГМЗ, %	41,64	74,39	73,62	69,19	69,87	68,31	68,39

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: *– p < 0,05. ЭССПСО – эпителий над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки; ЭГМЗ – эпителиальные гребни межсосочковых зон.

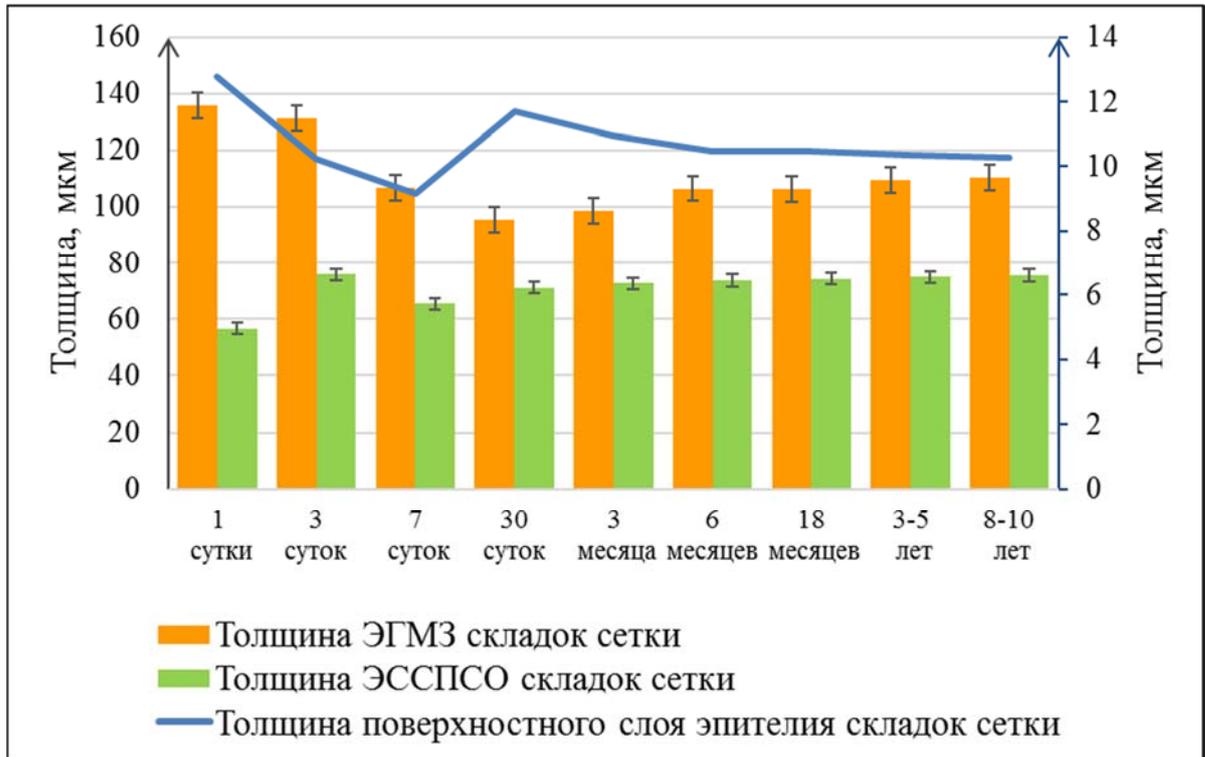


Рисунок 17 – Динамика морфометрических параметров эпителия складок сетки первого порядка в постнатальном онтогенезе.

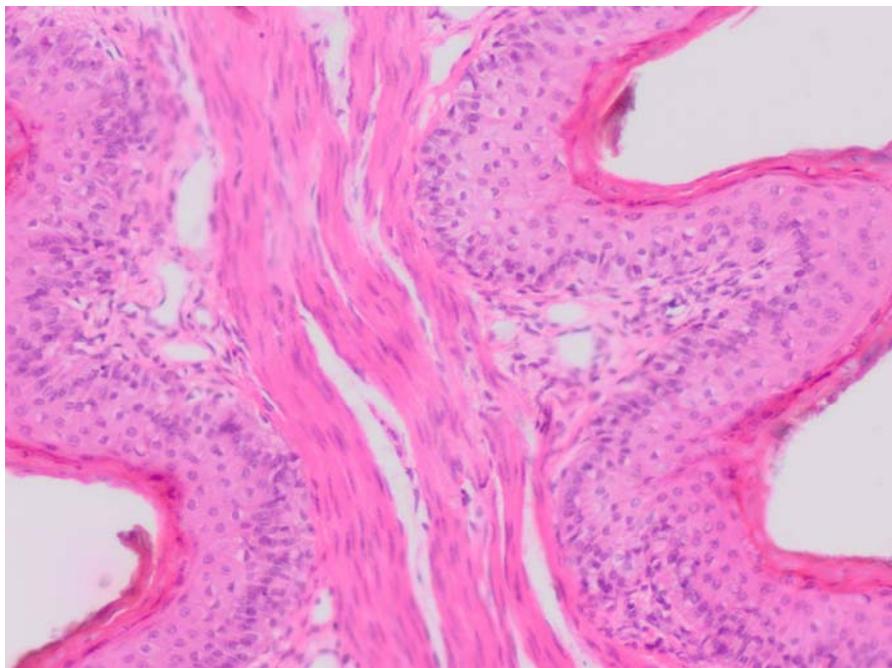


Рисунок 18 – Поперечный срез складки ячейки сетки первого порядка ближе к свободному краю. Самец, возраст 30 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

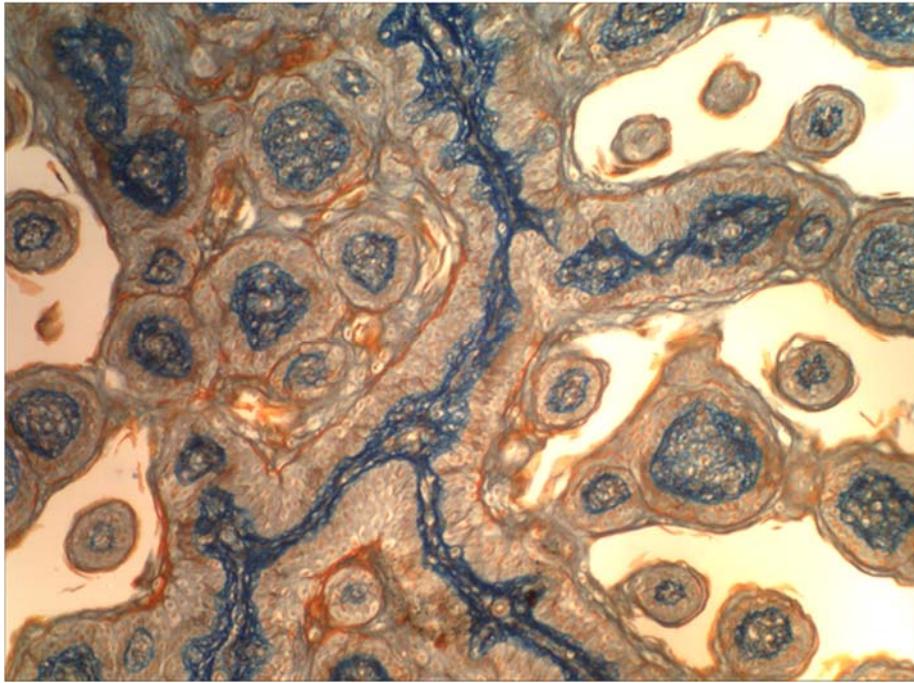


Рисунок 19 – Складки ячейки сетки первого и второго порядков у основания. Самец, возраст 30 суток. Окраска по Маллори. Ув. $\times 80$.

К трехмесячному возрасту количество гладкомышечных слоев в складках ячеек первого порядка увеличивается до 14-17. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки достоверно не изменяется, а толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно увеличивается на 3,2%. Соотношение толщины эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых зон недостоверно уменьшается в процентном выражении до 73,62%.

К шестимесячному возрасту количество гладкомышечных слоев увеличивается до 16-19, гладкомышечные клетки отмечаются даже в ячейках третьего порядка ближе к свободному краю. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки достоверно не изменяется, а толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно увеличивается на 8,02% по отношению к данным предыдущей возрастной группы. Соотношение толщины эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых зон в процентном выражении уменьшается до 69,19%.

К восемнадцатимесячному возрасту количество гладкомышечных слоев увеличивается до 20-30 в складках ячеек первого порядка и до 15-20 в ячейках второго порядка (рисунок 20, 21).

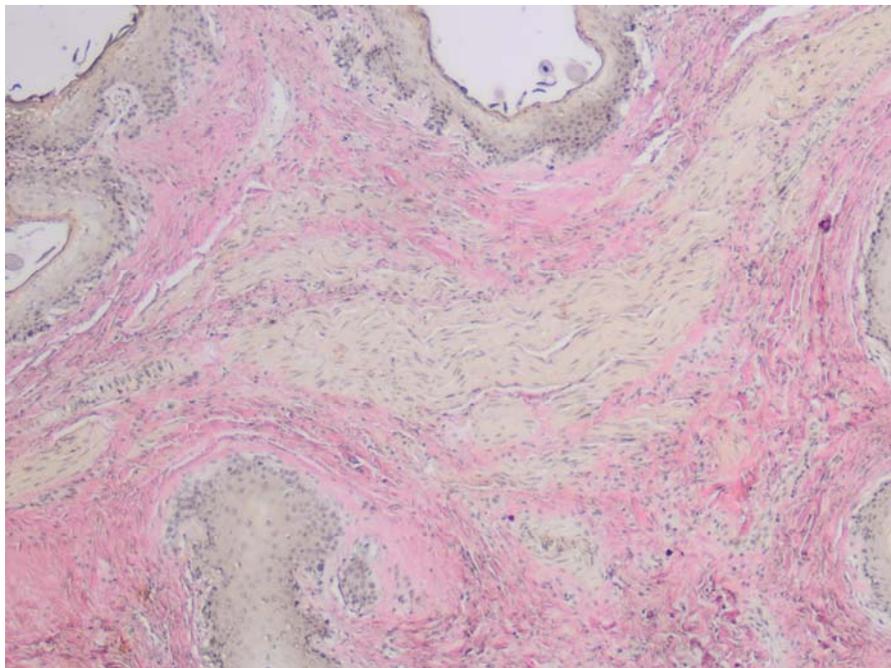


Рисунок 20 – Поперечный срез складки ячейки первого порядка в сетке, ближе к свободному краю. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска по Ван Гизон. Ув. $\times 40$.

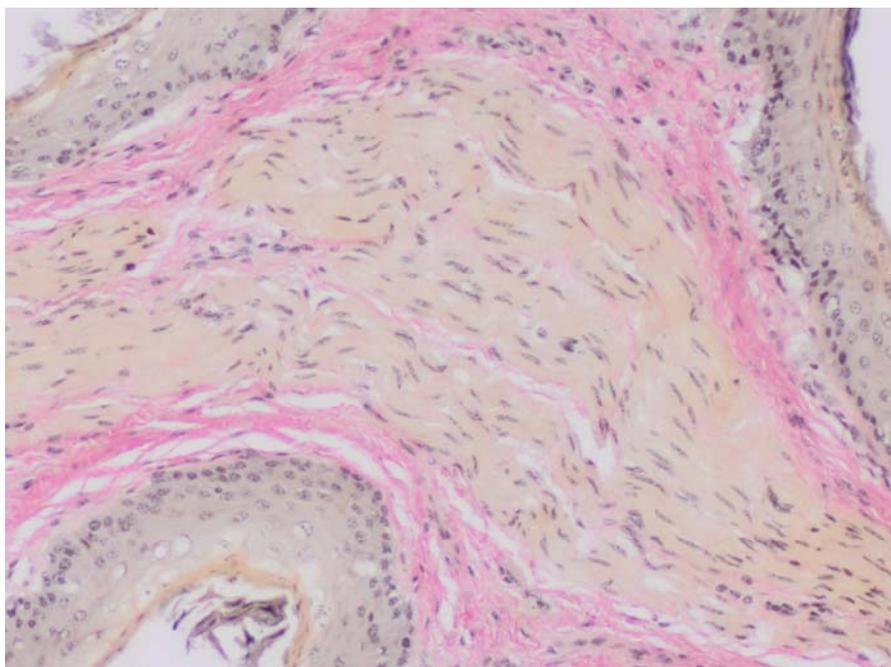


Рисунок 21 – Поперечный срез складки ячейки второго порядка в сетке, ближе к свободному краю. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска по Ван Гизон. Ув. $\times 100$.

Увеличивается количество соединительной ткани как в сосочках собственной пластинки слизистой оболочки, так и между гладкомышечными волокнами. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки и толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон остаются стабильными.

У животных трех-пяти лет количество гладкомышечных слоев в складках ячеек первого порядка ближе к свободному краю повышается до 24-40, увеличивается количество соединительной ткани (рисунок 22).

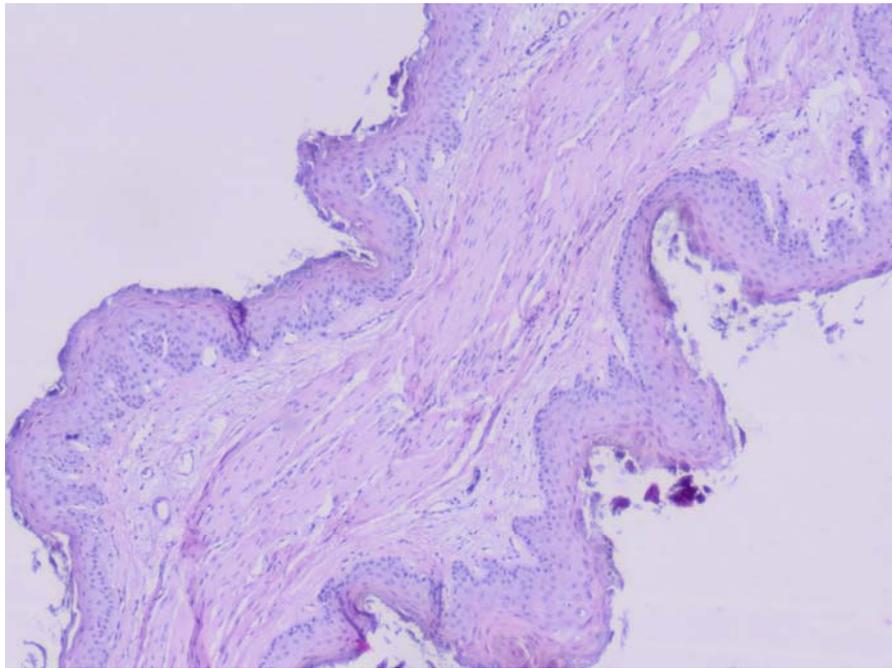


Рисунок 22 – Гладкомышечная ткань на поперечном срезе складки ячейки первого порядка в сетке ближе к свободному краю. Самка, возраст 4 года. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 40$.

Ближе к основанию складки в ячейках первого, второго и даже третьего порядков гладкомышечных клеток мало, они располагаются единично, или небольшими пучками (рисунок 23, 24). Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки достоверно увеличивается на 25,7%, а толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно уменьшается на 29,6%. Соотношение толщины эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки к толщине эпителиальных гребней межсосочковых зон увеличивается в процентном выражении до 74,39%.

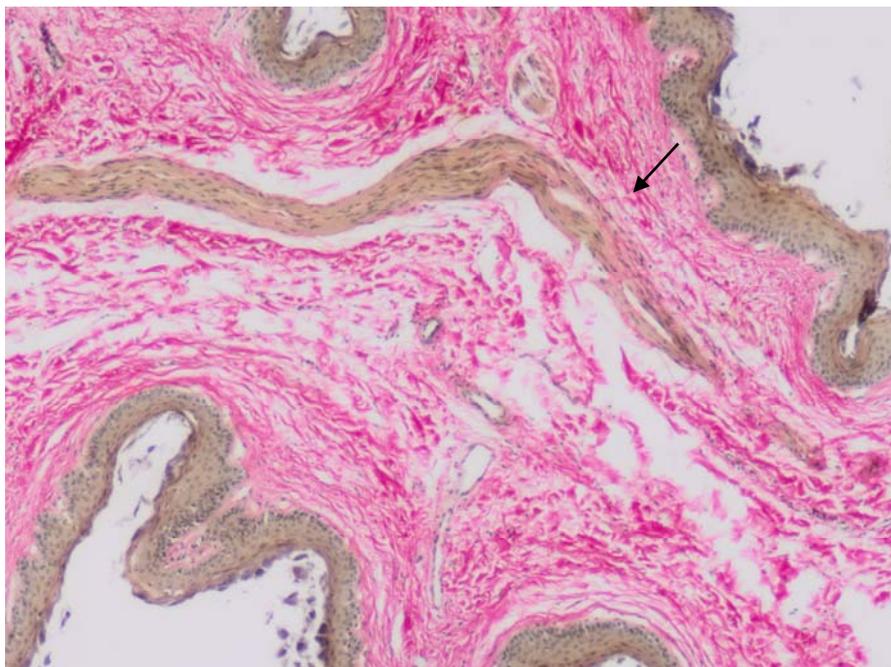


Рисунок 23 – Гладкомышечные клетки на поперечном срезе складки ячейки первого порядка в сетке, ближе к основанию. Самка, возраст 4 года. Окраска по Ван Гизон. Ув. $\times 40$.

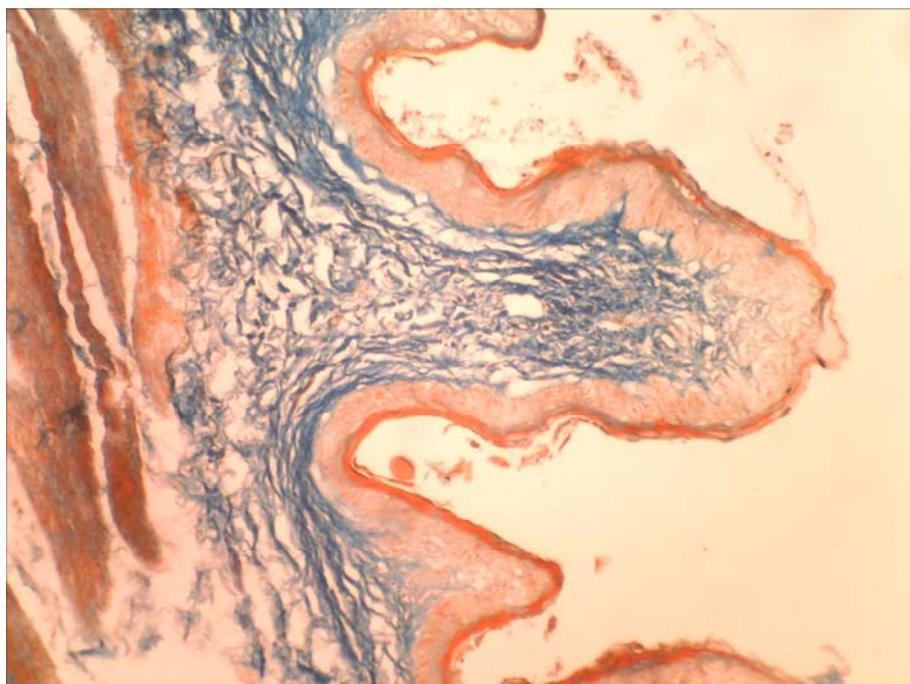


Рисунок 24 – Коллагеновые волокна в сосочках собственной пластинки слизистой оболочки гребня складки первого порядка ячейки сетки. Поперечный срез. Самка, возраст 4 года. Окраска по Маллори. Ув. $\times 80$.

В восемь–десять лет исследуемые морфометрические параметры остаются стабильными, отмечается увеличение количества коллагеновых волокон.

Книжка. У новорожденных телят в возрасте 1 сутки большие листочки хорошо развиты. Толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки в 1,92 раза меньше, чем толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон (таблица 8). Поверхностный слой моногослойного плоского эпителия в этот возрастной период достоверно имеет наибольшую толщину, что мы связываем с его утолщением в эмбриональный период (рисунки 25, 26).

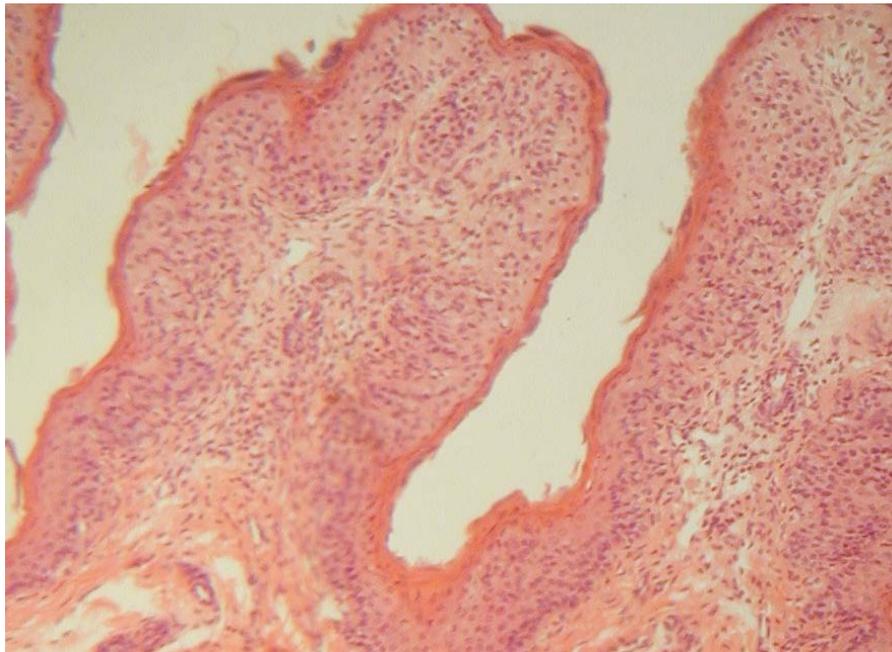


Рисунок 25 – Поперечный срез малого и среднего листочков книжки. Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 80$.

В межлисточковых пространствах имеются в большом количестве фрагменты десквамированного эпителия, что, по нашему мнению, является следствием его постэмбрионального обновления. Мышечная пластинка слизистой оболочки двухслойная, в области сетково-книжкового отверстия (*ostium reticuloomasicum*) и по большой кривизне книжки у основания в листочки заходит тонкий циркулярный 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.

Таблица 8 – Морфометрические параметры эпителия листочков книжки (n=70)

Пара- метры	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина ЭССПСО, мкм	64,78±2,25	65,93±2,97	65,64±2,30	64,52±1,72	63,29±3,50	62,58±1,97	62,45±3,19
Толщина ЭГМЗ, мкм	124,51±6,29	104,67±4,36*	94,09±2,55*	91,97±2,42	85,83±6,49	85,74±4,65	85,63±4,84
Соотноше- ние тол- щины ЭС- СПСО к ЭГМЗ	1 : 1,92	1 : 1,59	1 : 1,43	1 : 1,43	1 : 1,43	1 : 1,37	1 : 1,37
Соотноше- ние тол- щины ЭС- СПСО к ЭГМЗ, %	52,03	62,30	69,76	70,15	73,74	73,00	72,93

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: *– p < 0,05. ЭССПСО – эпителий над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки; ЭГМЗ – эпителиальные гребни межсосочковых зон.

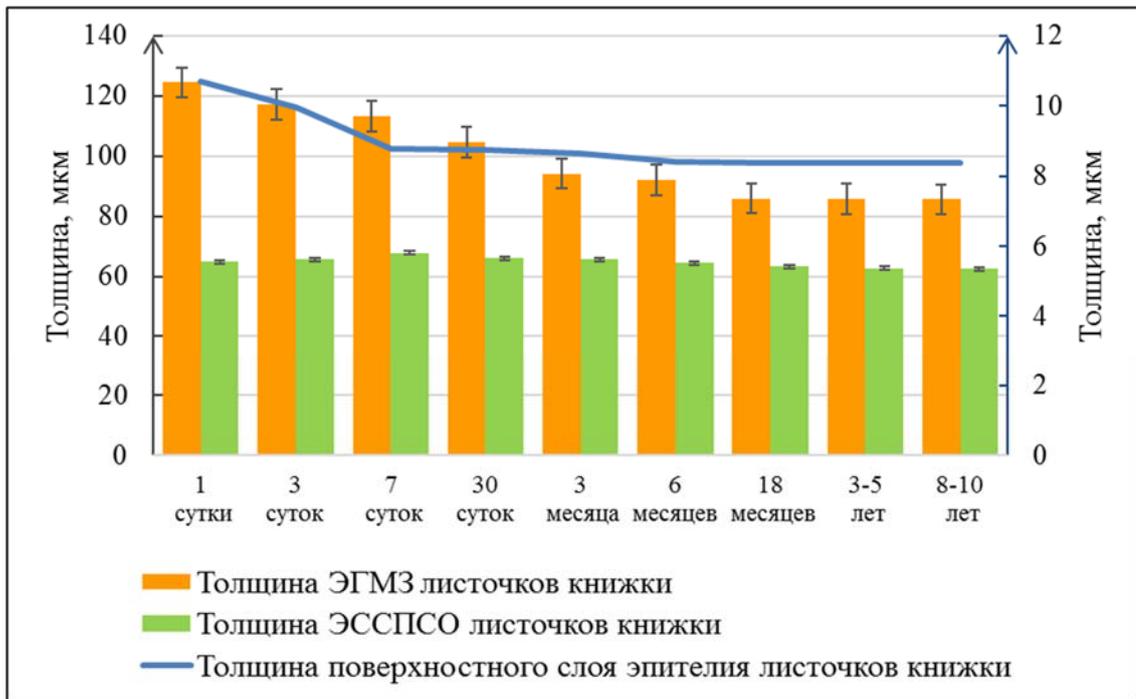


Рисунок 26 – Динамика морфометрических параметров эпителия листочков книжки в постнатальном онтогенезе.

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, что, вероятно, связано с активной его десквамацией при перетирании кормовых масс. Толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно уменьшается только до трехмесячного возраста, а потом остается стабильной. Соотношение 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 (рисунок 27,28). Толщина поверхностного слоя, который уже к месячному возрасту имеет ороговевшие клетки, достоверно уменьшается и в последующие возрастные периоды остается стабильной. Увеличивается количество коллагеновых волокон и гладкомышечных клеток в листочках книжки.

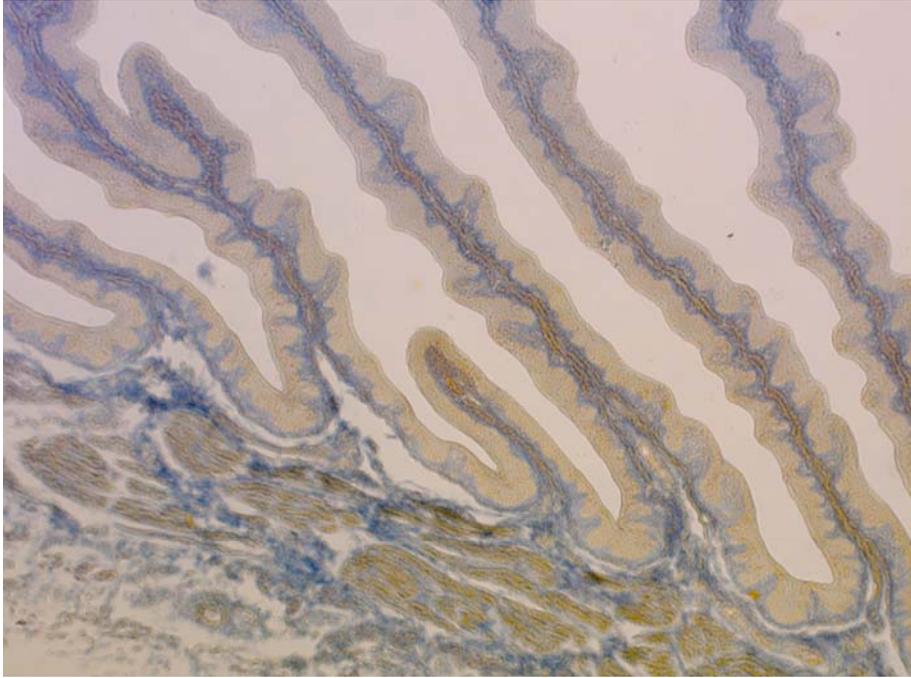


Рисунок 27 – Коллагеновые волокна в листочках книжки на поперечном срезе книжковой ниши. Самец, возраст 1 сутки. Окраска по Маллори. Ув. $\times 50$.

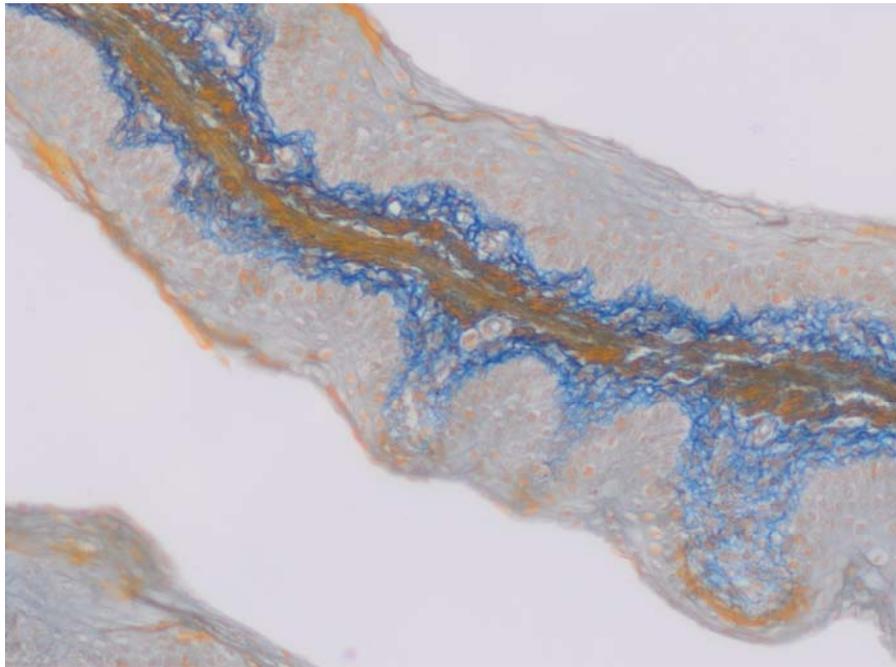


Рисунок 28 – Поперечный срез среднего листочка книжки. Распределение коллагеновых волокон и гладкомышечной ткани в большом листочке. Самец, возраст 30 суток. Окраска по Маллори. Ув. $\times 400$.

Таким образом, получены новые данные по динамике толщины эпителия в рубце, сетке и книжке в постнатальном онтогенезе. Установлено, что в сосочках рубца с возрастом достоверно увеличивается толщина эпителиальных гребней межсосочковых зон в 2,08 раза, толщина эпителия над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки в абсолютном выражении остается стабильной, но в процентном уменьшается в 2,01 раза и составляет 40,49%. В сетке толщина эпителиального слоя у суточных животных имеет значения близкие к таковым в рубце, но к тридцатисуточному возрасту достоверно утолщается на 25,72% и составляет 68,39%. Эпителий листочков книжки у суточных животных достоверно толще, чем в рубце и сетке, абсолютные значения толщины остаются стабильными, но в процентном выражении они увеличивается с 52,03% у новорожденных до 72,93% у животных периода истинной зрелости и старше, так как высота эпителиальных гребней межсосочковых зон достоверно снижается. Наши данные по формированию эпителия слизистой оболочки книжки согласуются с данными D. Lubis и J. D. O'Shea (1978), которые отмечали, что количество слоёв поверхностных клеток эпителия к поздним срокам внутриутробной жизни увеличивается до 20 и более (358 мкм) у овец, а эпителий дифференцируется в ороговевающий плоский взрослого типа через 12 недель после рождения, заметно уменьшаясь по толщине, составляя приблизительно 77 мкм.

Результаты наших исследований по наличию гладкомышечных клеток в складках ячеек сетки дополняют сведения M. A. Emam (2015) о их распределении в складках ячеек сетки первого порядка у зааненской породы коз. Нами они были выявлены в складках ячеек первого-третьего порядков в большем количестве ближе к свободному краю и в меньшем – ближе к основанию ячеек.

Наши данные частично согласуются с данными X. Qingbiao et al. (2014) и M. R. F. Machado et al. (2015) по количеству слоев гладкомышечных клеток в листочках книжки, так как мы описываем три слоя гладкомышечных клеток у основания и отмечаем неравномерный характер их распределения.

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

Рубец. В результате микротомографического исследования установлено, что у новорожденных телят в возрасте 1 сутки слизистая оболочка рубца формирует складки, придающие её поверхности ячеистый рельеф (рисунок 29).

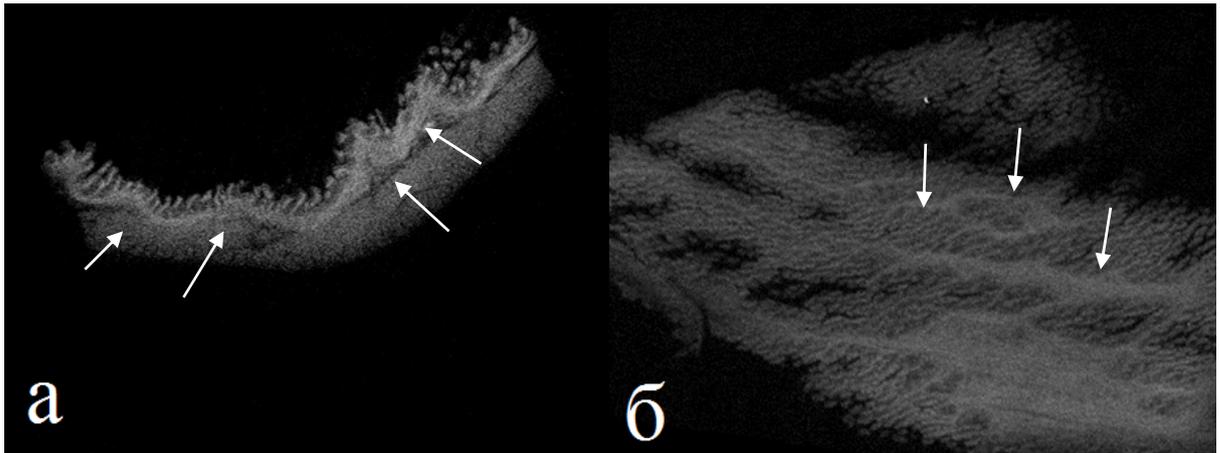


Рисунок 29 – Складки слизистой оболочки вентрального мешка рубца: а) поперечный срез стенки; б) ячеистый рельеф поверхности слизистой оболочки. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer). Самец, возраст 1 сутки. Размер пикселя 8,87 мкм.

На складках и в межскладковых пространствах располагаются сосочки, которые визуализируются с различной интенсивностью распределения серого цвета, наиболее светлые зоны располагаются в центре сосочков (рисунок 30). Контуры сосочков визуализируются слабо и плавно сливаются с темным полем в связи с тем, что в середине сосочков отмечается большая плотность тканей, а по периферии – меньшая. Такая градация серого цвета вероятно связана с тем, что в рыхлой соединительной ткани между эпителиальными слоями располагаются гладкомышечные клетки, а поверхностный эпителиальный слой в этой возрастной группе является неороговевающим. Анализируя распределения серого цвета в поперечном сечении в различных частях сосочков: у основания, на

уровне середины и в области верхушки, установили, что наибольшая плотность отмечается у основания сосочка и уменьшается по направлению к верхушке (рисунок 31).

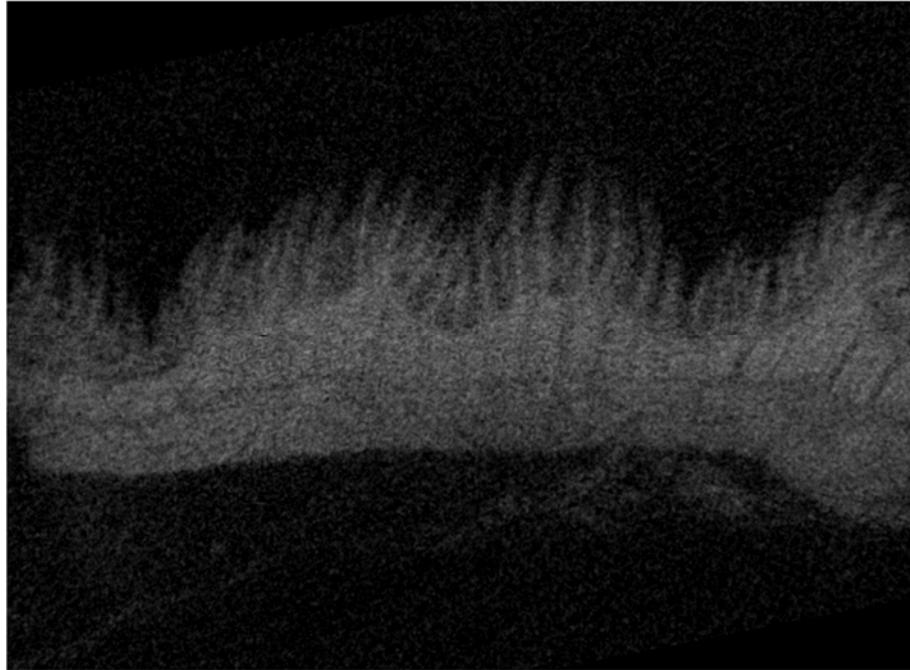


Рисунок 30 – Поперечный срез стенки краниального мешка рубца. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer). Самец, возраст 1 сутки.
Размер пикселя 8,87 мкм

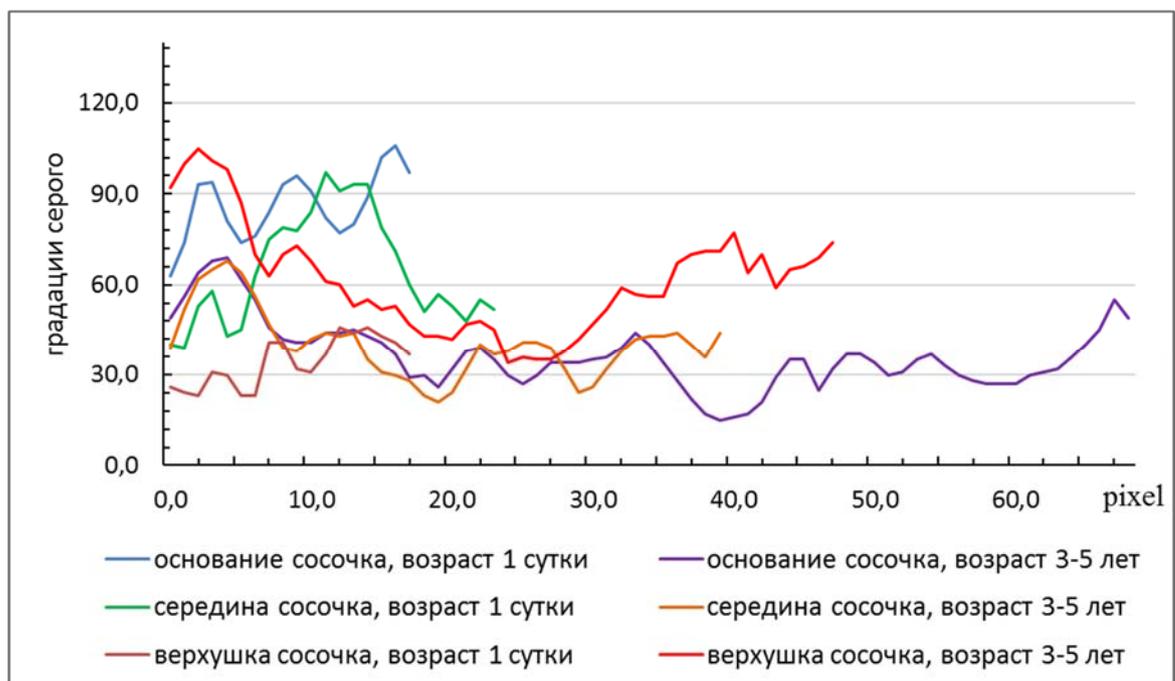


Рисунок 31 – Распределение градаций серого цвета в поперечном срезе сосочка рубца. Размер пикселя 8,87 мкм.

Плотность периферического слоя изменяется к месячному возрасту, у телят в трехмесячном возрасте хорошо визуализируются края сосочков.

К восемнадцатимесячному возрасту складки слизистой оболочки в ме-сосочковых пространствах рубца не визуализируются. Эпителиосоединительнотканые образования – сосочки имеют четко ограниченные края с высокой рентгенплотностью (рисунок 32).

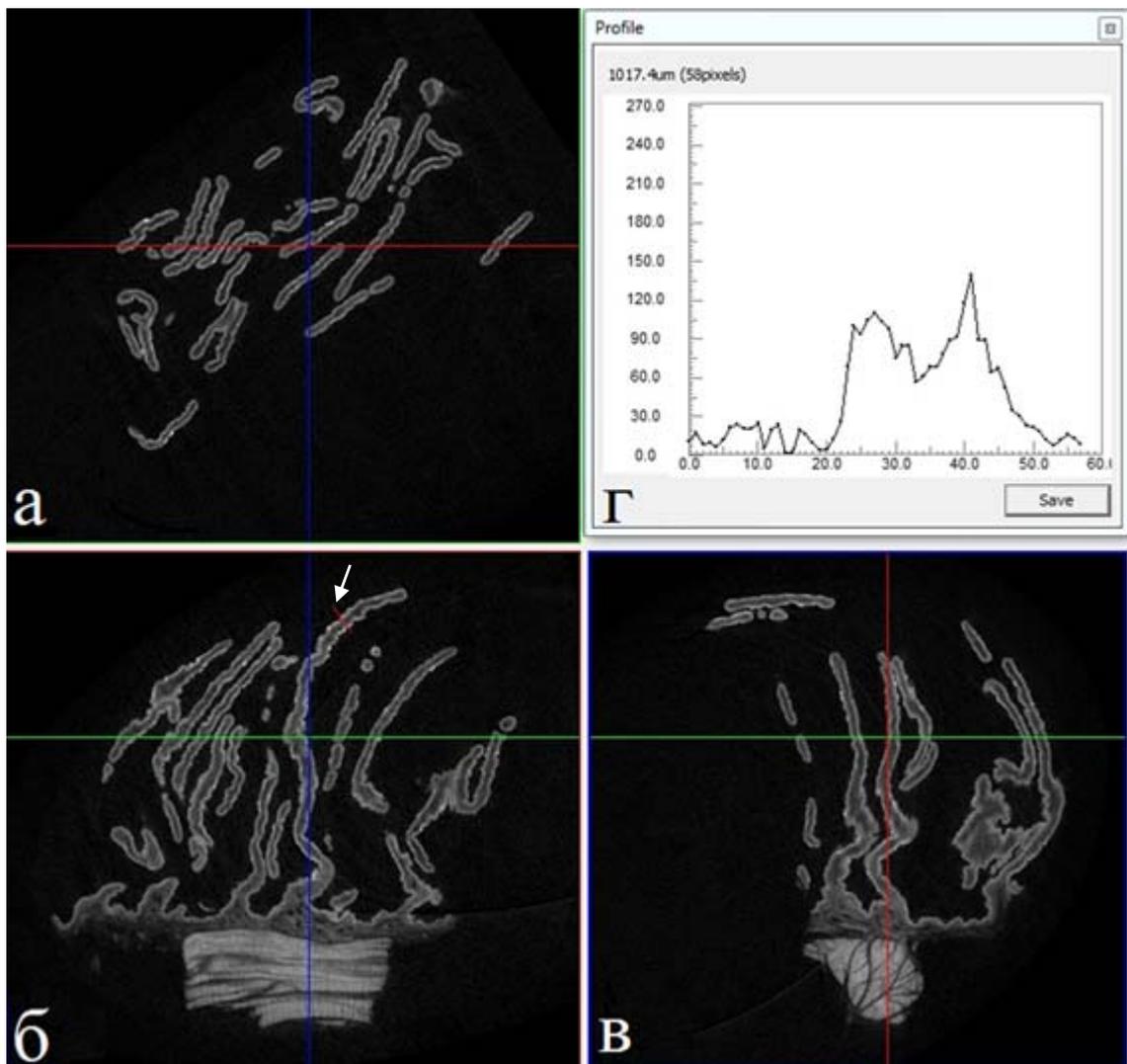


Рисунок 32 – Поперечный срез сосочков ветрального мешка рубца в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) вид сверху; б) и в) две боковые проекции; г) распределение градаций серого цвета в сосочке рубца. Самка, возраст 18 месяцев. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer). Размер пикселя 8,87 мкм.

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. Расширения, возможно, соответствуют подэпителиальному впячиванию сосочков собственной пластинки слизистой оболочки (таблица 9).

Таблица 9 – Морфометрические параметры толщины сосочка в различных его областях ($M \pm m$)

Параметры	Возраст животных	
	18 месяцев	3-5 лет
Узкая область сосочка, мкм (n=30)	286,29±8,54	369,62±10,05*
Широкая область сосочка, мкм (n=30)	450,91±14,05 [#]	476,64±14,87 [#]

Примечание: статистически значимые различия: * – с более ранним возрастом; # – между узкой и широкой областью сосочка в возрастной группе ($p < 0,05$).

Как видно из данных таблицы, 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 (рисунок 33).

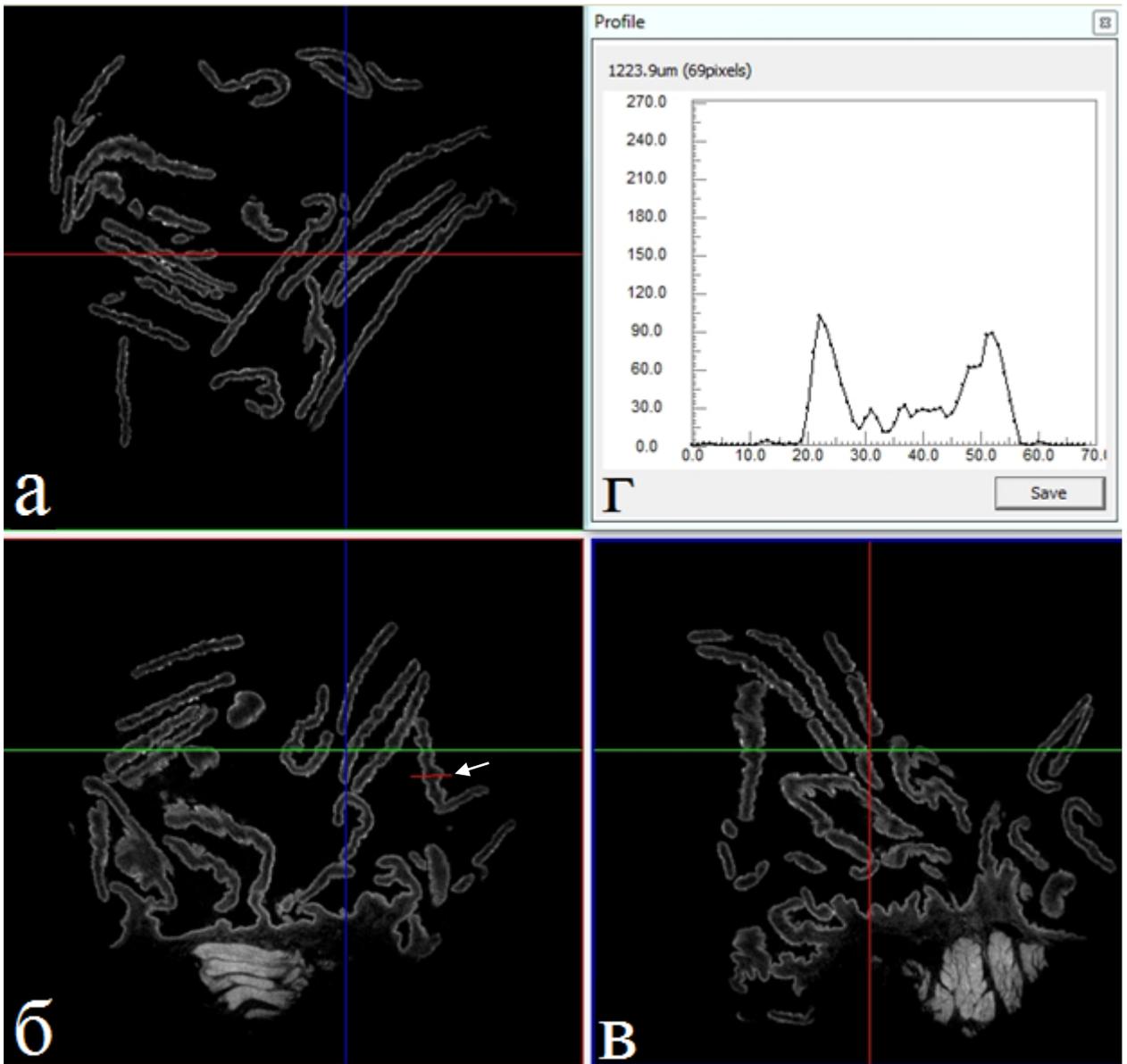


Рисунок 33 – Срез стенки вентрального мешка рубца в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) вид сверху; б) и в) две боковые проекции; г) распределение градаций серого цвета в сосочке рубца. Самка, возраст 5 лет. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer). Размер пикселя 8,87 мкм.

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 новорожденных телят в возрасте 1 сутки слизистая оболочка сетки формирует складки, придающие её поверхности ячеистый рельеф. Микротомографически складки ячеек различного порядка хорошо визуализируются (рисунок 34).

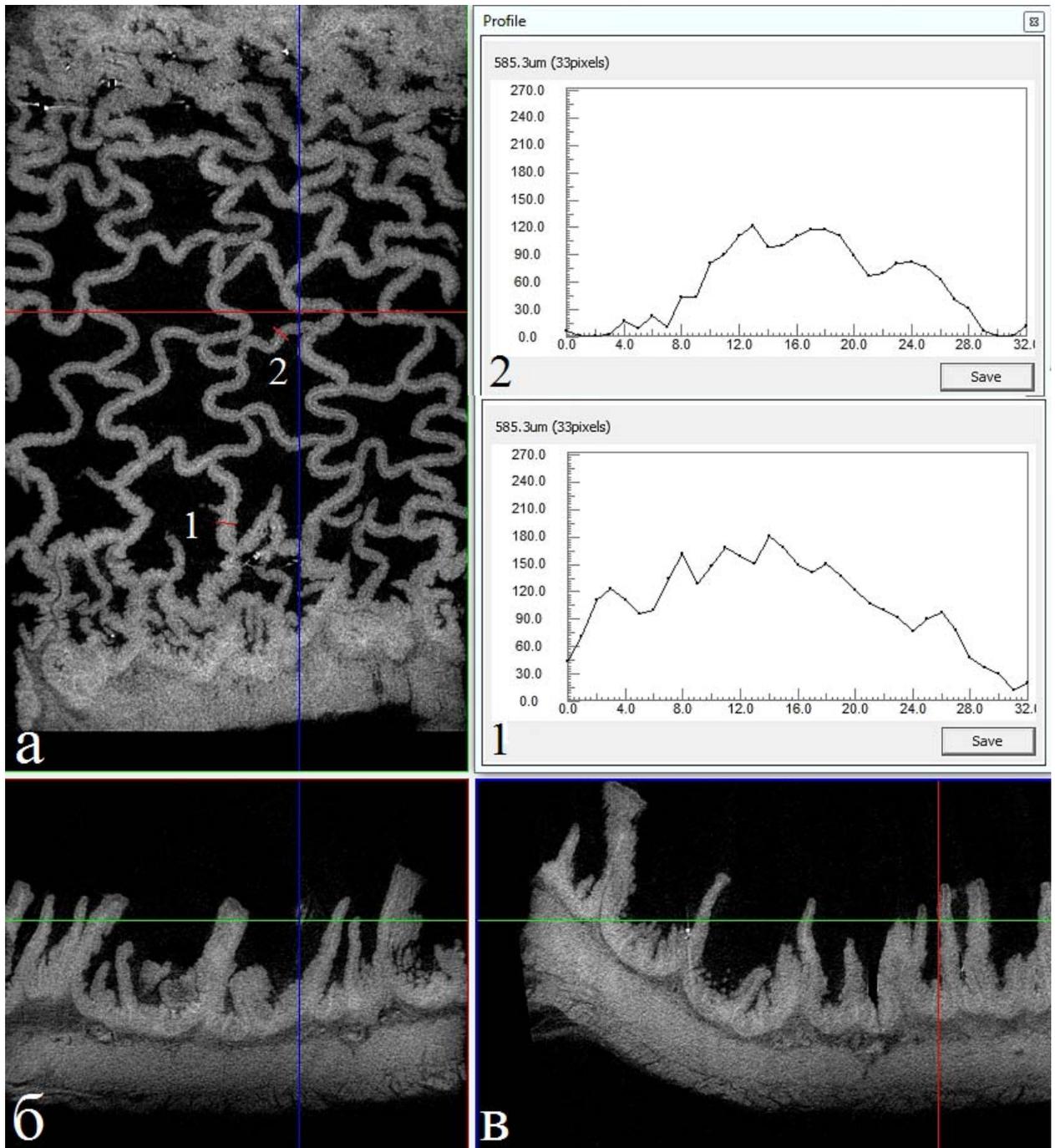


Рисунок 34 – Срез стенки сетки в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) вид сверху; б) и в) две боковые проекции. Распределение градаций серого цвета в складке ячейки первого порядка – 1; в складке ячейки второго порядка – 2. Самец, возраст 1 сутки. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer). Размер пикселя 8,87 мкм.

Поверхность складок 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 (рисунок 35).

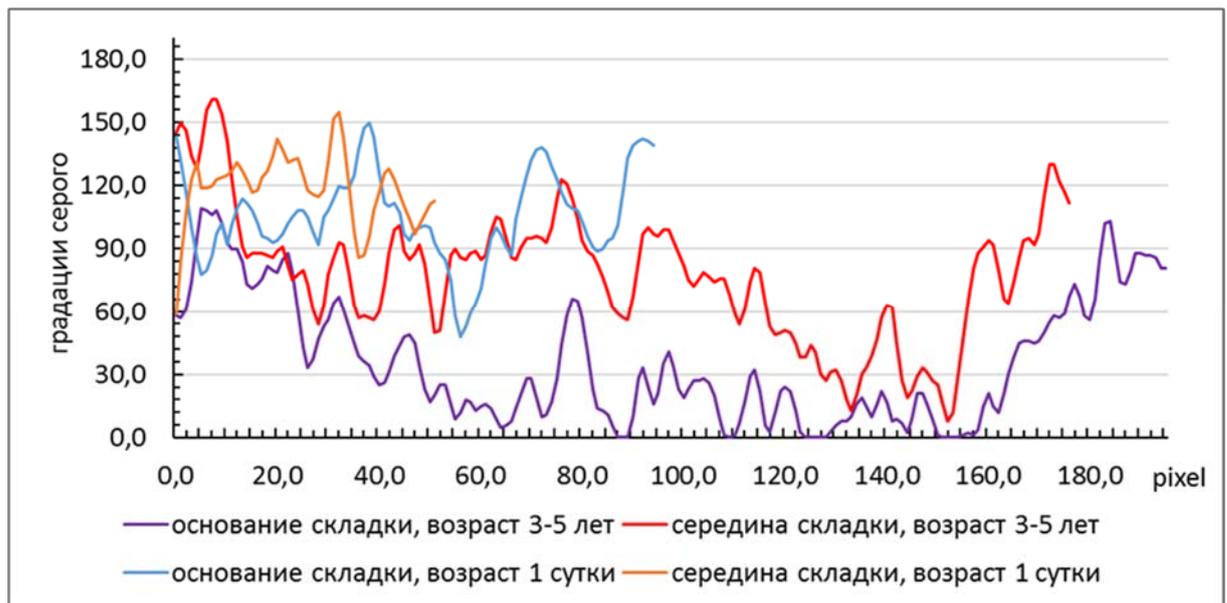


Рисунок 35 – Распределение градаций серого цвета в поперечном срезе складки ячейки первого порядка сетки. Размер пикселя 8,87 мкм.

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.

У телят в трехмесячном возрасте усиливается рентгенологическая плотность в центральной части складки, примерно, от ее середины и до свободного края, что, вероятно, связано увеличением количества структур, способных накапливать больше рентгеноконтрастного агента (синий цвет), коим образом проявляют себя в данном случае гладкомышечные клетки.

К восемнадцатимесячному возрасту гребни на поверхности складок становятся рельефнее.

У взрослых животных трех-пяти лет и старше гребни складок ячеек хорошо визуализируются (рисунок 36).

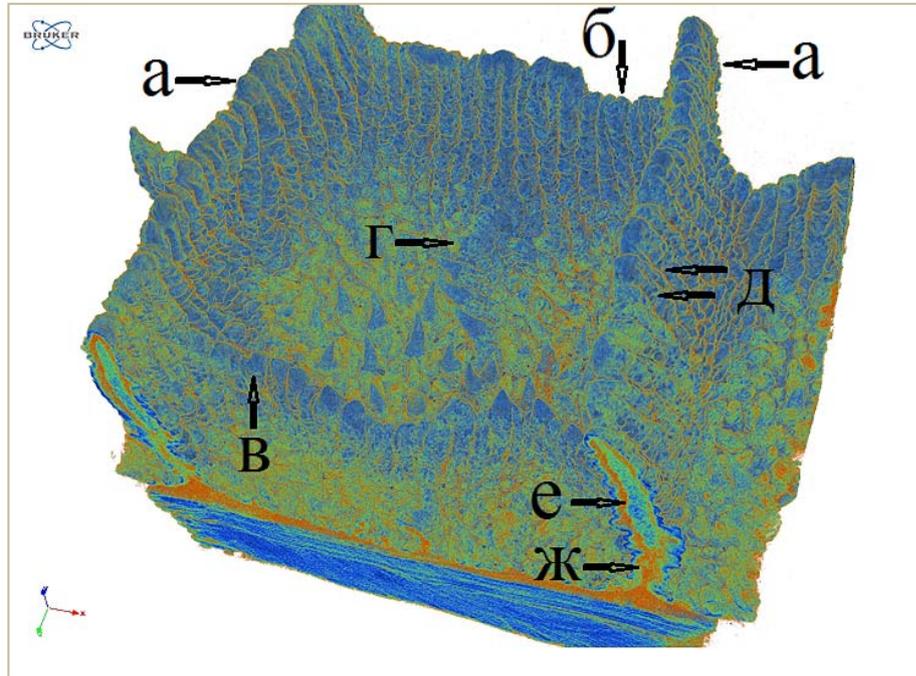


Рисунок 36 – Четырехгранная ячейка сетки второго порядка: а – складка ячейки первого порядка; б – складка ячейки второго порядка; в – складка ячейки третьего порядка; г – складка ячейки четвертого порядка; д – гребни складок; е – рентгенплотная часть складки; ж – менее плотная часть у основания складки. Самка, возраст 5 лет. Изображение микроКТ с использованием цветного инструмента программного обеспечения CTvox: 3D визуализация. Размер пикселя 8,87 мкм.

Они формируют хорошо видимые выпячивания на поверхности складки и способны накапливать большое количество рентгеноконтрастного агента. Структуры сосочков дна сетки также накапливают большое количество рентгеноконтрастного вещества.

На поперечном срезе складок просматривается резкая рентгеноконтрастная неоднородность их стенок в средней части. Отмечаются максимальные значения этого показателя по периферии и в центре складки (рисунок 37).

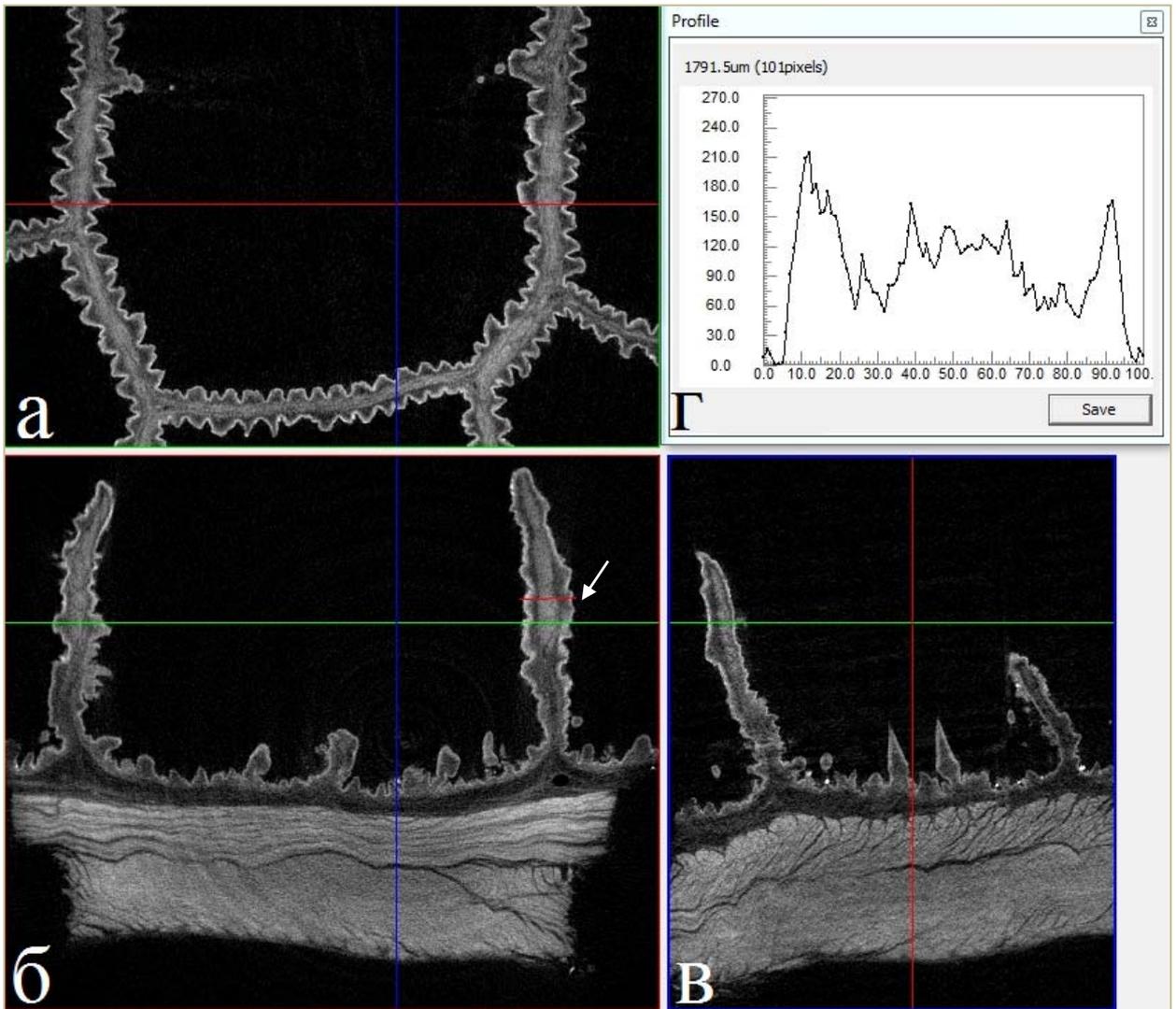


Рисунок 37 – Срез стенки сетки в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) фронтальная плоскость; б) и в) две боковые проекции. Распределение градаций серого цвета в средней части складки ячейки первого порядка (г). Самка, возраст 5 лет. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer).

Размер пикселя 8,87 мкм.

Ближе к основанию складок их рентгеноконтрастность уменьшается как по периферии, так и в центре складки (рисунок 38). Такая же закономерность в распределении градаций серого цвета отмечается и в складках второго и третьего порядков, что, вероятно связано с тем, что у основания складок располагаются сосуды более крупного диаметра, окруженные рыхлой соединительной тканью, визуализирующиеся как поля более темного цвета. Гладкомышечных волокон у основания складок мало, они разделены местами вхождения в складки кровеносных сосудов.

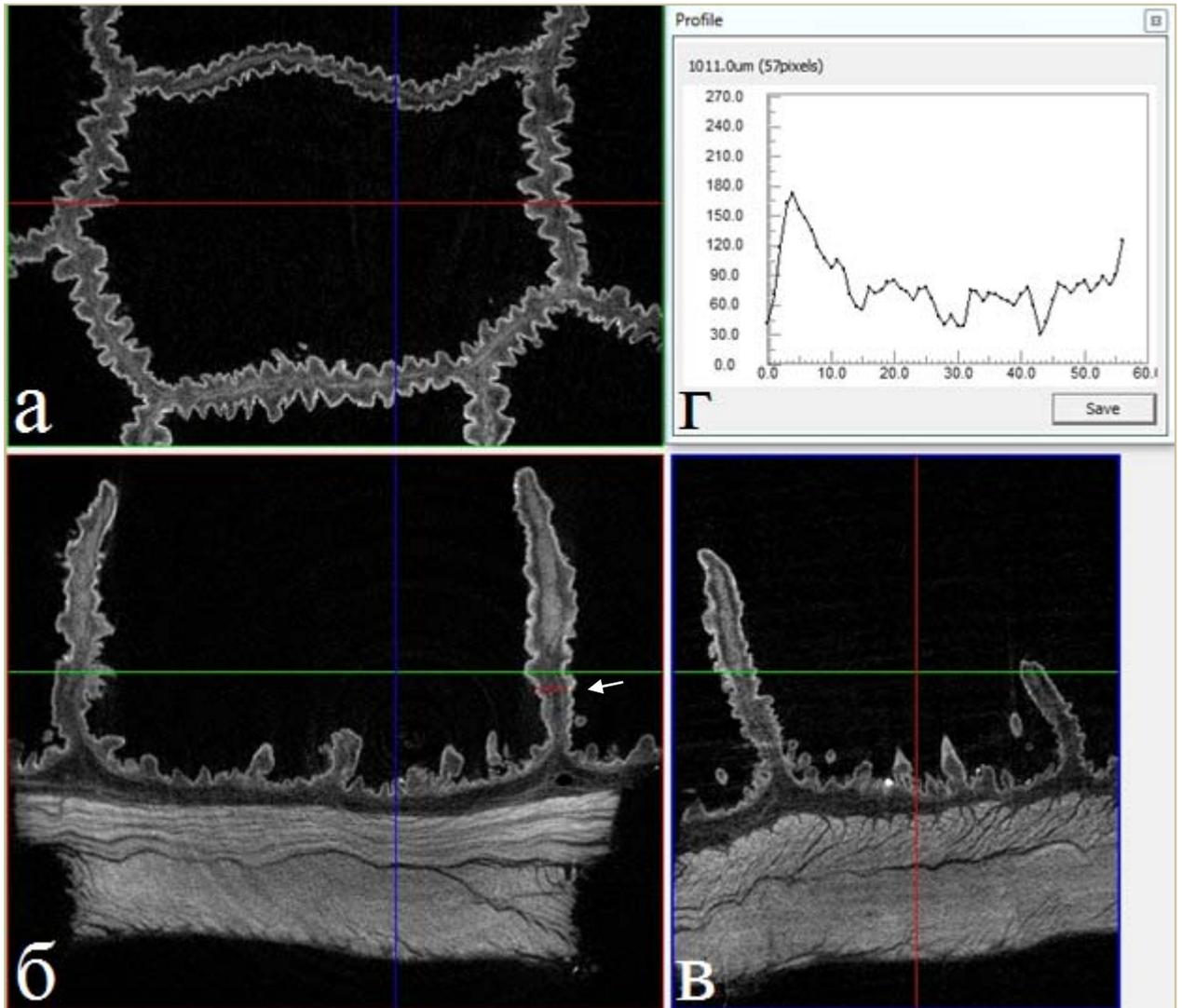


Рисунок 38 – Срез стенки сетки в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) фронтальная плоскость; б) и в) две боковые проекции; г) распределение градаций серого цвета в складке ячейки первого порядка у основания. Самка, возраст 5 лет. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer).

Размер пикселя 8,87 мкм.

Таким образом, благодаря не разрушающему целостность объекта исследования методу, каким является рентгеновская компьютерная микротомография, были 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 коллибровочно-сортировочной функцией.

Книжка. Как известно, книжковая ниша образована двумя большими листочками, между которыми располагаются один средний, два малых и четыре самых малых. У новорожденных животных в возрасте 1 сутки все компоненты книжковых ниш сформированы (рисунок 39).

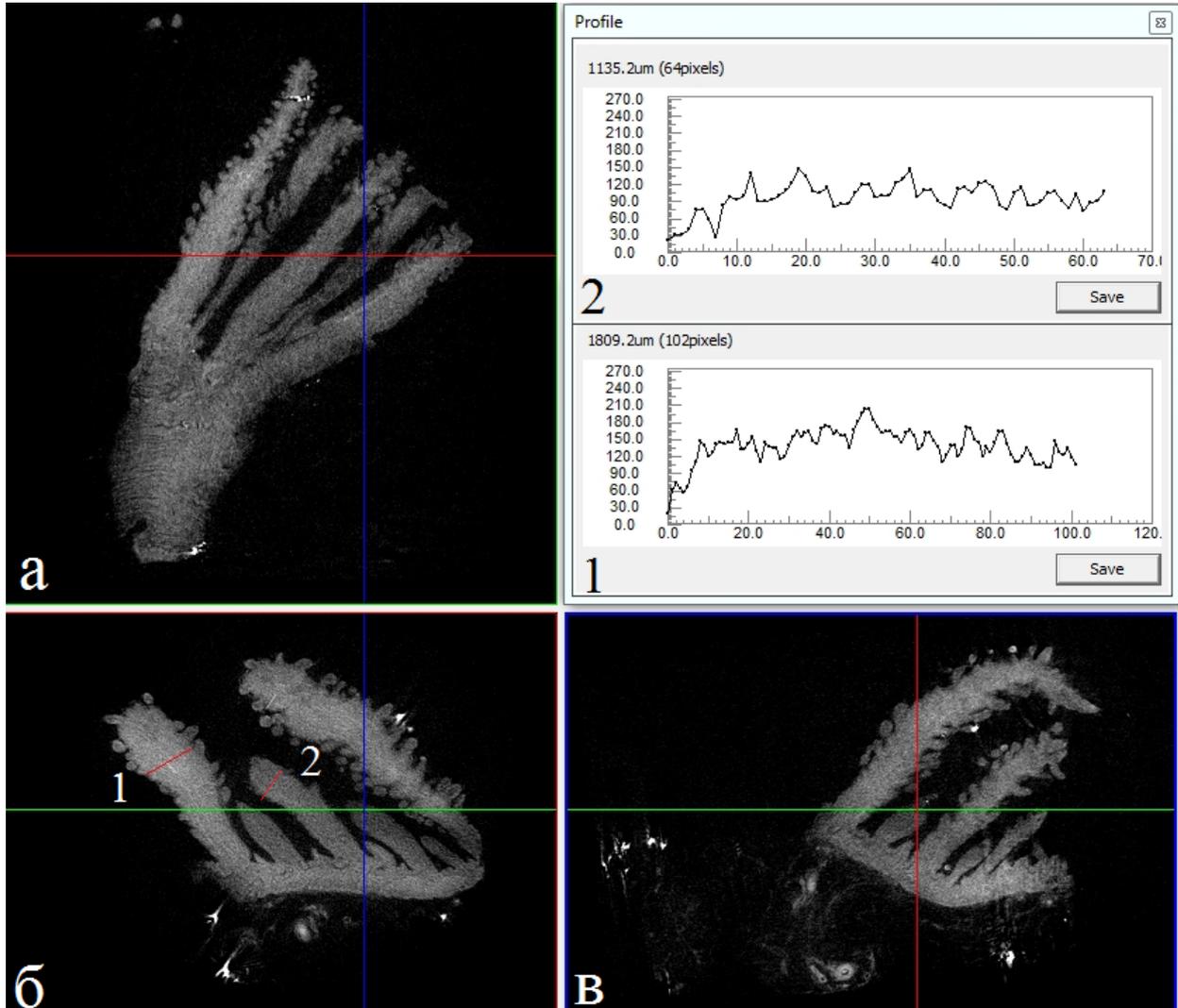


Рисунок 39 – Срез стенки книжки у сетко-книжкового отверстия в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) фронтальная плоскость; б) и в) две боковые проекции. 1– распределение градаций серого цвета в большом листочке; 2 – распределение градаций серого цвета в среднем листочке. Самка, возраст 1 сутки. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer). Размер пикселя 8,87 мкм.

Края листочков хорошо визуализируются. Распределение градаций серого цвета в поперечном сечении большого листочка книжки свидетельствуют

о колебании рентгенплотности стенки от 120 до 210 единиц. В среднем листочке значение этого показателя изменяется от 90 до 150 единиц, в малом – от 60 до 120. Самые малые листочки представлены рядой сросшихся и не сросшихся своими основаниями сосочков, поэтому на изображении микроКТ они имеют различную величину, что зависит от места среза. 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 (рисунок 40), отражающие имеющуюся неоднородность морфологических структур между эпителиальными слоями.

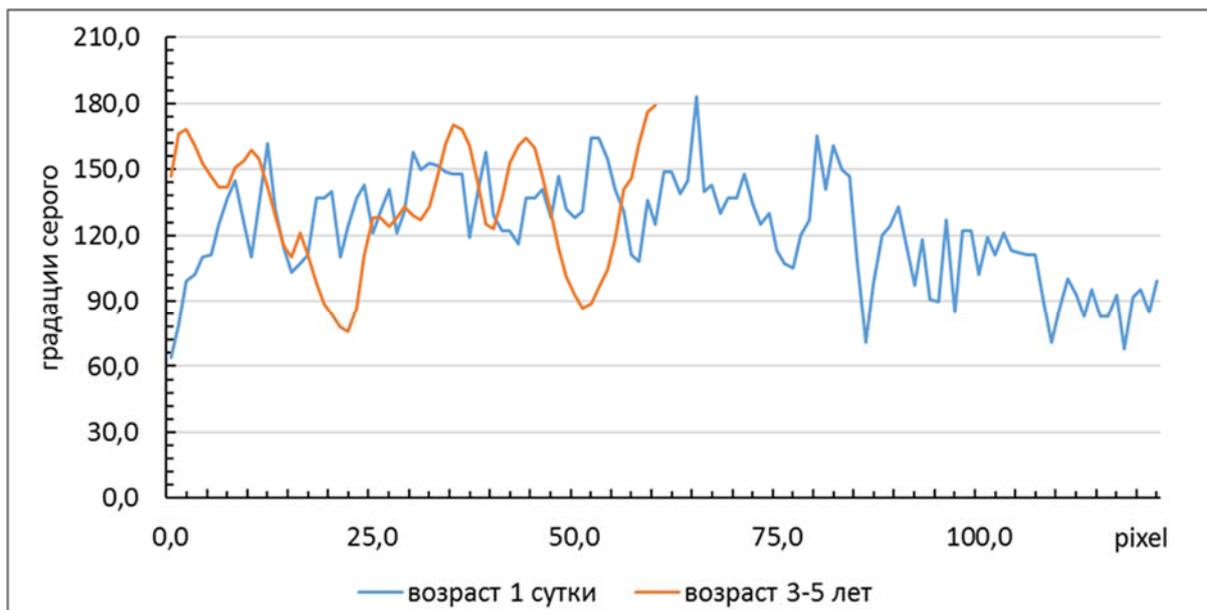


Рисунок 40 – Распределение градации серого цвета в поперечном срезе большого листочка книжки ближе к основанию. Размер пикселя 8,87 мкм.

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 особенно усиливается рентгеноконтрастность сосочков на поверхности листоч-

ков книжки. В пространстве листочков между эпителиальными слоями неоднородность морфологических структур проявляется в виде кривой, характеризующейся наличием трех вершин (рисунок 41).

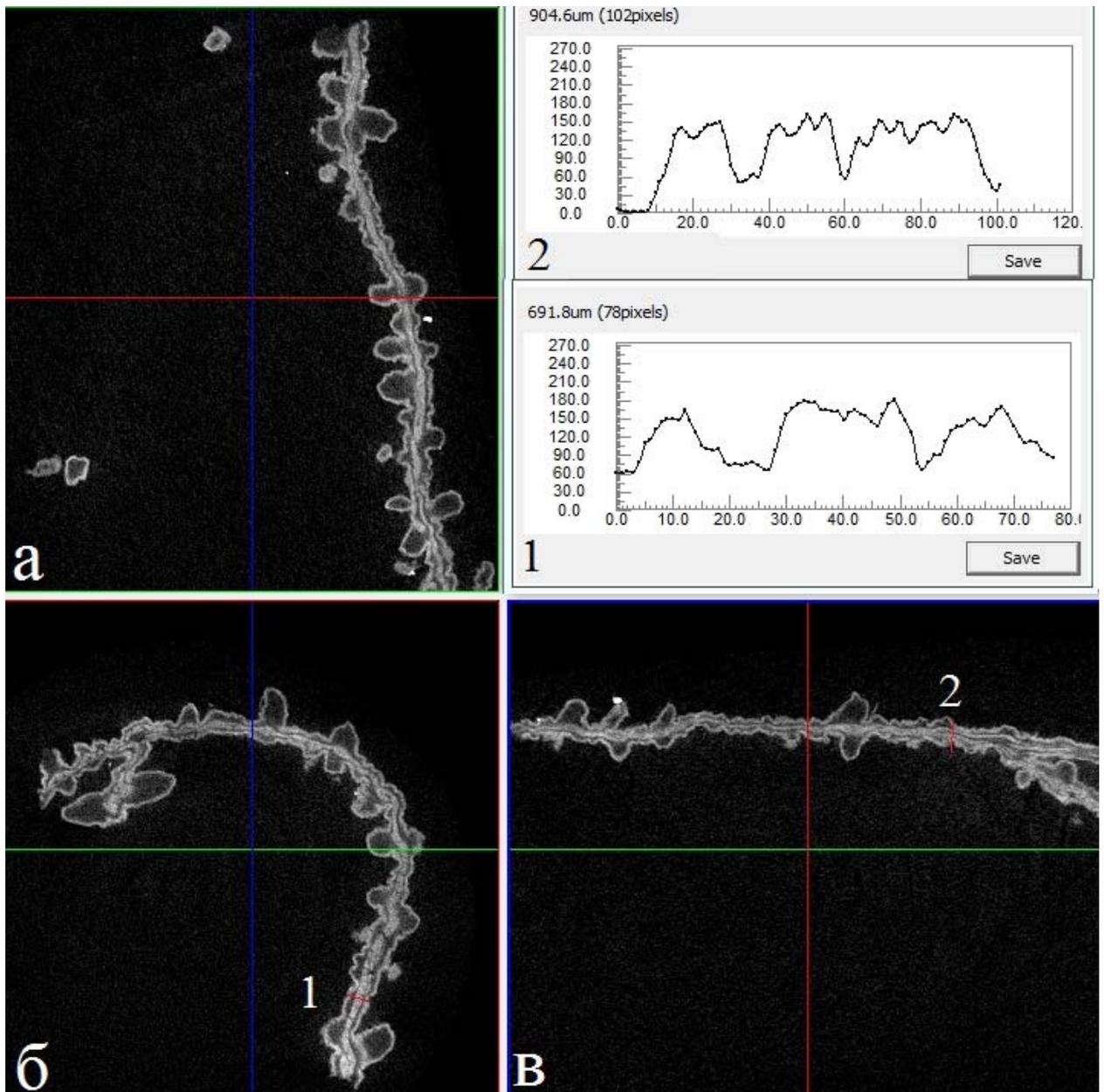


Рисунок 41 – Большой листочек книжки, срез в трех плоскостях в рамках координат хуз: а) фронтальная плоскость; б) и в) две боковые проекции. 1, 2 – распределение градаций серого цвета в большом листочке. Самка, возраст 5 лет. Изображение микроКТ, полученное с помощью контрастного инструмента (программное обеспечение DataViewer).

Размер пикселя 8,87 мкм.

Таким образом, при изучении изображений микроКТ листочков книжки были подтверждены данные гистологических исследований о наличии трех

слоев гладкомышечных клеток в листочках и неравномерном их распределении вблизи сетко-книжкового отверстия.

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

В результате исследования было установлено, что у новорожденных телят в возрасте 1 сутки экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия сосочков рубца имеет наибольшее значение индекса (таблица 10).

Таблица 10 – Оценка пролиферативной активности клеток базального слоя эпителия преджелудков крупного рогатого скота (n=70)

Параметры	Возраст животных								
	1 сутки	3 суток	7 суток	30 суток	3 месяца	6 месяцев	18 месяцев	3-5 лет	8-10 лет
Рубец									
Индекс Ki-67, %	64,8	47,2*	37,3*	-	-	-	-	-	
Митотический индекс, %	57,1	42,3*	32,7*	34,1	29,3	23,9*	15,3*	15,6	15,5
Сетка									
Индекс Ki-67, %	63,5	65,1	29,3*	-	-	-	-	-	
Митотический индекс, %	55,9	58,4	27,2*	27,9	27,3	23,6	14,5*	14,4	14,8
Книжка									
Индекс Ki-67, %	12,4	11,2	20,3*	-	-	-	-	-	
Митотический индекс, %	11,1	10,5	17,6*	18,8	17,3	16,1	13,1*	13,3	13,7

Примечание: статистически значимые различия: * – с более ранним возрастом, $p < 0,05$.

Значение митотического индекса меньше на 11,9% индекса Ki-67 (рисунок 42).

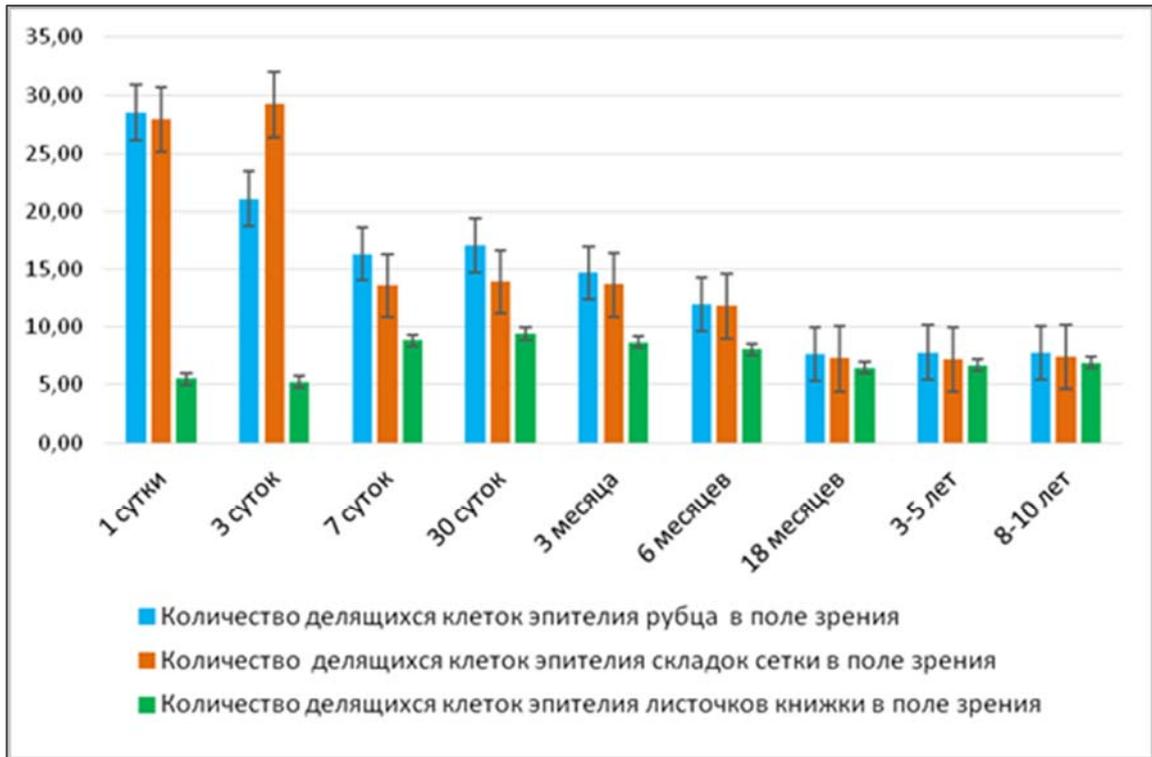


Рисунок 42 – Динамика изменения количества делящихся клеток в эпителии рубца, сетки и книжки в постнатальном онтогенезе.

Продукт иммуногистохимической (ИГХ) реакции заполнял все ядерное пространство и имел преимущественно темно-коричневый цвет (рисунок 43).

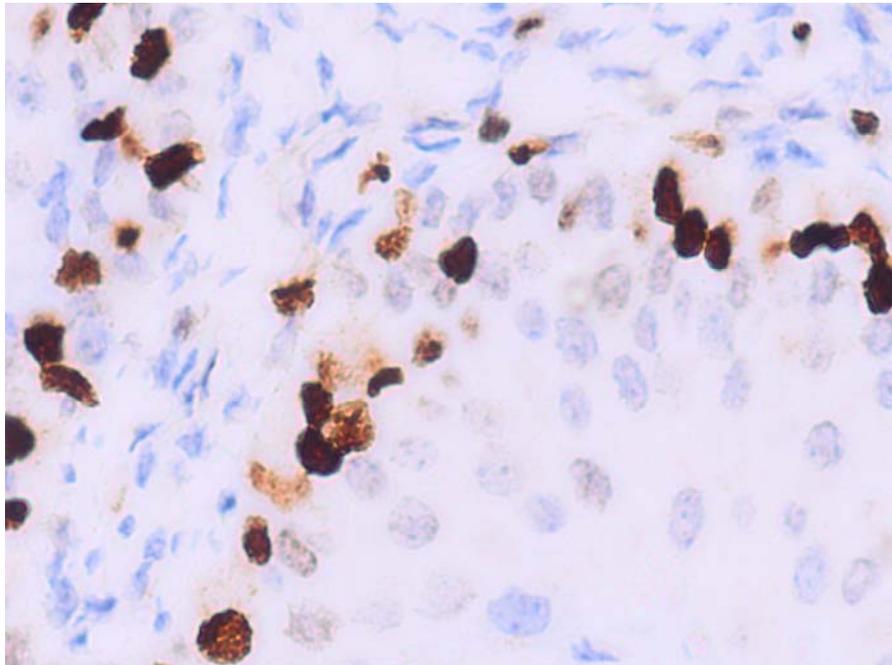


Рисунок 43 – Ki-67⁺ клетки в базальном слое эпителия сосочков рубца. Самец, возраст 1 сутки. ИГХ реакция на Ki-67, гематоксилин. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. ×400.

У новорожденных телят в возрасте 3 суток индекс Ki-67 меньше на 27,2% по сравнению с предыдущим возрастом. Продукт реакции мелкогранулярного характера распределения от темно-коричневого до светло-коричневого цвета (рисунок 44).

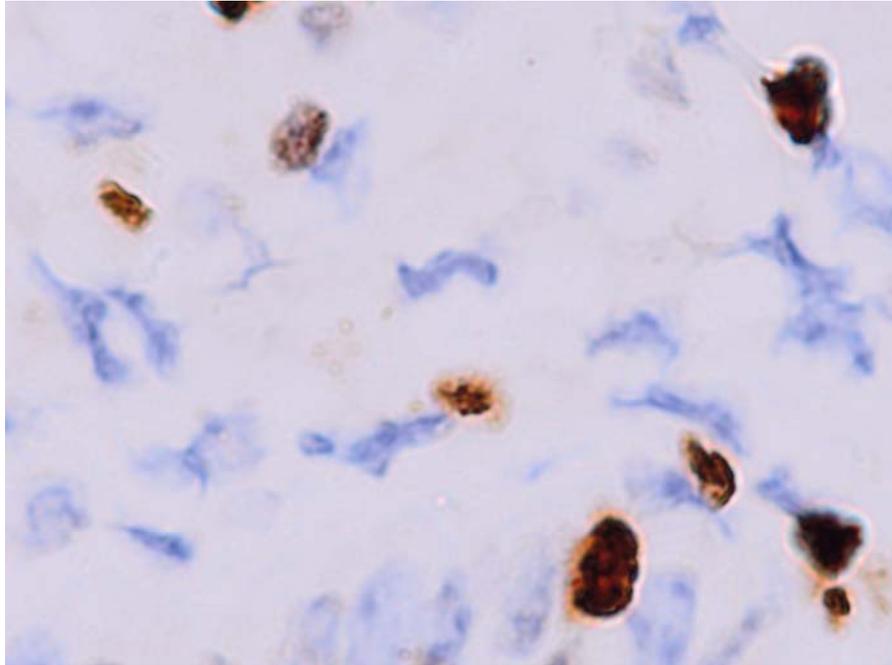


Рисунок 44 – Ki-67⁺ клетки в базальном слое эпителия сосочков рубца. Самец, возраст 3 суток. ИГХ реакция на Ki-67, гематоксилин. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. ×1000.

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 3-х и 7-ми суточном 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 опять 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 по сравнению с данными предыдущей возрастной группы. Экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия складок ячеек сетки у

новорожденных телят в возрасте 1 и 3 суток имеет максимальные значения (рисунок 45, 46).

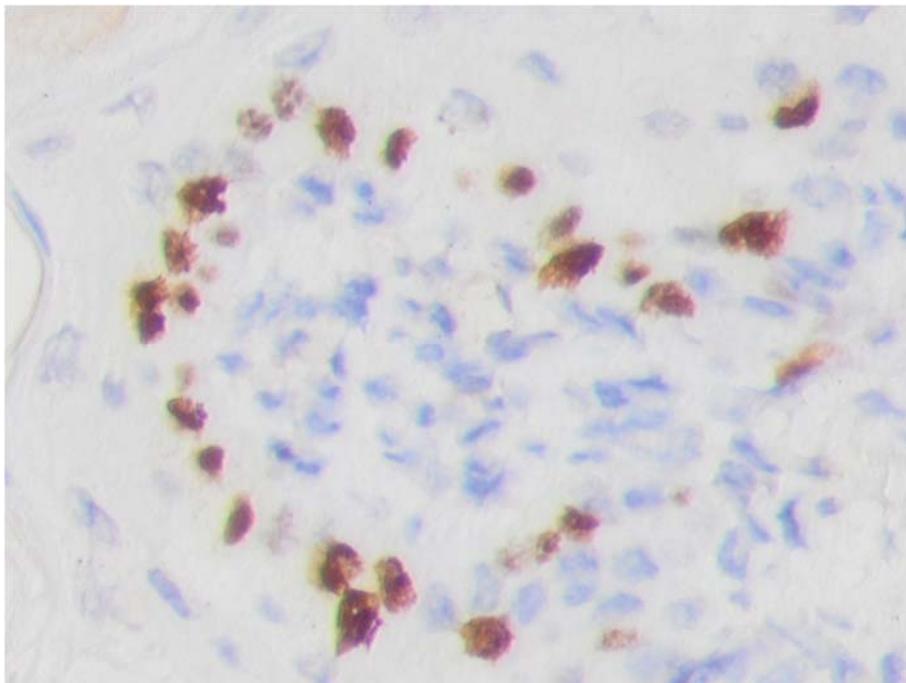


Рисунок 45 – Ki-67⁺ клетки в базальном слое эпителия гребня первого порядка сетки. Самец, возраст 1 сутки. ИГХ реакция на Ki-67, гематоксилин. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. ×400.

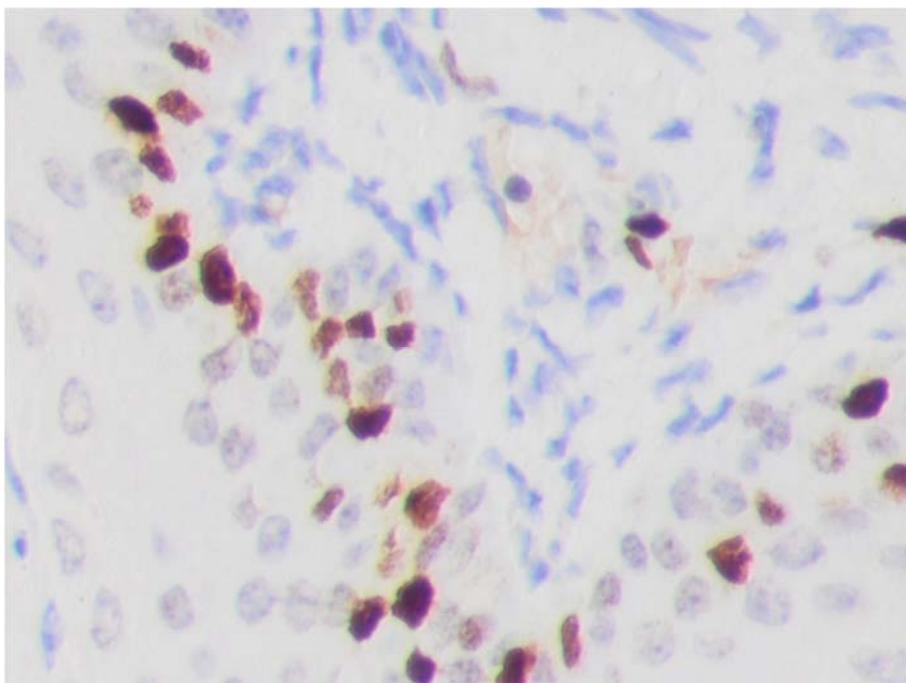


Рисунок 46 – Ki-67⁺ клетки в базальном слое эпителия гребня первого порядка сетки. Самец, возраст 3 суток. ИГХ реакция на Ki-67, гематоксилин. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. ×400.

У телят в возрасте 7 суток значение этого показателя достоверно ниже на 54,9% (рисунок 47). Значения митотического индекса ниже индекса Ki-67 на 7,6%, 6,7%, 2,1% по сравнению с предыдущими возрастными группами.

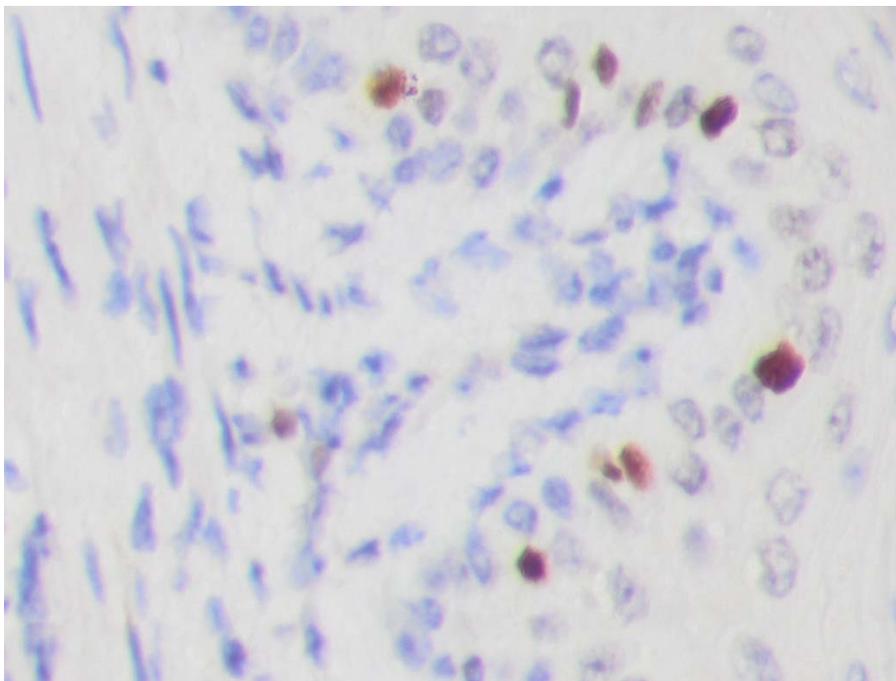


Рисунок 47 – Ki-67⁺ клетки в базальном слое эпителия гребня первого порядка сетки. Самец, возраст 7суток. ИГХ реакция на Ki-67, гематоксилин. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. ×400.

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.

Экспрессия маркера пролиферации Ki-67 в базальном слое многослойного плоского эпителия листочков книжки у новорожденных телят в возрасте 1 и 3 суток достоверно не отличаются. У телят в возрасте 7 суток значение этого показателя достоверно выше в 1,81 раза.

Значения митотического индекса ниже на 1,3%, 0,7%, 2,7% соответственно индекса Ki-67, чем в предыдущих возрастных группах.

К тридцатисуточному возрасту значение исследуемого показателя достоверно не изменяется и к трехмесячному возрасту недостоверно снижается,

затем остается статистически 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.

Пролиферативная активность клеток многослойного плоского эпителия желудка имеет высокие значения у новорожденных телят в первые сутки в рубце и сетке, 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.

Важное значение в морфологической характеристике многослойного плоского эпителия имеет соотношение толщины эпителия над областью расположения соединительнотканых сосочков к толщине эпителиального пласта в межсосочковой зоне, что играет особую роль при оценке функционального состояния многослойного плоского эпителия. Это соотношение было рассмотрено при исследовании пищевода человека (В. Л. Быков, Е. А. Исаева, 2006; K. Geoboes, V. Desment, 1978), где авторы определили, что толщина эпителия над соединительноткаными сосочками составляет около одной трети (примерно 33%) от максимального пласта в межсосочковой зоне и является постоянной. В научной литературе сведения по детальному описанию морфометрических параметров эпителия преджелудков отсутствуют. Согласно нашим данным, это соотношение в эпителии рубца крупного рогатого скота в возрастном аспекте не является статичным. Оно уменьшается в два раза с 81,42% у новорожденных до 40,49 % у взрослых животных (лактатирующих коров). Это соотношение определено нами 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. Наши данные согласуются со сведениями Г. А. Тумиловича, Д. В. Воронова и Д. Н. Харитоника (2018), которые исследовав слизистую оболочку желудка у

белорусской черно-пестрой породы скота, отмечали, что над сосочками собственной пластинки слизистой оболочки шиповатый слой может отсутствовать. Между роговым и шиповатым они выделяют один слой светлых непостоянно встречающихся клеток с мелко вакуолизированной цитоплазмой, плохо воспринимающей красители с базофильными глыбками, напоминающий зернистый слой в эпителиях эктодермального типа.

Результаты наших исследований по распределению гладкомышечных клеток в сосочках рубца согласуются с данными T. Ikemizu et al. (1994) о том, что у телят мышечная пластинка слизистой оболочки заходит в сосочки, гладкомышечные клетки распределяются в большем количестве у основания сосочков, у коров гладкомышечные клетки больше находится в центральной части сосочков, у основания сосочков просматриваются единичные клетки.

Полученные сведения по распределению гладкомышечных волокон в складках ячеек сетки частично согласуются с данными M. A. Emam (2015). В наших исследованиях доказано наличие большого количества гладкомышечных клеток в складках ячеек 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.

Наши данные согласуются с мнением I. Totzauer et al. (1990) и П. В. Груздева с соавт. (1998) по градации листочков книжки у жвачных животных, а также согласуются данными исследований G. V. Pelagalli (2007) о том, что мускулатура листочков книжки состоит из трех слоев: центральный слой, который происходит от циркулярного слоя мышечной оболочки книжки, и два боковых продольных слоя, являющихся мышечными пластинками слизистой оболочки книжки. Гладкомышечные клетки в толще листочков имеют разный характер распределения, их сосредоточено больше в частях листочков, расположенных у сетко-книжкового отверстия.

Соотношение 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.

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

В данном подразделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научных статьях П. В. Груздева и В. М. Шпыговой (1996, 2003, 2004, 2005), В. М. Шпыговой (2003, 2007, 2008, 2016, 2017), В. М. Шпыговой, А. Н. Квочко (2018, 2019) которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

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 (a. coeliaca) и ее сосуды (рисунок 48, 49).

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

Известно, что печеночная артерия (a. hepatica) всегда первая отделяется от чревной артерии, направляется к висцеральной поверхности печени, от нее отходят артерии для печени и поджелудочной железы, правая желудочная (a. gastrica dextra) и желудочно-двенадцатиперстная артерии (a. gastroduodenalis), последняя ветвится на правую желудочносальниковую (a. gastroepiploica dextra) и краниальную поджелудочнодвенадцатиперстную артерии (a. panereaticoduodenalis cranialis).

Общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий (truncus communis lienoruminalis dextra).

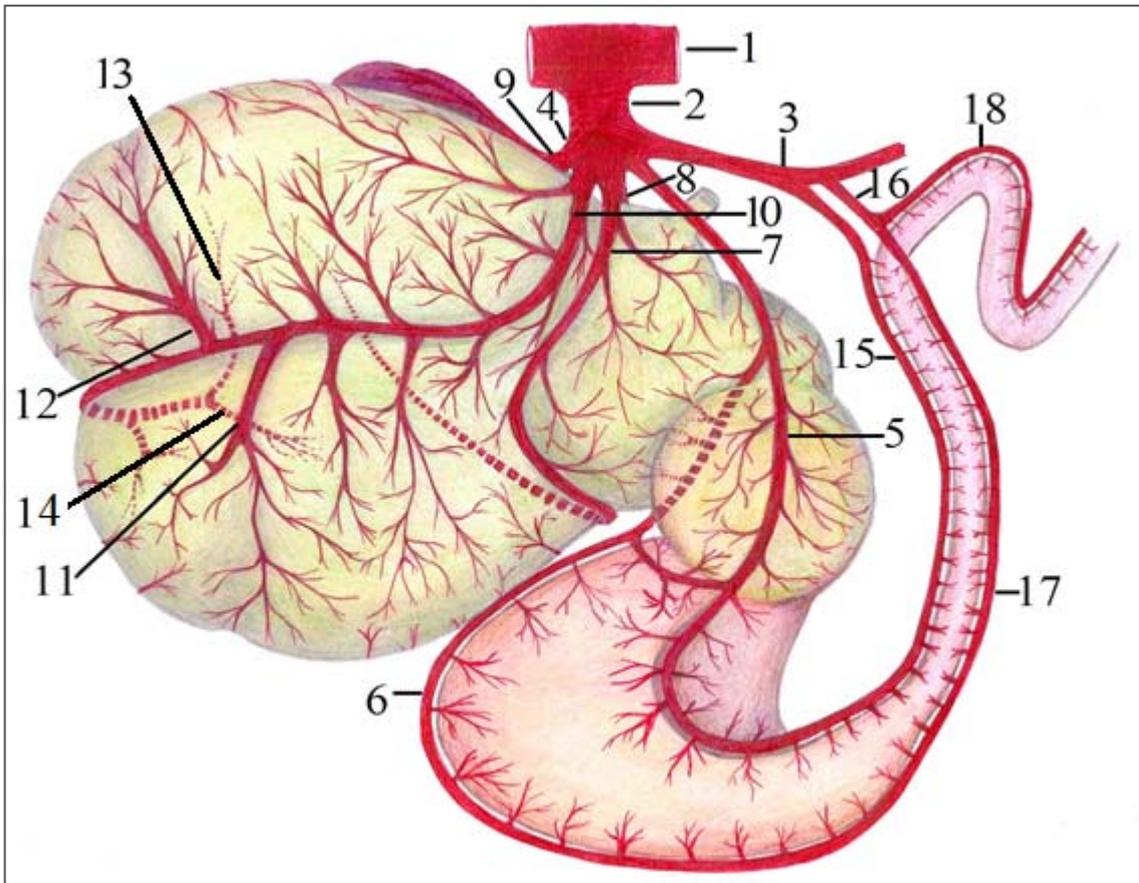


Рисунок 48 – Схема кровоснабжения желудка крупного рогатого скота (правая поверхность).

1 – брюшная аорта (*aorta abdominalis*), 2 – чревная артерия (*a. coeliaca*), 3 – печеночная артерия (*a. hepatica*), 4 – общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий (*truncus communis lienoruminalis dextra*), 5 – левая желудочная артерия (*a. gastrica sinistra*), 6 – левая желудочносальниковая артерия (*a. gastroepiploica sinistra*), 7 – левая рубцовая артерия (*a. ruminalis sinistra*), 8 – сеткорубцовая артерия (*a. ruminoreticularis*), 9 – селезеночная артерия (*a. lienalis*), 10 – правая рубцовая артерия (*a. ruminalis dextra*), 11 – правая вентральная венечная артерия (*a. coronaria dextra ventralis*), 12 – правая дорсальная венечная артерия (*a. coronaria dextra dorsalis*), 13 – левая дорсальная венечная артерия (*a. coronaria sinistra dorsalis*), 14 – левая вентральная венечная артерия (*a. coronaria sinistra ventralis*), 15 – правая желудочная артерия (*a. gastrica dextra*), 16 – желудочnodвенадцатиперстная артерия (*a. gastroduodenalis*), 17 – правая желудочносальниковая артерия (*a. gastroepiploica dextra*), 18 – краниальная поджелудочnodвенадцатиперстная артерия (*a. pancreatoduodenalis cranialis*).

Наиболее крупным сосудом ствола является селезеночная артерия (*a. lienalis*). Отдав селезеночную артерию, общий ствол без видимых границ переходит в правую рубцовую артерию (*a. ruminalis dextra*).

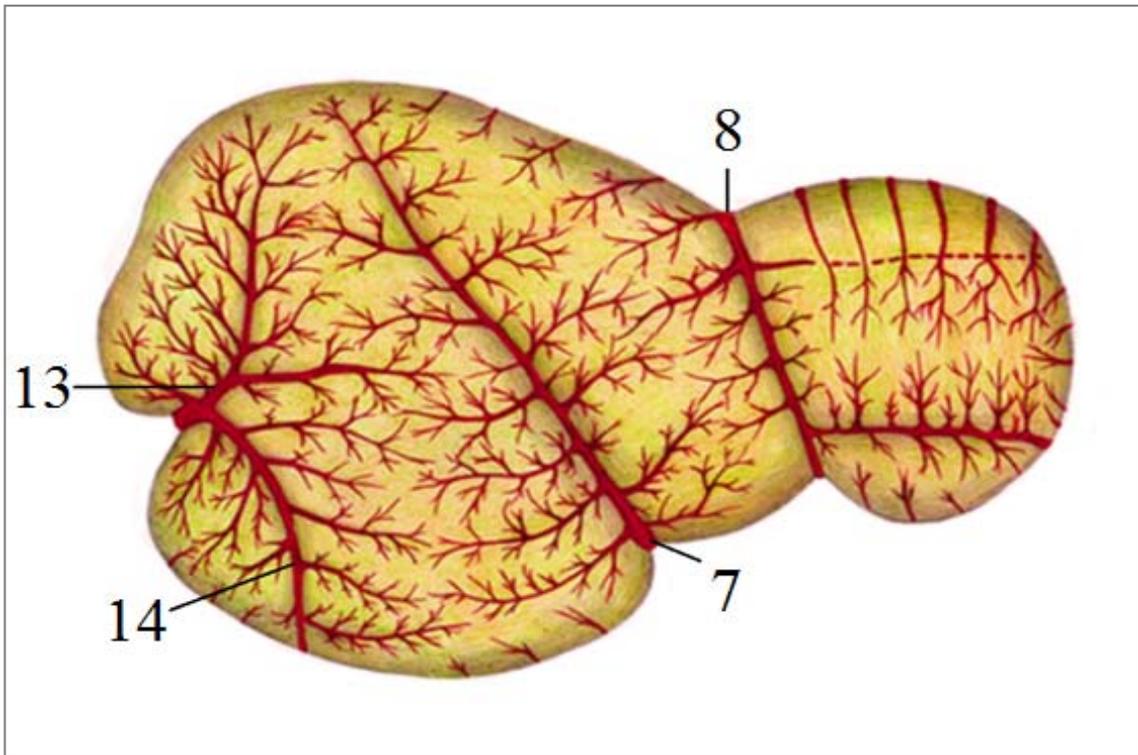


Рисунок 49 – Схема кровоснабжения желудка крупного рогатого скота (левая поверхность, названия сосудов см. рисунок 48).

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.

Правая рубцовая артерия на правой поверхности рубца отдает правые вентральную и дорсальную венечные артерии (*a. coronaria dextra ventralis et dorsalis*), на левой поверхности – левые дорсальную и вентральную венечные артерии (*a. coronaria sinistra dorsalis et ventralis*).

Левая желудочная артерия (*a. gastrica sinistra*) отдает левую желудочно-сальниковую артерию (*a. gastroepiploica sinistra*). В большинстве работ и в анатомических руководствах левая желудочно-сальниковая артерия рассматривается как ветвь левой желудочной. Иногда участок левой желудочной артерии от чревной артерии до отхождения левой желудочно-сальниковой артерии именуется левой общей желудочной артерией.

Левая рубцовая артерия (*a. ruminalis sinistra*) отделившись от чревной артерии, идет по правой поверхности краниального мешка рубца, затем погружается в краниальный желоб между краниальным и вентральным рубцовыми мешками, выходит на левую поверхность рубца и по левому продольному желобу направляется каудодорсально в свод дорсального мешка рубца.

Ветвление чревной артерии отличается большой вариабельностью, которая отмечается как в новорожденный, так и в последующие периоды жизни животных. Многокамерный желудок имеет слабо развитую у новорожденных животных кардиальную часть: рубец, сетку, книжку и хорошо развитый сычуг.

У новорожденных животных и у телят до 30 суток нами были выявлены два варианта ветвления чревной артерии (рисунок 50). Как известно, она отделяется от брюшной аорты на уровне первого поясничного позвонка.

Ветвление чревной артерии в 57 случаях из 105 (54,3%) происходило по схеме А: 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 (рисунок 51).

В 48 случаях из 105 (45,7%) ветвление чревной артерии проходило по схеме Б: 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 внутривисцеральных 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 встречающиеся варианта ветвления чревной артерии.

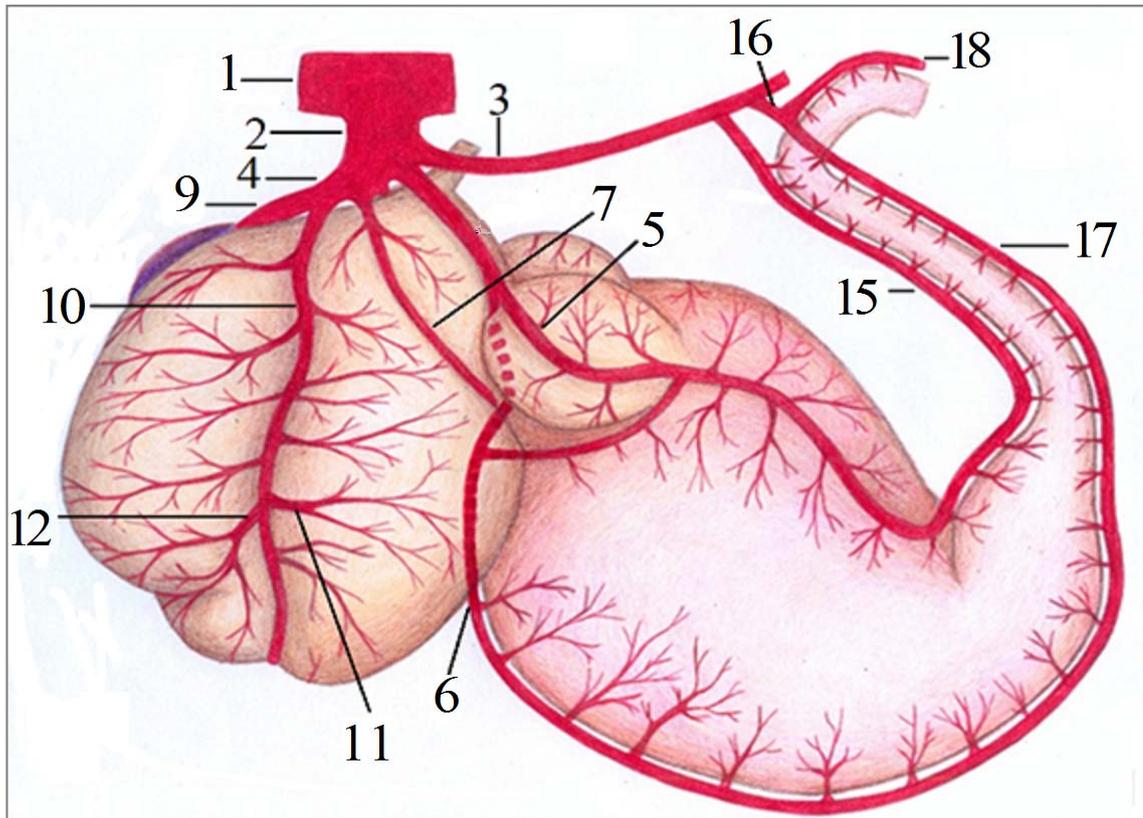


Рисунок 50 – Схема кровоснабжения желудка новорожденного теленка крупного рогатого скота (правая поверхность, названия сосудов см. рисунок 48).

Ветвление чревной артерии в 51 случае из 105 (48,6%) проходило по схеме А. В 27 случаях из 105 (25,7%) ветвление проходило по схеме Б. В 21 случае из 105 (20,0%) ветвление проходило по схеме В: чревная артерия, отдавая печеночную артерию, делилась на общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, левую желудочную, левую рубцовую и сеткорубцовую артерии. В 6 случаях из 105 (5,7%) ветвление проходило по схеме Г: чревная артерия последовательно отдавала печеночную и левую желудочную артерии и затем делилась на общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, левую рубцовую и сеткорубцовую артерии. Сеткорубцовая артерия в отдельных случаях начиналась из левой желудочной артерии и общего ствола селезеночной и правой рубцовой артерий.

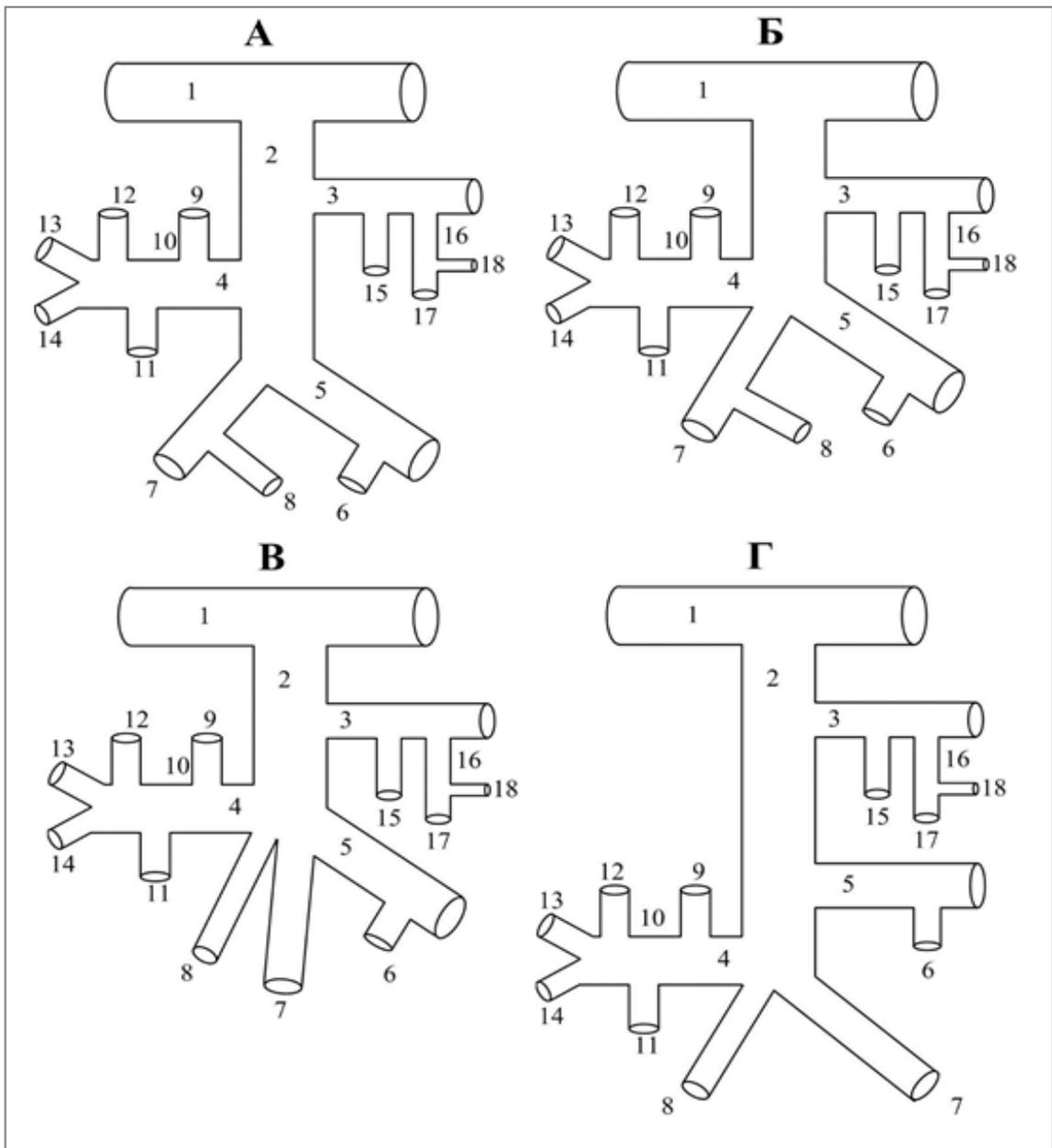


Рисунок 51 – Схема ветвления чревной артерии у крупного рогатого скота черно-пестрой породы: 1 – брюшная аорта, 2 – чревная артерия, 3 – печеночная артерия, 4 – общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерий, 5 – левая желудочная артерия, 6 – левая желудочносальниковая артерия, 7 – левая рубцовая артерия, 8 – сеткорубцовая артерия, 9 – селезеночная артерия, 10 – правая рубцовая артерия, 11 – правая вентральная венечная артерия, 12 – правая дорсальная венечная артерия, 13 – левая дорсальная венечная артерия, 14 – левая вентральная венечная артерия, 15 – правая желудочная артерия, 16 – желудочnodвенадцатиперстная артерия, 17 – правая желудочносальниковая артерия, 18 – краниальная поджелудочnodвенадцатиперстная артерия.

Кроме вариантов были описаны два типа ветвления чревной артерии у крупного рогатого скота черно-пестрой породы и выявили их частоту встречаемости: смешанный в 108 случаях из 210 (51,4%), рассыпной в 102 случае из 210 (48,6%).

Из ветвей чревной артерии у телят в возрасте 1 сутки наибольший диаметр отмечается у общего ствола селезеночной и правой рубцовой артерий, на втором месте по значению этого показателя стоит левая желудочная артерия. Печеночная артерия занимает третье место (таблица 11).

К тридцатисуточному возрасту диаметры всех исследуемых сосудов достоверно увеличиваются. Наиболее значительно от 1,42 до 2,24 раза увеличиваются просветы сосудов, кровоснабжающих рубец: правой рубцовой артерии и ее ветвей, левой рубцовой и сеткорубцовой артерий. Диаметр печеночной артерии увеличивается лишь в 1,28 раза по сравнению с предыдущей возрастной группой, а диаметр сосудов, кровоснабжающих сычуг возрастает на величину от 3,5 до 17,6% (рисунок 52).

У животных в трехмесячном возрасте при достоверном увеличении всех диаметров наиболее интенсивные изменения происходят в общем стволе селезеночной и правой рубцовой артерий и в сосудах, образующих его бассейн (от 1,38 до 1,44 раза).

Диаметр печеночной артерии увеличивается в 1,43 раза, левой рубцовой - в 1,39 раза, по сравнению с предыдущей возрастной группой. Диаметр артерий, кровоснабжающих сычуг увеличивается на величину от 3,8 до 14,3%.

У животных в шестимесячном возрасте наиболее интенсивные изменения диаметров происходят в общем стволе селезеночной и правой рубцовой артерий и в сосудах, образующих его бассейн (от 1,44 до 1,58 раза). Диаметр печеночной артерии увеличивается в 1,27 раза, левой рубцовой в 1,43 раза по сравнению с предыдущей возрастной группой. Диаметр артерий, кровоснабжающих сычуг увеличивается на величину от 10,3 до 12,5%.

Таблица 11 – Возрастные изменения диаметра внеорганных артерий желудка крупного рогатого скота, мм (n=70)

№ п/п	Название артерий	Возраст животных						
		1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
1.	Чревная	3,51±0,07	4,12±0,09*	5,26±0,08*	7,12±0,06*	7,72±0,09*	8,16±0,11*	8,64±0,18*
2.	Печеночная	2,34±0,05	3,01±0,10*	4,31±0,11*	5,46±0,09*	6,75±0,11*	7,03±0,07*	7,11±0,08
3.	Правая желудочная	1,38±0,03	1,43±0,03*	1,62±0,03*	1,94±0,03*	2,25±0,05*	2,51±0,04*	2,75±0,05*
4.	Желудочнодвенадцатиперстная	1,73±0,04	1,96±0,05*	2,18±0,04*	2,56±0,04*	2,83±0,03*	3,27±0,05*	3,34±0,04*
5.	Правая желудочно-сальниковая	1,12±0,03	1,26±0,02*	1,31±0,03*	1,46±0,04*	1,87±0,04*	2,05±0,03*	2,24±0,03*
6.	Краниальная под-желудочнодвенадцатиперстная	0,61±0,02	0,74±0,02*	0,86±0,03*	0,94±0,02*	1,19±0,03*	1,22±0,04	1,37±0,02*
7.	Общий ствол селезеночной и правой рубцовой	2,81±0,06	3,27±0,06*	4,22±0,09*	6,58±0,16*	7,17±0,07*	7,62±0,07*	7,91±0,10*
8.	Селезеночная	2,28±0,05	2,67±0,07*	3,86±0,08*	6,11±0,09*	6,97±0,08*	7,16±0,08*	7,21±0,08
9.	Правая рубцовая	1,11±0,04	1,73±0,03*	2,39±0,05*	3,56±0,08*	5,42±0,13*	5,73±0,15*	5,84±0,14

№ п/п	Название артерий	Возраст животных						
		1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
10.	Правая вентральная венечная	0,52±0,02	1,03±0,03*	1,44±0,02*	2,11±0,07*	3,82±0,05*	4,43±0,06*	4,80±0,09*
11.	Правая дорсальная венечная	0,46±0,01	0,96±0,02*	1,34±0,03*	1,93±0,04*	3,35±0,09*	3,88±0,07*	4,13±0,07*
12.	Левая вентральная венечная	0,40±0,02	0,89±0,02*	1,24±0,03*	1,80±0,02*	2,40±0,06*	3,76±0,04*	3,80±0,04
13.	Левая дорсальная венечная	0,38±0,01	0,85±0,01*	1,18±0,01*	1,75±0,02*	2,39±0,06*	3,42±0,04*	3,73±0,03*
14.	Левая желудочная (начальный участок)	2,72±0,07	3,16±0,06*	4,05±0,08*	6,31±0,12*	6,88±0,06*	7,12±0,08*	7,32±0,11*
15.	Левая желудочная	2,20±0,05	2,34±0,03*	2,73±0,03*	3,12±0,03*	4,91±0,06*	5,02±0,06*	5,11±0,04*
16.	Левая желудочно-сальниковая	2,16±0,04	2,28±0,02*	2,61±0,03*	3,11±0,03*	4,80±0,06*	4,93±0,04*	5,04±0,06*
17.	Левая рубцовая	1,12±0,02	1,64±0,02*	2,28±0,02*	3,25±0,05*	5,36±0,06*	5,54±0,04*	5,62±0,04*
18.	Сеткорубцовая	0,96±0,01	1,28±0,04*	1,54±0,03*	1,83±0,05*	3,19±0,06*	3,42±0,05*	3,67±0,03*

Примечание: статистическая значимость различий с более ранним возрастом: *– p <0,05.

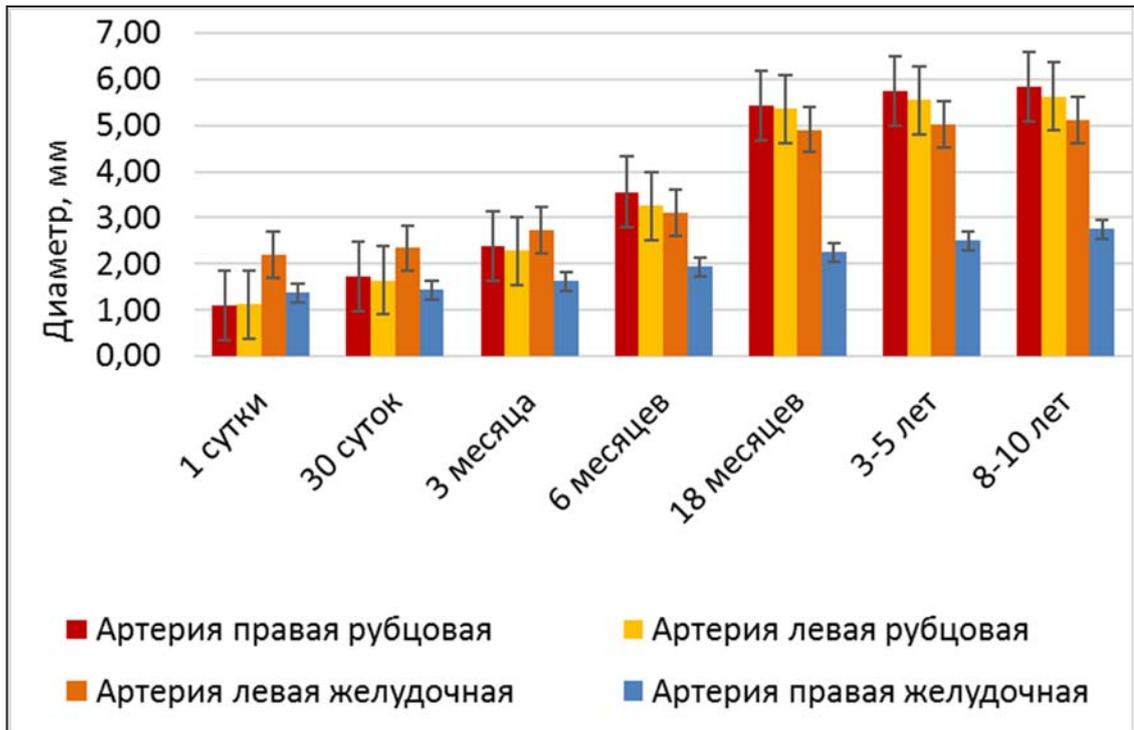


Рисунок 52 – Динамика диаметров артерий, кровоснабжающих рубец и сычуг у крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

У животных в восемнадцатимесячном возрасте так же, как и в предыдущей возрастной группе, наиболее интенсивные изменения диаметров происходят в общем стволе селезеночной и правой рубцовой артерий и в сосудах, образующих его бассейн (от 1,36 до 1,81 раза). Диаметр печеночной артерии увеличивается в 1,24 раза, левой рубцовой – в 1,65 раза. Диаметр артерий, кровоснабжающих сычуг увеличивается от 1,28 до 1,57 раза, что возможно связано с достоверным увеличением всех морфометрических параметров эпителиосоединительнотканых образований в нем по сравнению с предыдущей возрастной группой.

У животных в возрасте трех-пяти лет диаметры всех исследуемых сосудов достоверно увеличиваются, кроме краниальной поджелудочнодвенадцатиперстной артерии. Наиболее интенсивные изменения диаметров происходят в некоторых сосудах, образующих бассейн общего ствола селезеночной и правой рубцовой артерий: в левых вентральной и дорсальной венечных артериях,

диаметры увеличиваются в 1,56 и 1,43 раза соответственно. Диаметр печеночной артерии увеличивается на 4,0%. Диаметр артерий, кровоснабжающих сычуг увеличивается от 2,1 до 10,4%.

У животных в возрасте восьми – десяти лет диаметры печеночной, селезеночной, правой рубцовой и левой вентральной венечной артерий достоверно не изменяются. Диаметры других артерий увеличиваются от 4,0% до 10,9%.

Таким образом, нами описаны четыре варианта и два типа ветвления чревной артерии у крупного рогатого скота черно-пестрой породы. Во всех вариантах ветвления печеночная артерия отходила первой, поэтому, описывая типы, мы учитывали последовательность ветвления общего ствола селезеночной и правой рубцовой артерий, левой желудочной, левой рубцовой и сеткорубцовой артерий. Сеткорубцовая артерия чаще брала свое начало из левой рубцовой артерии и только в 25,7% случаев отходила самостоятельно. Наши данные расходятся с данными Ю. Я. Хайнацкого (1963), который считал селезеночную, правую и левую рубцовые, левую желудочную и печеночную артерии основными ветвями чревной артерии у животных с многокамерным желудком, и согласуются с данными П. В. Груздева (1971), П. В. Груздева и В. М. Шпыговой (2003, 2005), В. М. Шпыговой с соавт. (2004).

А. В. Прусаков с соавт. (2017) изучив ветвление чревной артерии у телят чёрно-пёстрой породы установили, что она подразделяется на печеночную, селезеночную, левую рубцовую и левую желудочную артерии. На наш взгляд, использование международной номенклатуры в отношении ветвления чревной артерии не отражает ее особенностей у жвачных животных, так как правая рубцовая артерия является сосудом со значительным диаметром. Левая желудочная по данным П. В. Груздева (1971), дихотомически делится на два сосуда. Один из которых направляется на малую кривизну сычуга (левая желудочная артерия), другой – на большую – (левая желудочносальниковая артерия). В доступных иностранных руководствах по анатомии животных приводятся данные только по кровоснабжению однокамерного желудка у лошади, свиньи и

плотоядных, сведения по жвачным животным отсутствуют (Н. Е. König, Н.-G. Liebich, 2005).

Полученные нами сведения частично согласуются с данными К. Karmona, G. Kovachev (1985), изучавших вариабельность чревной артерии и ее ветвей у овец и описавших ствол селезеночной и правой рубцовой артерий (*truncus lienoguminalis*) и левую желудочную артерию.

Среди вариантов ветвления чревной артерии Ю. Я. Хайнацкий (1963) выделил как наиболее часто встречающийся у казахской белоголовой породы крупного рогатого скота (47,22% случаев), когда она отдавала печеночную и вскоре длилась на три концевые ветви: общий ствол селезеночной и правой рубцовой артерии, левую рубцовую и левую желудочную артерии. В наших исследованиях такой вариант ветвления встречался в 45,7% у телят в возрасте от рождения до тридцати суток и в 25,7% у животных более старших возрастных периодов.

Преобладающими типами ветвления у крупного рогатого скота чернопестрой породы являются смешанный (51,4%) и рассыпной (48,6%). Л. А. Щетинов и А. Ф. Валевская (1962) у плодов крупного рогатого скота приводят данные по частоте встречаемости рассыпного типа (52,2%), дихотомического (26,1%) и магистрального (21,7%).

Нами расширены сведения по особенностям изменения диаметра внеорганных артериальных сосудов, кровоснабжающих кардиальную часть желудка (рубец, сетку, книжку) и сычуг. Установлено, что 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 артерии – в 9,23, правой дорсальной венечной артерии – в 8,98, правой рубцовой – в 5,26, селезеночной – в 3,16 раза. Диаметр левой рубцовой увеличился в 5,02 раза, 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. По нашему мнению, наиболее значимым периодом в формировании сосудов желудка является период от шести до восемнадцати месяцев.

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

Описаны основные внеорганные вены желудка, участвующие в образовании желудочно-селезеночной и воротной вен.

Правая рубцовая вена (*v. ruminalis dextra*) проходит в каудальном и правом продольном желобах рубца. Она собирает венозную кровь с правой поверхности дорсального и вентрального мешков рубца. На всем протяжении ее сопровождает коллатераль, обеспечивающая отток венозной крови из рубца. Правая рубцовая вена краниально впадает в общий корень правой рубцовой и селезеночной вен.

Селезеночная вена (*v. lienalis*) начинается из селезенки несколькими сосудами, которые вскоре сливаются и образуют один сосуд, впадающий в общий корень с правой рубцовой веной.

Левая рубцовая вена (*v. ruminalis sinistra*) лежит в левом продольном и краниальном желобах рубца, собирает венозную кровь с левой поверхности дорсального и вентрального мешков рубца, а также из краниального мешка рубца. Она несет венозную кровь в желудочноселезеночную вену.

Сеткорубцовая вена (*v. ruminoreticularis*) расположена в желобе рубца и сетки, идет дорсокраниально. Наиболее часто она впадает в левую рубцовую вену и очень редко самостоятельно в желудочноселезеночную вену, собирает венозную кровь из краниального мешка рубца и сетки.

Левая желудочная вена (*v. gastrica sinistra*) лежит на дорсолатеральной поверхности книжки и малой кривизне сычуга, собирает венозную кровь с дорсальной и боковых поверхностей сычуга и книжки. Она анастомозирует по типу «конец в конец» с правой желудочной веной и впадает в желудочноселезеночную вену.

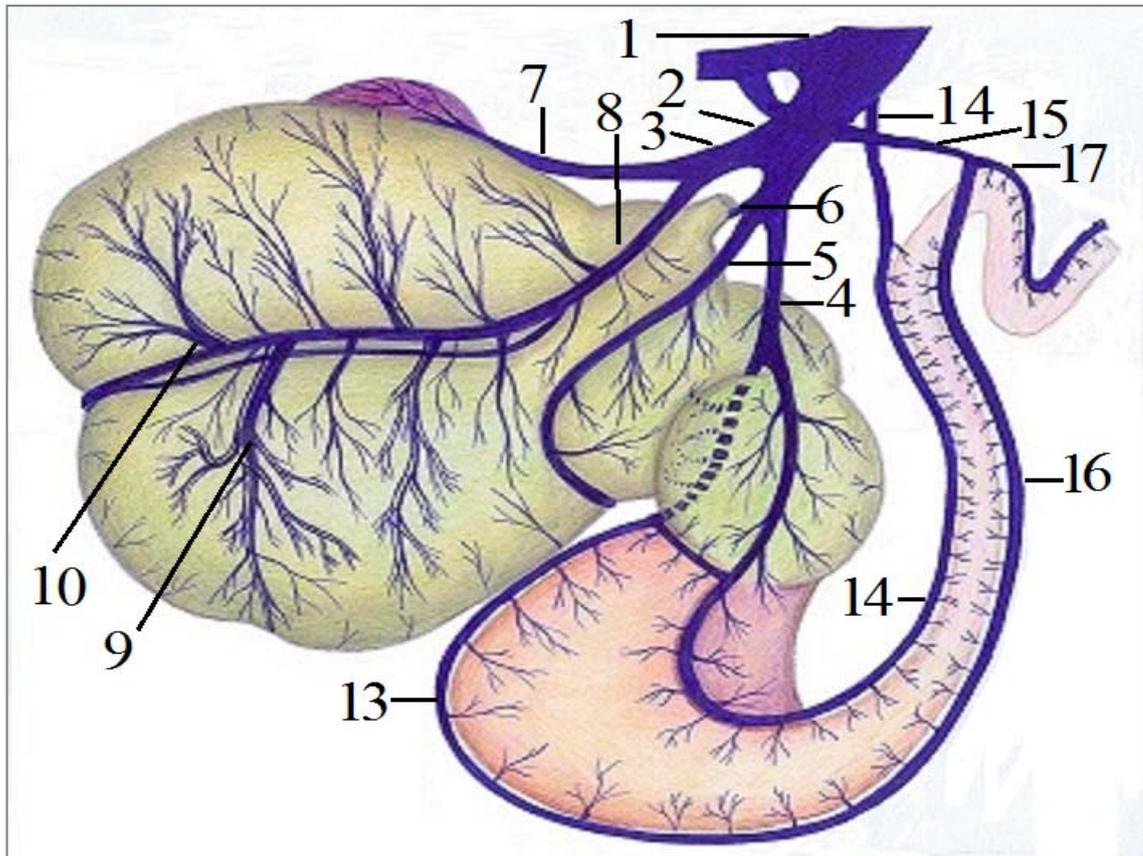


Рисунок 53 – Схема венозного оттока желудка крупного рогатого скота (правая поверхность): 1 – воротная вена (*v. porta*), 2 – желудочноселезеночная вена (*v. gastrosplialis*), 3 – общий корень селезеночной и правой рубцовой вен (*truncus communis lienoruminalis dextra*), 4 – левая желудочная вена (*v. gastrica sinistra*), 5 – левая рубцовая вена (*v. ruminalis sinistra*), 6 – сеткорубцовая вена (*v. ruminoreticularis*), 7 – селезеночная вена (*v. lienalis*), 8 – правая рубцовая вена (*v. ruminalis dextra*), 9 – правая вентральная венечная вена (*v. coronaria dextra ventralis*), 10 – правая дорсальная венечная вена (*v. coronaria dextra dorsalis*), 11 – левая дорсальная венечная вена (*v. coronaria sinistra dorsalis*), 12 – левая вентральная венечная вена (*v. coronaria sinistra ventralis*), 13 – левая желудочносальниковая вена (*v. gastroepiploica sinistra*), 14 – правая желудочная вена (*v. gastrica dextra*), 15 – желудочnodвенадцатиперстная вена (*v. gastroduodenalis*), 16 – правая желудочносальниковая вена (*v. gastroepiploica dextra*), 17 – краниальная поджелудочnodвенадцатиперстная вена (*v. pancreatoduodenalis cranialis*).

Левая желудочносальниковая вена (*v. gastroepiploica sinistra*) проходит в желобе рубца, сетки и книжки, большой кривизны сычуга, собирает венозную кровь с вентральных и боковых поверхностей сычуга, книжки, а также с висцеральной поверхности сетки.

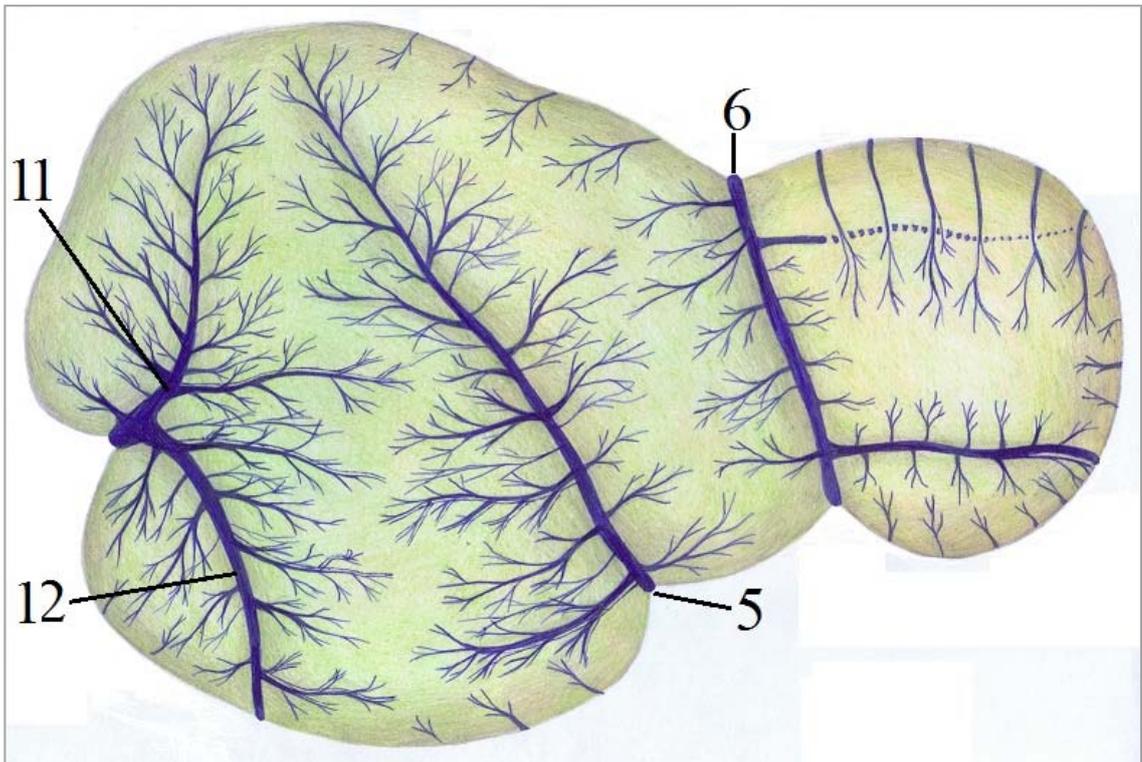


Рисунок 54 – Схема венозного оттока желудка крупного рогатого скота (левая поверхность, названия сосудов см. рисунок 53).

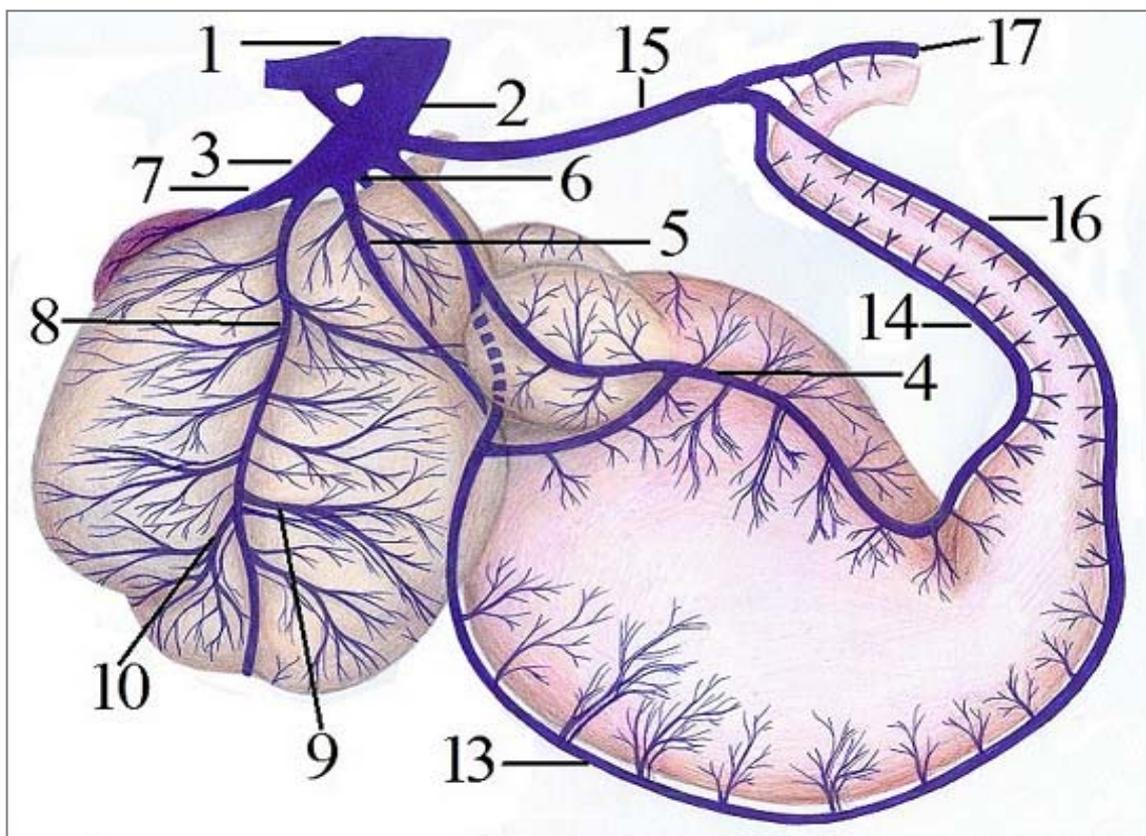


Рисунок 55 – Схема венозного оттока желудка новорожденного теленка крупного рогатого скота (правая поверхность, названия сосудов см. рисунок 53).

Она анастомозирует по типу «конец в конец» с правой желудочносальниковой веной. Левая желудочносальниковая вена несет венозную кровь в желудочноселезеночную вену.

Желудочноселезеночная вена (*v. gastrosplenic*) образуется после слияния левой желудочной и левой желудочносальниковой вен, направляется краниодорсально и впадает в воротную вену. По ходу в нее впадают левая рубцовая, редко сеткорубцовая, общий корень правой рубцовой и селезеночной вен.

Правая желудочная вена (*v. gastrica dextra*) начинается в области малой кривизны пилорической части сычуга, далее идет вдоль начального участка двенадцатиперстной кишки и малого сальника. Наиболее часто она открывается в воротную вену и сравнительно редко – в желудочnodвенадцатиперстную вену.

Правая желудочносальниковая вена (*v. gastroepiploica dextra*) берет начало в области большой кривизны пилорической части сычуга, тянется параллельно двенадцатиперстной кишке и без видимых границ переходит в желудочnodвенадцатиперстную вену.

Краниальная поджелудочnodвенадцатиперстная вена (*v. pancreaticoduodenalis cranialis*) направляется в сторону воротной вены, собирает венозную кровь из поджелудочной железы и среднего участка двенадцатиперстной кишки. В самом начале она анастомозирует по типу «конец в конец» с каудальной поджелудочnodвенадцатиперстной веной. В большинстве случаев она впадает в правую желудочносальниковую вену и сравнительно редко в желудочnodвенадцатиперстную вену.

Желудочnodвенадцатиперстная вена (*v. gastroduodenalis*) является продолжением правой желудочносальниковой вены, сравнительно короткая, постоянно открывается в воротную вену.

Нами выявлено два варианта слияния внеорганных вен желудка у крупного рогатого скота черно-пестрой породы. Слияние вен желудка в 86 случаях из 105 (81,9%) проходило по схеме А: правая желудочносальниковая вена, при-

няв 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 (с сеткорубцовой), общий корень селезеночной и правой рубцовой вен (рисунок 56).

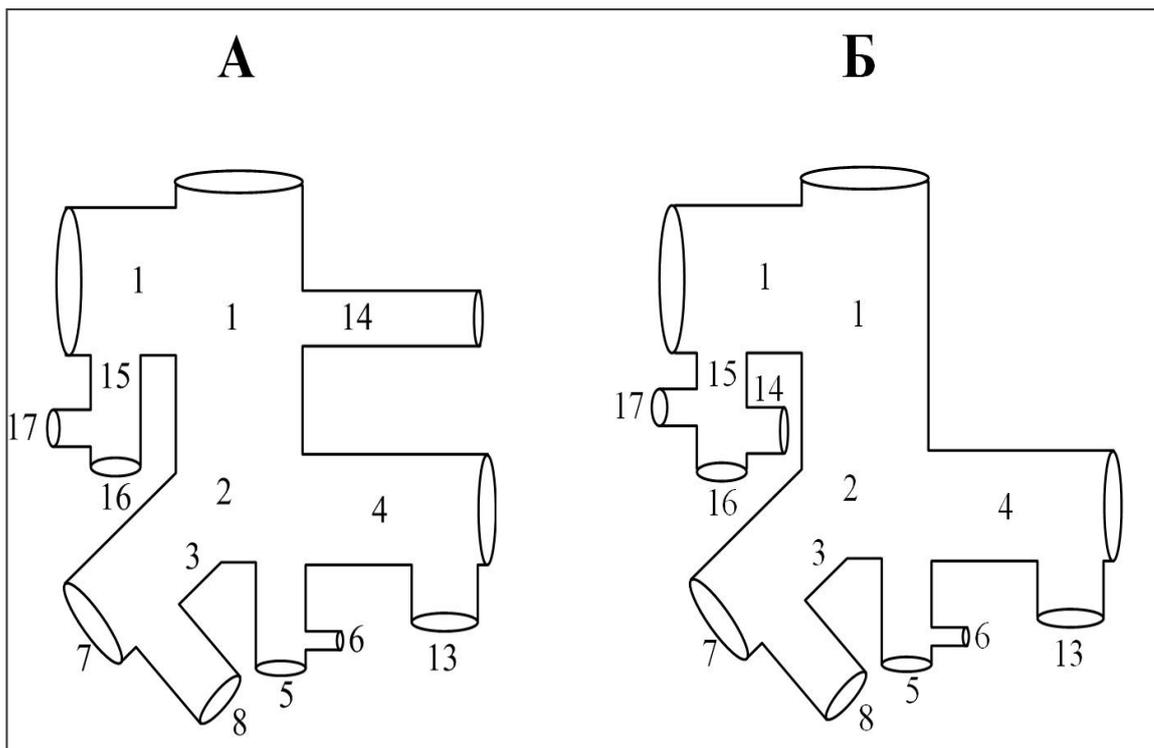


Рисунок 56 – Схема слияния внеорганных вен желудка крупного рогатого скота: 1 – воротная вена, 2 – желудочноселезеночная вена, 3 – общий корень селезеночной и правой рубцовой вен, 4 – левая желудочная вена, 5 – левая рубцовая вена, 6 – сеткорубцовая вена, 7 – селезеночная вена, 8 – правая рубцовая вена, 9 – правая вентральная венечная вена, 10 – правая дорсальная венечная вена, 11 – левая дорсальная венечная вена, 12 – левая вентральная венечная вена, 13 – левая желудочносальниковая вена, 14 – правая желудочная вена, 15 – желудочнодвенадцатиперстная вена, 16 – правая желудочносальниковая вена, 17 – краниальная поджелудочнодвенадцатиперстная вена.

В 19 случаях из 105 (19,1%) слияние вен желудка проходило по схеме Б: правая желудочносальниковая вена сливаясь с правой желудочной веной, принимали 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 (таблица 12). Интенсивно изменяется диаметр вен, отводящих кровь от рубца, основными из которых являются правая рубцовая и левая рубцовая вены (рисунок 57). Достоверно диаметр правой рубцовой вены увеличивается в возрасте от 1 суток до тридцати (1,54 раза), от тридцатисуточного до трехмесячного возраста (1,40 раза), от трех до шести месяцев (1,48 раза), от шести до восемнадцати месяцев (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. Левая желудочная вена характеризуется высокими темпами увеличения диаметра с тридцатисуточного возраста до шести месяцев. Между всеми исследуемыми периодами отмечаются достоверные изменения диаметра левой желудочной вены. Период от шести до восемнадцати месяцев является особым в формировании этого сосуда и характеризуется наибольшей интенсивностью роста этого морфометрического параметра (рисунок 58), что вероятно связано с обеспечением адекватного венозного оттока при активном развитии эпителиосоединительнотканых образований сычуга и книжки.

Таблица 12 – Возрастные изменения диаметра внеорганных вен желудка крупного рогатого скота, мм (n=70)

№ п/п	Название вен	Возраст животных						
		1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
1.	Желудочно-селезеночная	6,68±0,13	7,84±0,17*	10,02±0,16*	13,50±0,10*	14,79±0,18*	15,52±0,23*	16,47±0,34*
2.	Общий корень правой рубцовой и селезеночной вен	4,52±0,10	5,22±0,10*	6,75±0,15*	10,53±0,26*	11,51±0,12*	12,20±0,12*	12,55±0,19*
3.	Селезеночная	3,87±0,08	4,55±0,12*	6,57±0,12*	10,39±0,15*	10,75±0,22*	11,19±0,10*	11,33±0,19
4.	Правая рубцовая	1,69±0,06	2,61±0,04*	3,64±0,07*	5,37±0,11*	8,15±0,19*	8,60±0,22*	8,79±0,20
5.	Правая вентральная венечная	0,62±0,02	1,23±0,03*	1,74±0,02*	2,55±0,07*	4,59±0,05*	5,32±0,07*	5,61±0,05*
6.	Правая дорсальная венечная	0,54±0,02	1,16±0,03*	1,57±0,05*	2,39±0,05*	4,15±0,07*	4,95±0,06*	5,11±0,04*
7.	Левая вентральная венечная	0,50±0,02	1,15±0,03*	1,59±0,04*	2,33±0,03*	4,02±0,09*	4,93±0,07*	4,97±0,06
8.	Левая дорсальная венечная	0,46±0,02	1,9±0,0,3*	1,53±0,03*	2,26±0,02*	3,13±0,07*	4,44±0,06*	4,61±0,06*
9.	Левая рубцовая	1,57±0,03	2,36±0,03*	3,27±0,04*	4,65±0,07*	7,61±0,11*	7,91±0,10*	8,01±0,04
10.	Сеткорубцовая	1,24±0,02	1,66±0,05*	2,25±0,04*	3,09±0,09*	4,16±0,08*	4,43±0,05*	4,69±0,05*
11.	Левая желудочная	3,09±0,07	3,29±0,05*	3,79±0,05*	4,36±0,04*	6,86±0,08*	7,03±0,08*	7,15±0,05*

№ п/п	Название вен	Возраст животных						
		1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
12.	Левая желудочно-сальниковая	3,02±0,06	3,20±0,03*	3,64±0,04*	4,35±0,04*	6,71±0,08*	6,89±0,05*	7,07±0,08*
13.	Правая желудочная	1,95±0,05	2,02±0,05*	2,26±0,04*	2,72±0,04*	3,15±0,07*	3,83±0,07*	3,91±0,07
14.	Желудочнодвенадцатиперстная	2,41±0,06	2,76±0,07*	3,04±0,05*	3,60±0,06*	3,97±0,05*	4,59±0,07*	4,62±0,05
15.	Правая желудочно-сальниковая	1,56±0,04	1,75±0,03*	1,83±0,04*	2,05±0,06*	2,63±0,06*	2,87±0,04*	3,13±0,05*
16.	Краниальная поджелудочнодвенадцатиперстная	0,89±0,03	1,07±0,03*	1,26±0,03*	1,35±0,02*	1,67±0,05*	1,90±0,05*	1,95±0,03

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – $p < 0,05$

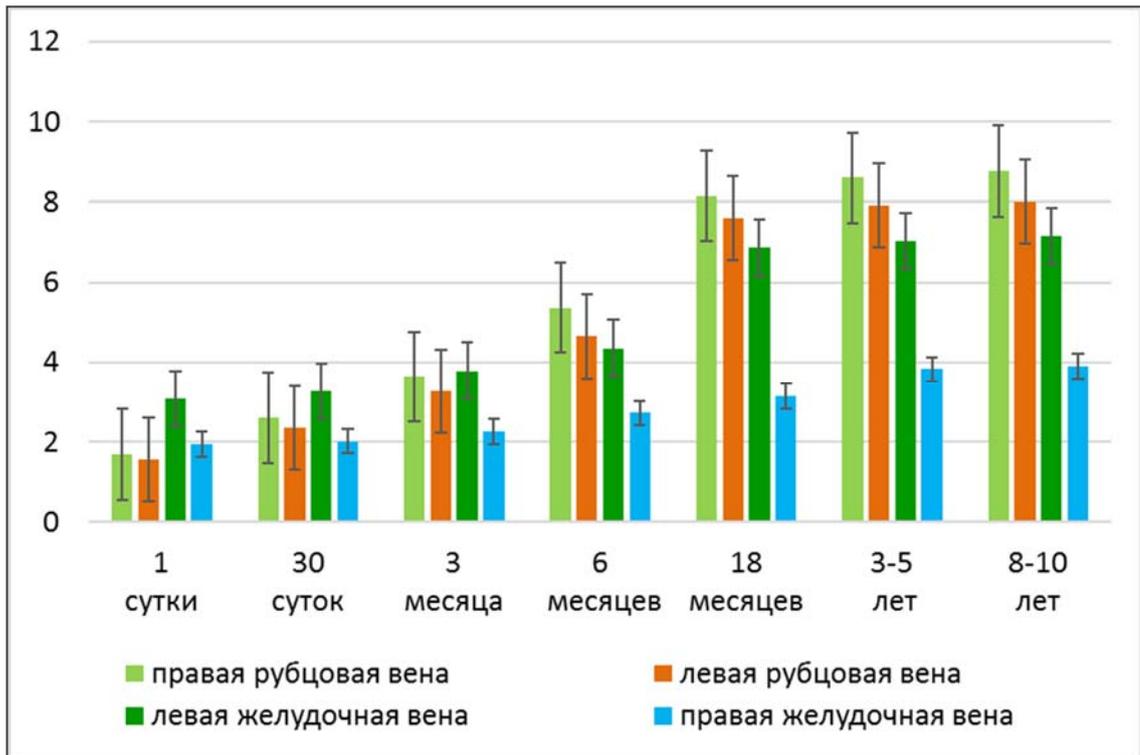


Рисунок 57 – Динамика диаметров вен, отводящих кровь от рубца и сычуга в постнатальном онтогенезе.

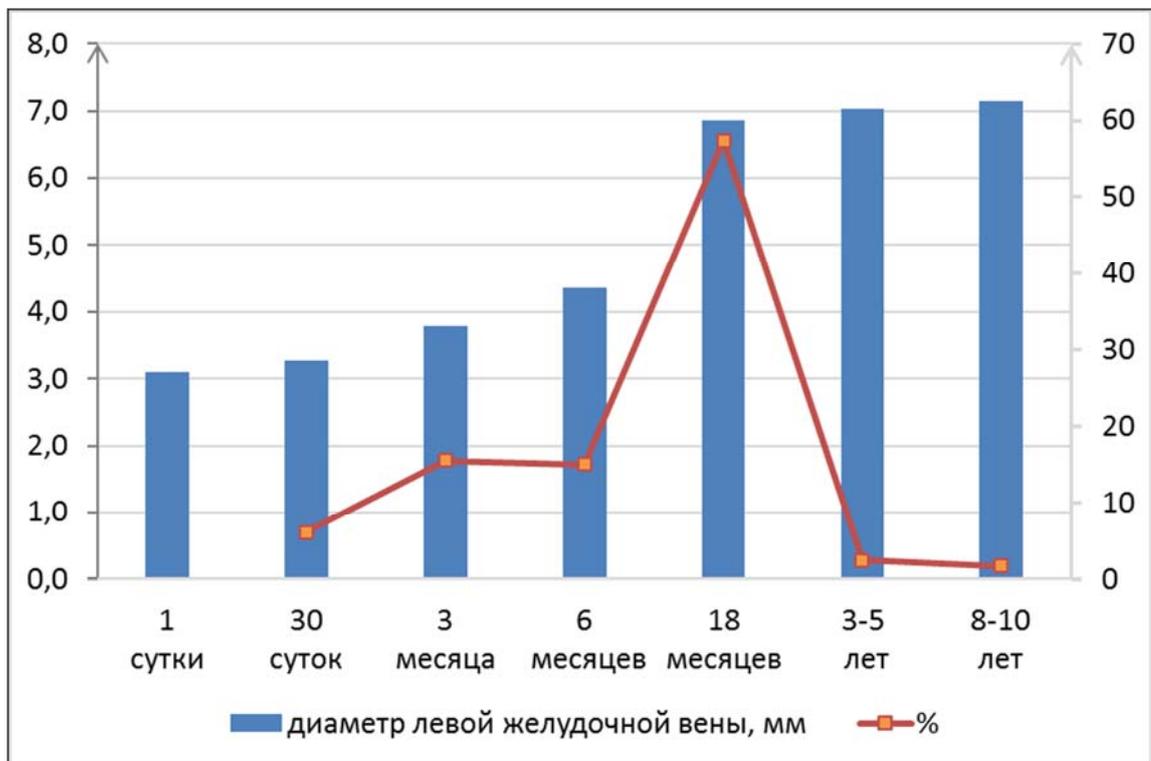


Рисунок 58 – Динамика диаметра левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

Правая желудочная вена характеризуется достоверным приростом стенки сосуда с тридцатисуточного возраста до трех-пяти лет с двумя периодами максимальной интенсивности: от трех до шести и от восемнадцати до трех-пяти лет (рисунок 59).

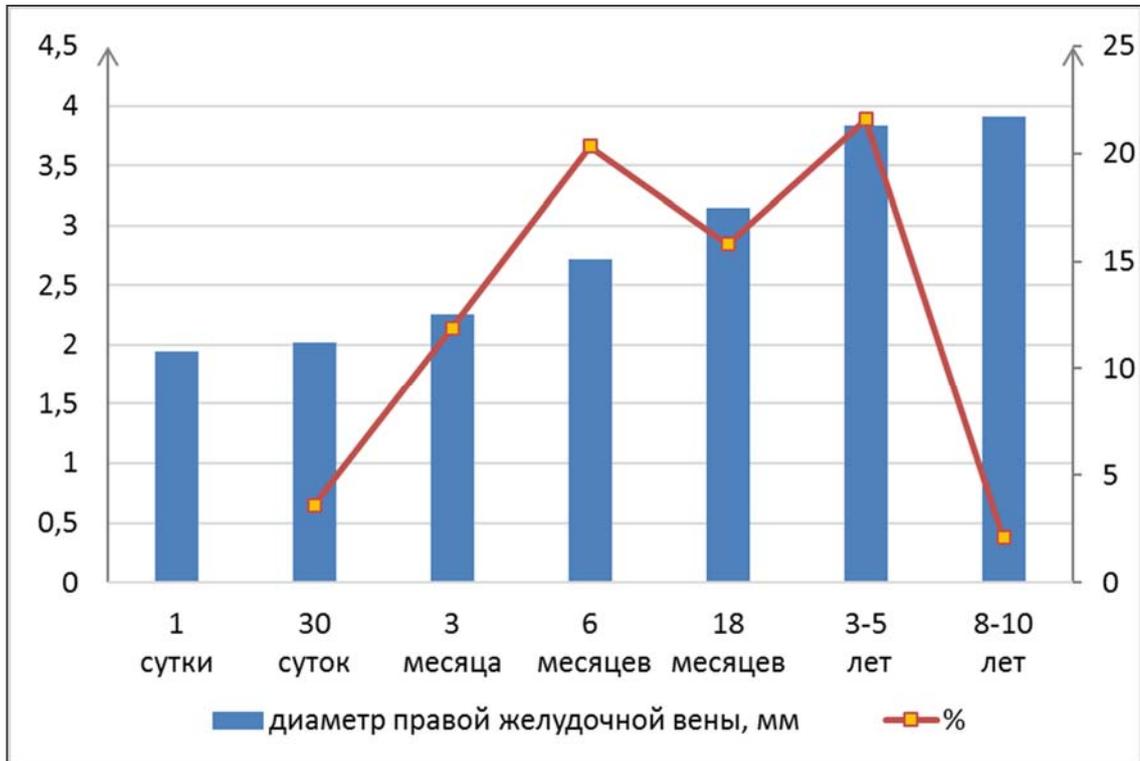


Рисунок 59 – Динамика диаметра правой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

Нами выявлены клапаны во всех внеорганных венах желудка, кроме желудочnodвенадцатиперстной вены и общего корня правой рубцовой и селезеночной вен. Расстояние между клапанами в венах желудка у новорожденных телят составляет 0,5-1,5 см, у взрослых животных – 2,0-5,0 см. В венах желудка преобладают двустворчатые клапаны.

Двустворчатый клапан состоит из тонких, прозрачных и эластичных створок, которые прилегают к стенке вены. На месте прикрепления створок к стенке они имеют полулунные основания. В состав клапана входят две дуги валиков, к которым крепятся створки. Клапан имеет выпуклые, обращенные к оси вены, и вогнутые, направленные к стенке сосуда свободные поверхности.

Клапаны обладают мобильностью, не только препятствуют ретроградному току, но, главным образом регулируют скорость кровотока, перемешивают движущуюся массу крови и регулируют кровяное давление в венах.

Таким образом, нами описаны два варианта слияния внеорганных вен желудка, участвующих в формировании воротной вены. Наиболее часто встречаемым вариантом (81,9%) слияния был вариант, когда правая желудочносальниковая вена, приняв краниальную поджелудочнодвенадцатиперстную вену, переходила в желудочнодвенадцатиперстную вену, которая открывалась в воротную вену; правая желудочная вена самостоятельно открывалась в воротную вену, левая желудочная и левая желудочносальниковая вены сливаясь, принимали левую рубцовую (с сеткорубцовой), общий корень селезеночной и правой рубцовой вен. Нами отмечена наибольшая вариабельность вен, отводящих кровь от сычуга справа. Правая желудочная вена либо самостоятельно открывалась в воротную вену, либо сливалась с левой желудочносальниковой и, приняв краниальную поджелудочнодвенадцатиперстную вену, в составе желудочнодвенадцатиперстной вены открывались в воротную вену. Краниальная поджелудочнодвенадцатиперстная вена открывалась либо в правую желудочносальниковую вену, либо после слияния правой желудочной и правой желудочносальниковой в желудочнодвенадцатиперстную вену. Наши сведения по этому вопросу, частично согласуются с данными П. В. Груздева (1963), согласно которым воротная вена у крупного рогатого скота формируется благодаря слиянию желудочнодвенадцатиперстной вены, желудочноселезеночного ствола и общей брыжеечной вены. Они дополняют сведения П. В. Груздева и В. М. Шпыговой (2005) описавшими, что венозный отток от многокамерного желудка у крупного рогатого скота осуществляется через желудочноселезеночный корень и желудочнодвенадцатиперстную вену, в которую сливаются краниальная поджелудочнодвенадцатиперстная вена и общий корень правой желудочной и правой желудочносальниковой вен.

Наши данные согласуются с результатами исследований П. В. Груздева (1968), который описал коллатерали у правой рубцовой и правой вентральной венечной вен на всем их протяжении.

Увеличение диаметров вен, отводящих кровь от сычуга достоверно изменяется в левой желудочной вене в течение всего исследуемого периода, а в правой желудочной – до трех-пятилетнего возраста.

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

Микроструктура стенки левой желудочной артерии. У телят в возрасте 1 сутки в стенке левой желудочной артерии отчетливо различимы внутренняя, средняя и наружная оболочки: интима, медиа и адвентиция (рисунок 60). Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:19,08:6,89 (таблица 13). Толщина меди больше адвентиции в 2,77 раза (рисунок 61, 62).

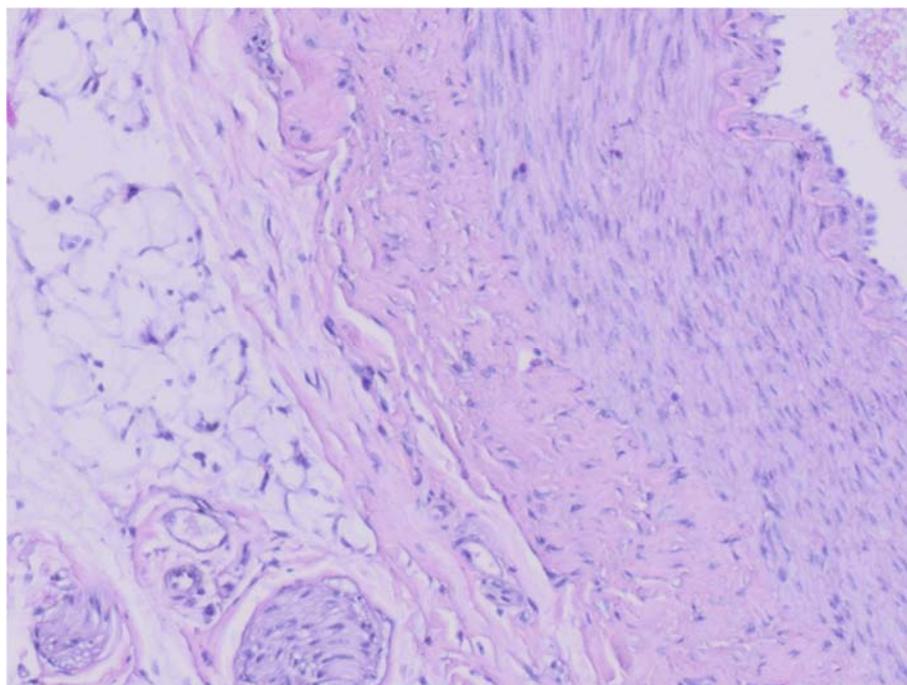


Рисунок 60 – Поперечный срез левой желудочной артерии. Самка, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

Таблица 13 – Динамика толщины стенки левой желудочной артерии крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе (n=70)

Показатели	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина стенки артерии (мкм)	383,32±6,81	445,25±3,58	504,97±5,93	606,77±9,18	814,81±9,68	893,99±8,95	919,57±8,22
%	100	100	100	100	100	100	100
В том числе: интимы, мкм	14,21±0,12	14,75±0,14*	16,67±0,16*	19,58±0,20*	21,49±0,29*	21,76±0,35	22,12±0,41
%	3,70	3,31	3,30	3,22	2,64	2,43	2,41
медии, мкм	271,20±7,19	324,56±3,55*	376,28±5,19*	461,64±7,64*	639,52±9,76*	703,75±7,82*	726,75±7,43*
%	70,75	72,89	74,51	76,08	78,48	78,72	79,03
адвентиции, мкм	97,91±1,79	105,94±2,52*	112,02±3,65*	125,55±3,32*	153,80±2,53*	168,48±2,52*	170,69±3,39
%	25,24	23,79	22,18	20,69	18,87	18,84	18,56

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.



Рисунок 61 – Соотношение толщины оболочек стенки левой желудочной артерии у телят в возрасте 1 сутки.

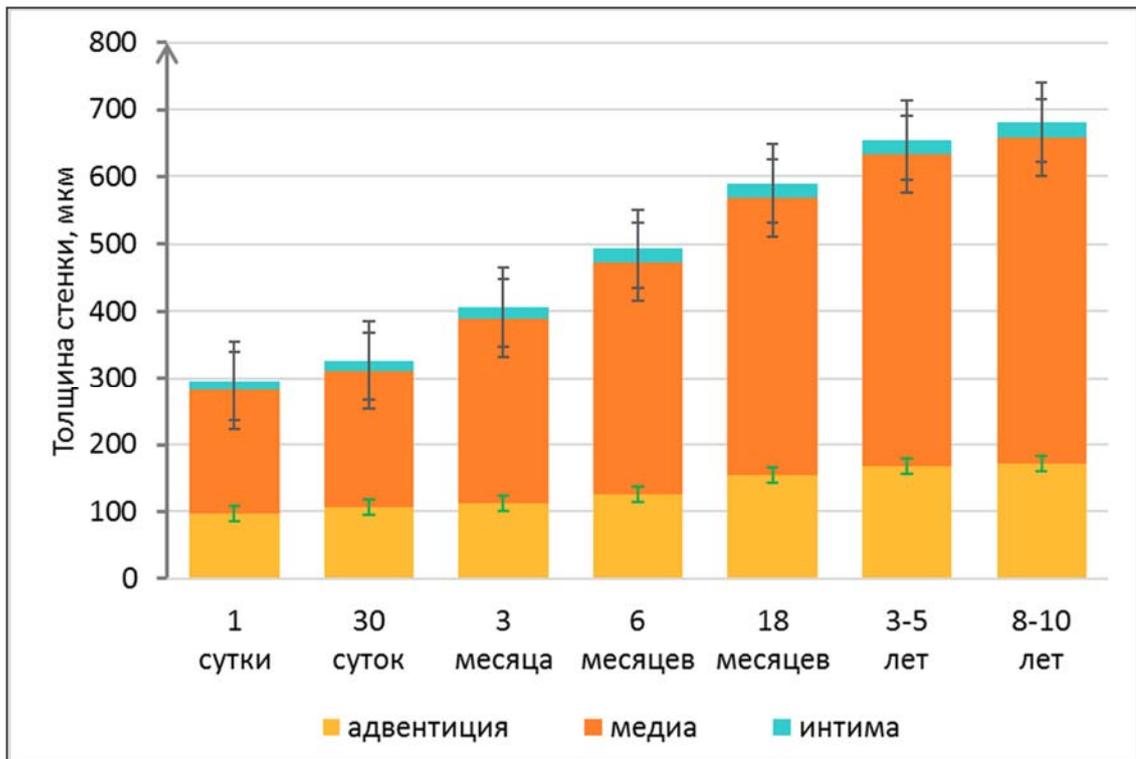


Рисунок 62 – Динамика соотношений толщины оболочек стенки левой желудочной артерии у крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Границы клеток интимы выражены слабо, ядра эндотелиоцитов преимущественно овальной формы. Хроматин их уплотнен, цитоплазма слабо базофильна. Подэндотелиальный слой интимы очень тонкий, и эндотелиоциты как бы лежат на внутренней эластической мембране, толщиной 4-6 мкм, которая отграничивает внутреннюю оболочку от средней. К ней вплотную прилегают единичные миоциты. Как известно, в местах формирования боковых ветвей подинтимально количество миоцитов увеличивается, что выявляется интенсивным оранжевым окрашиванием (рисунок 63).

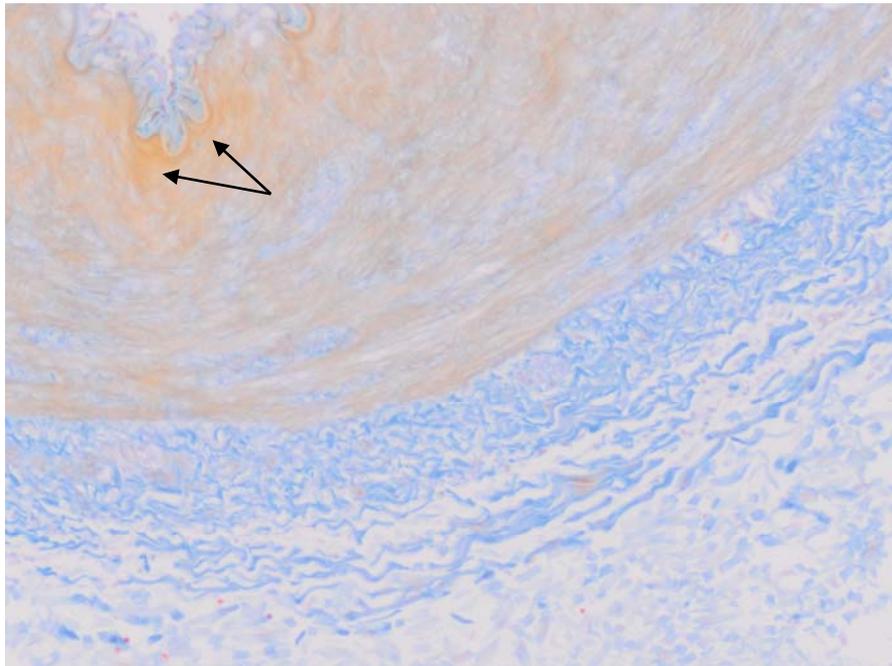


Рисунок 63 – Подинтимальное скопление гладкомышечных клеток в области формирования боковой ветви сосуда. Самка, возраст 1 сутки. Окраска по Маллори. Ув. $\times 100$.

Средняя оболочка (медиа) левой желудочной артерии у новорожденных телят в возрасте 1 сутки самая развитая, основу ее составляет гладкомышечная ткань, клетки которой плотно расположены, поперечно ориентированы относительно продольной оси сосуда и параллельно относительно друг друга, образуя 26-30 слоев. Межклеточные пространства заполнены тонкими прослойками соединительной ткани. Цитоплазма гладкомышечных клеток слабо базофильна, равномерно окрашена, ядра миоцитов ближе к адвентиции преимуще-

ственно палочковидные, ближе к интима преимущественно S-образно извитые. Хроматин ядер мелкогранулярного характера распределения. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов левой желудочной артерии варьирует от 36,06 до 78,34 мкм² (таблица 14).

Таблица 14 – Морфометрические показатели миоцитов меди левой желудочной артерии (n=70), M±m

Возраст животных	Площадь ядра, мкм ²	Площадь цитоплазмы, мкм ²	ЯЦО
1 сутки	64,93±2,25	211,37±8,51	0,32±0,01
30 суток	66,98±2,60	225,03±7,61	0,31±0,02
3 месяца	74,97±2,80	238,41±7,97	0,32±0,02
6 месяцев	92,87±4,96*	339,98±13,96*	0,28±0,01
18 месяцев	103,12±4,74	323,48±13,97	0,33±0,02*
3-5 лет	75,10±3,77*	318,32±14,25	0,25±0,01*
8-10 лет	71,32±4,32	319,03±14,42	0,23±0,01

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

На рисунке 64 прослеживается относительная однородность миоцитов по данному цитометрическому тесту, вариационная кривая имеет плоскую вершину, что свидетельствует о наличии двух модальных классов, близких по значению к средней статистической.

Площадь цитоплазмы варьирует от 96,98 до 278,23 мкм² (рисунок 65). Отмечается значительная разнородность клеток по этому морфометрическому показателю, модальный класс смещен влево относительно среднего статистического значения.

Отношение площади ядер к площади цитоплазмы миоцитов, то есть ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) в этом возрасте высокое. Среднее статистическое значение этого признака находится в границах модального класса (рисунок 66). Индекс Керногана в этой возрастной группе имеет минимальные значения (рисунок 67).

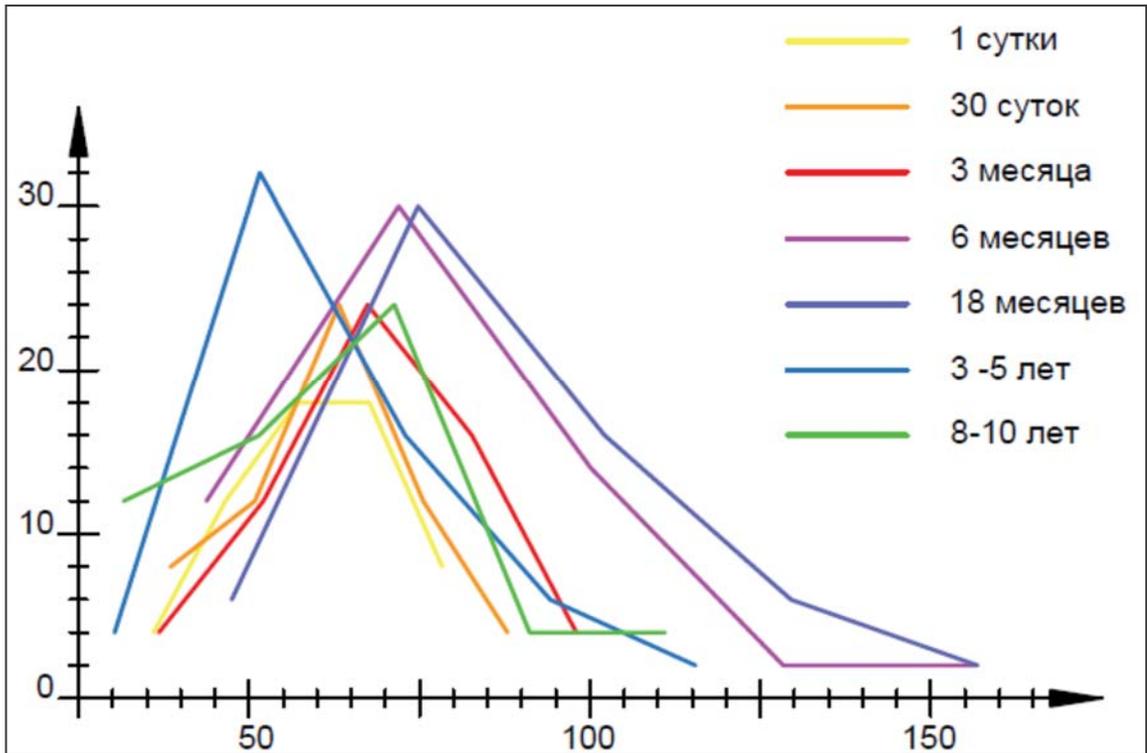


Рисунок 64 – Изменение распределения частот вариационного ряда площадей ядер гладкомышечных клеток меди левой желудочной артерии в постнатальном онтогенезе.

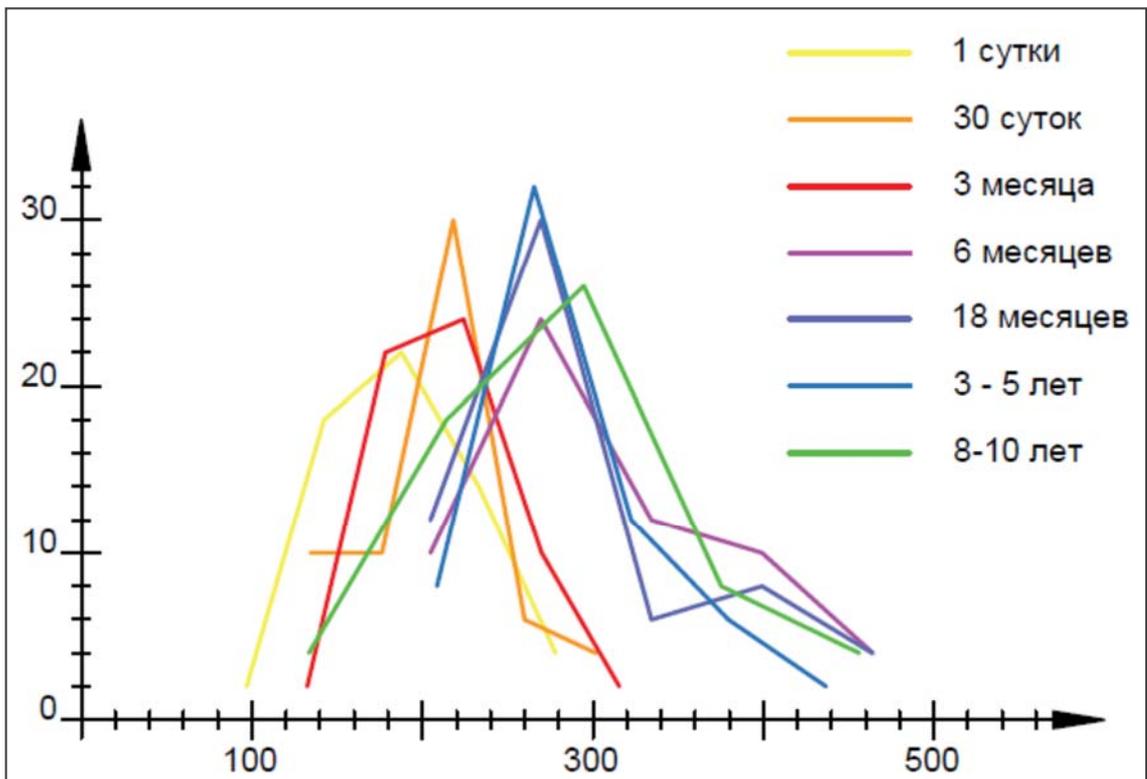


Рисунок 65 – Изменение распределения частот вариационного ряда площадей цитоплазмы гладкомышечных клеток меди левой желудочной артерии в постнатальном онтогенезе.

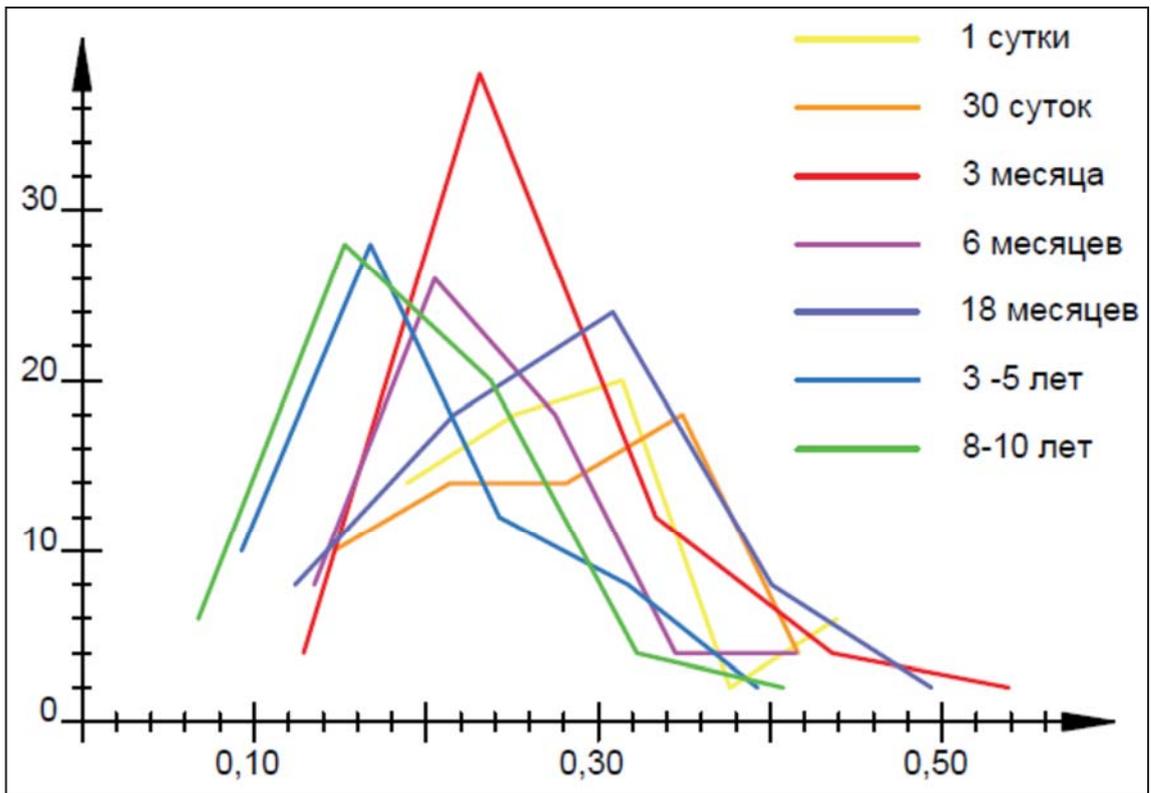


Рисунок 66 – Изменение распределения частот вариационного ряда ЯЦО гладкомышечных клеток меди левой желудочной артерии в постнатальном онтогенезе.

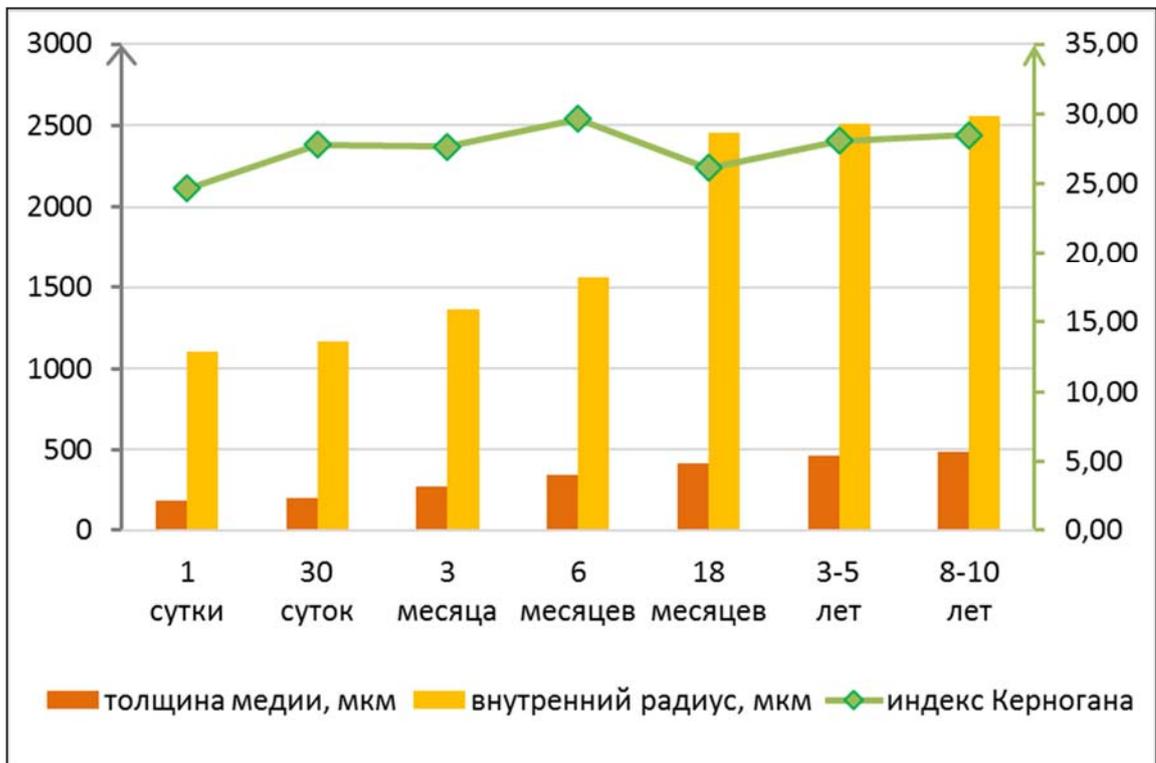


Рисунок 67 – Динамика индекса Керногана левой желудочной артерии в постнатальном онтогенезе.

Адвентиция левой желудочной артерии – это вторая по величине оболочка после меди, ее толщина составляет 25,52% от толщины всей стенки. В ней преобладает межклеточное вещество соединительной ткани с большим количеством в нем пучков коллагеновых и эластических волокон. Эластические волокна многочисленны, они образуют довольно густое переплетение. На границе с медией в адвентиции обнаруживаются продольные пучки гладкомышечных клеток толщиной от 7 до 30 мкм, отделяющиеся от средней оболочки сосуда тонкой прослойкой соединительной ткани. Они обнаруживаются не по всей окружности сосуда, но могут выглядеть в виде тонких, длинных полосок или в виде значительных округлых тяжей диаметром до 40 мкм (рисунок 68).



Рисунок 68 – α -SMA⁺ клетки в меди и адвентиции левой желудочной артерии. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета.
Ув. $\times 80$.

Округлые тяжи гладкомышечных клеток, продольно ориентированных часто переходят в среднюю оболочку. Можно предположить, что это медиа делает выступы из пучков продольных волокон в адвентицию. Между прослойками соединительной ткани располагаются многочисленные соедини-

тельнотканые клетки типа фибробластов и отдельных гистиоцитов. Адвентиция, снаружи постепенно разрыхляясь, переходит без резкой границы в околососудистую соединительную ткань. В этих участках проходят многочисленные нервы, а также артериальные и венозные сосуды малого калибра, образуя, так называемые, нервно-сосудистые ложа. В адвентиции левой желудочной артерии встречаются *vasa vasorum*.

В тридцатисуточном возрасте соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:22,01:7,18. Толщина интимы достоверно увеличилась на 3,80%, в основном за счет утолщения внутренней эластической мембраны, которая хорошо выражена, местами расщеплена (рисунок 69).

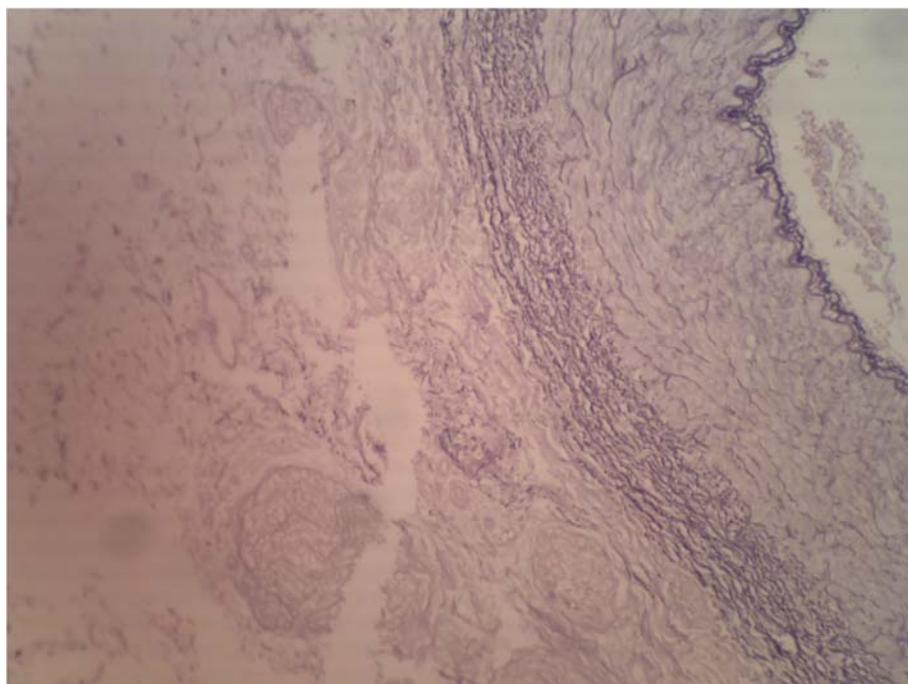


Рисунок 69 – Фрагмент расщепленной внутренней эластической мембраны, хорошо выраженные тяжи эластических волокон в меди левой желудочной артерии. Самка, возраст 30 суток. Окраска по Вейгерту. Ув. $\times 80$.

Толщина меди больше адвентиции в 3,06 раза. Увеличивается количество слоев клеток меди до 33-36, а также количество клеток с извитыми ядрами. Площадь ядер миоцитов варьирует от 44,60 до 94,11 μm^2 . Кривая вариационного ряда по этому морфометрическому параметру имеет одну вершину,

совпадающую со средним статистическим значением признака. Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 155,40 до 305,30 мкм². Отмечается смещение модального класса влево от среднего статистического значения.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этом возрасте достоверно не изменяется, его значения варьируют от 0,15 до 0,42. Среднее статистическое значение этого признака находится в границах модального класса. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно не увеличивается.

Адвентиция в первый месяц жизни достоверно увеличилась в толщину на 8,20%.

К трехмесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:22,57:6,72. Толщина интимы достоверно увеличилась на 13,01%. Толщина меди больше адвентиции в 3,36 раза. Из морфологических характеристик увеличивается количество слоев клеток до 38-42, а также возрастает количество клеток с извитыми ядрами. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 44,40 до 104,60 мкм². Среднее статистическое значение по этому морфометрическому параметру находится в границах модального класса.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 155,40 до 338,40 мкм². Вариационная кривая имеет уплощенную вершину, так как модальный класс, границы которого близки к среднестатистическим значениям.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этом возрасте достоверно не изменяется, его значения варьируют от 0,15 до 0,42. Класс, границы которого близки к среднестатистическим значениям, смещен вправо относительно модального класса. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно увеличивается.

Адвентиция с тридцати суток до трех месяцев достоверно увеличивается в толщину на 5,74%.

У шестимесячных животных соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:23,58:6,40. Толщина интимы достоверно увеличилась на 17,46%, за счет утолщения внутренней эластической мембраны. Толщина меди больше адвентиции в 3,68 раза. Из морфологических характеристик увеличивается количество слоев клеток до 46-48, а также количество клеток с извитыми ядрами. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 57,87 до 170,61 мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно увеличивается. Границы класса близкие к среднестатистическим значениям, располагаются справа от модального класса.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 237,18 до 496,53 мкм² и достоверно увеличивается по отношению к предыдущей возрастной группе. Модальный класс смещен влево. На класс, границы которого близки к среднестатистическим значениям, приходится 20% вариант.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этом возрасте достоверно не изменяется, его значения варьируют от 0,20 до 0,45. Модальный класс смещен влево. На класс, границы которого близки к среднестатистическим значениям, приходится 30% вариант. Индекс Керногана достоверно увеличивается.

Адвентиция в этом возрасте достоверно увеличилась в толщину на 12,08%.

В восемнадцатимесячном возрасте соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:29,76:7,16. Толщина интимы достоверно увеличилась на 9,75 %, и в абсолютном выражении колеблется от 8 до 14 мкм. Толщина меди больше адвентиции в 4,16 раза. Цитоплазма гладкомышечных клеток меди слабо эозинофильна, в околоядерной зоне просветлена (рисунок 70). Мышечная ткань средней оболочки пронизана большим количеством тонких пучков коллагеновых и эластических волокон (рисунок 71, 72). Увеличивается количество слоев клеток до 50-56, а также количество клеток с извитыми ядрами. Площадь ядер миоцитов варьирует от 64,97 до 170,62 мкм².

Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно не изменяется.

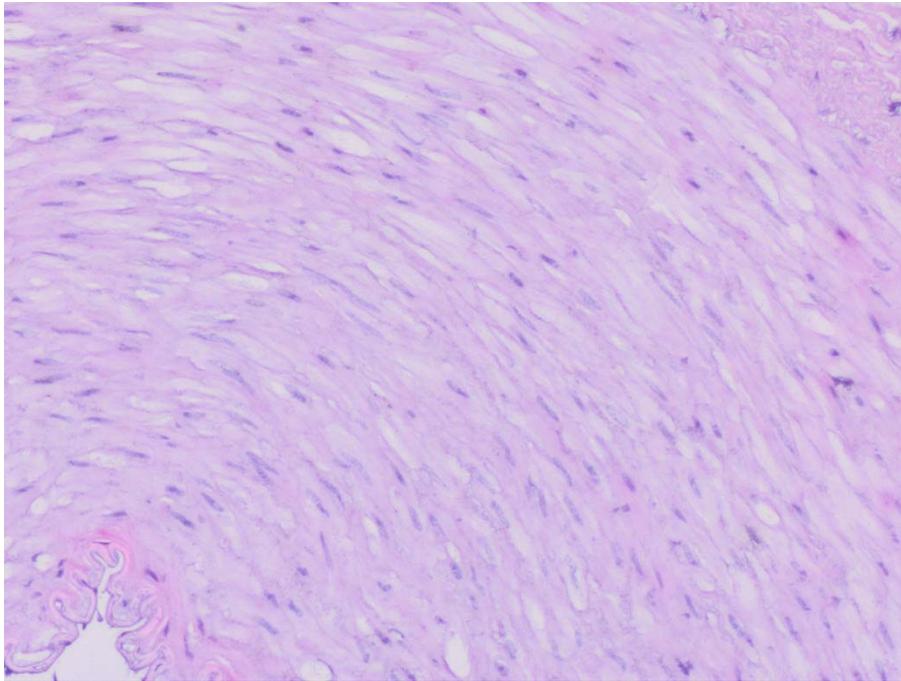


Рисунок 70 – Поперечный срез левой желудочной артерии. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

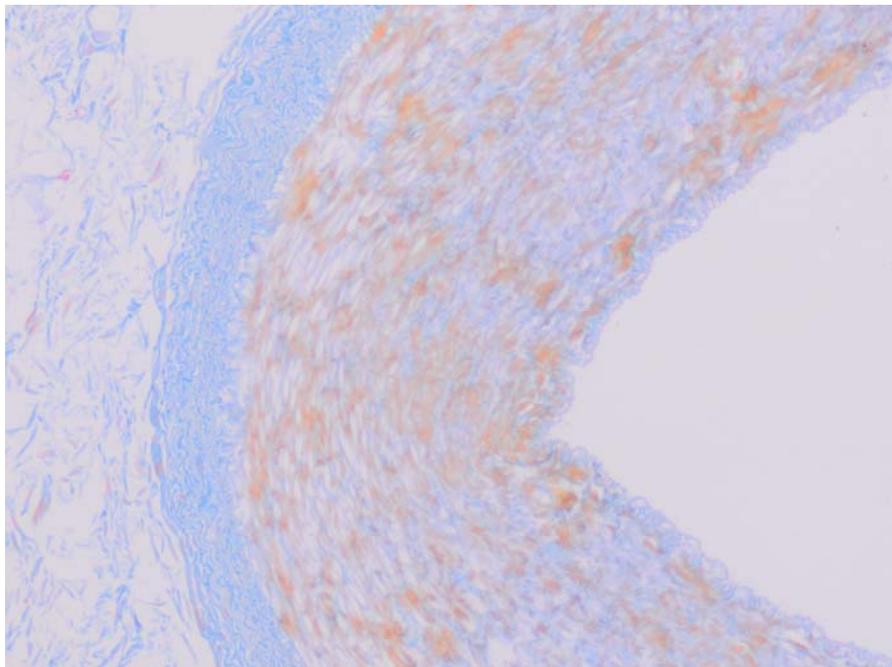


Рисунок 71 – Коллагеновые волокна в стенке левой желудочной артерии. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска по Маллори. Ув. $\times 40$.

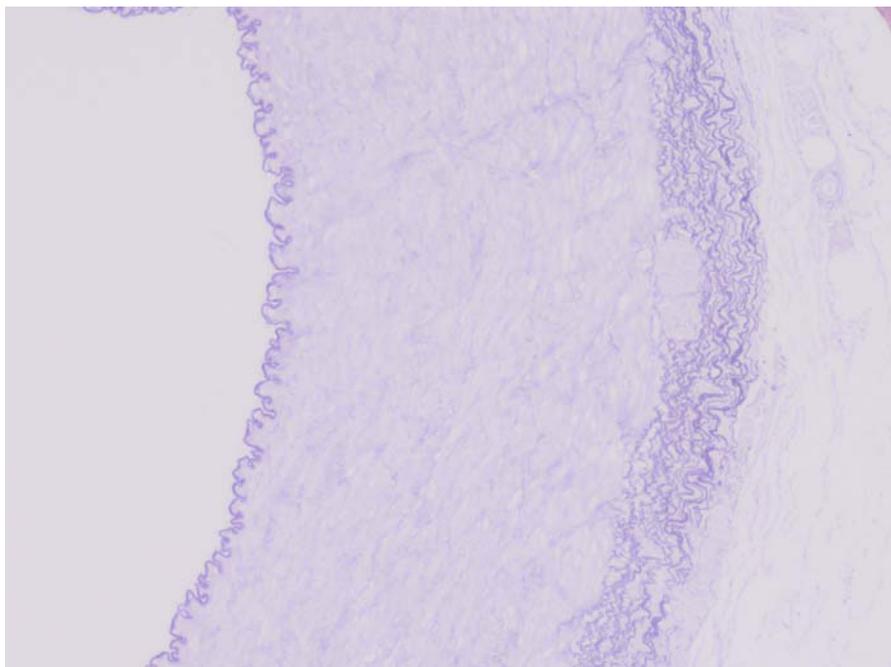


Рисунок 72 – Эластические волокна в стенке левой желудочной артерии. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска по Вейгерту. Ув. $\times 40$.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток медики варьирует в широких пределах от 237,26 до 496,61 $\mu\text{м}^2$ и достоверно не увеличивается по отношению к предыдущей возрастной группе. На модальный класс приходится 50% вариант, в его границах значения близки к среднестатистическим.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этом возрасте достоверно изменяется, его значения варьирует от 0,20 до 0,54. Среднестатистическое значение этого признака находится в границах модального класса, на который приходится 40% вариант. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно уменьшается.

Адвентиция достоверно увеличилась в толщину на 22,50%, хорошо просматриваются впячивания в неё продольных слоев медики на глубину от 80 до 150 $\mu\text{м}$.

У коров в возрасте трех-пяти лет соотношение толщины интимы, медики и адвентиции составляет 1:32,34:7,74. Толщина интимы достоверно не изменилась. Толщина медики больше адвентиции в 4,18 раза. В медики преобладают миоциты с длинными тонкими ядрами веретеновидной формы, цитоплазма их

эозинофильна. Количество слоев клеток увеличивается до 50-60, а также количество клеток с извитыми ядрами. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 40,94 до 126,09 мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно уменьшается. Вершина модального класса, на который приходится 53,3% вариант смешена в крайнее левое положение относительно средней статистической.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 174,01 до 496,33 мкм² и достоверно не изменяется по отношению к предыдущей возрастной группе. Модальный класс смещен влево, на него приходится 53,3% вариант.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этой возрастной группе достоверно уменьшается, его значения варьируют от 0,13 до 0,43. Модальный класс смещен значительно влево относительно среднестатистического значения признака, на него приходится 46,7% вариант. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно увеличивается.

Адвентиция достоверно увеличилась в толщину на 9,55%.

У коров в возрасте 8-10 лет соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:32,85:7,72. Толщина интимы достоверно не увеличилась. Толщина меди больше адвентиции в 4,26 раза (рисунок 73). В меди преобладают миоциты с тонкими длинными ядрами, хроматин которых уплотнен, цитоплазма их высокоэозинофильна (рисунок 74). Слоев гладкомышечных клеток насчитывается от 50 до 60. Многочисленные коллагеновые волокна хорошо просматриваются в межмиоцитарных пространствах (рисунок 75).

Площадь ядер миоцитов варьирует от 41,54 до 120,94 мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно не изменяется. Среднестатистическое значение признака находится в пределах границ модального класса, на который приходится 40,00% вариант и 46,67% вариант распределяются в границах класса, расположенных слева от модального, что свидетельствует о преобладании клеток с малой площадью ядер.

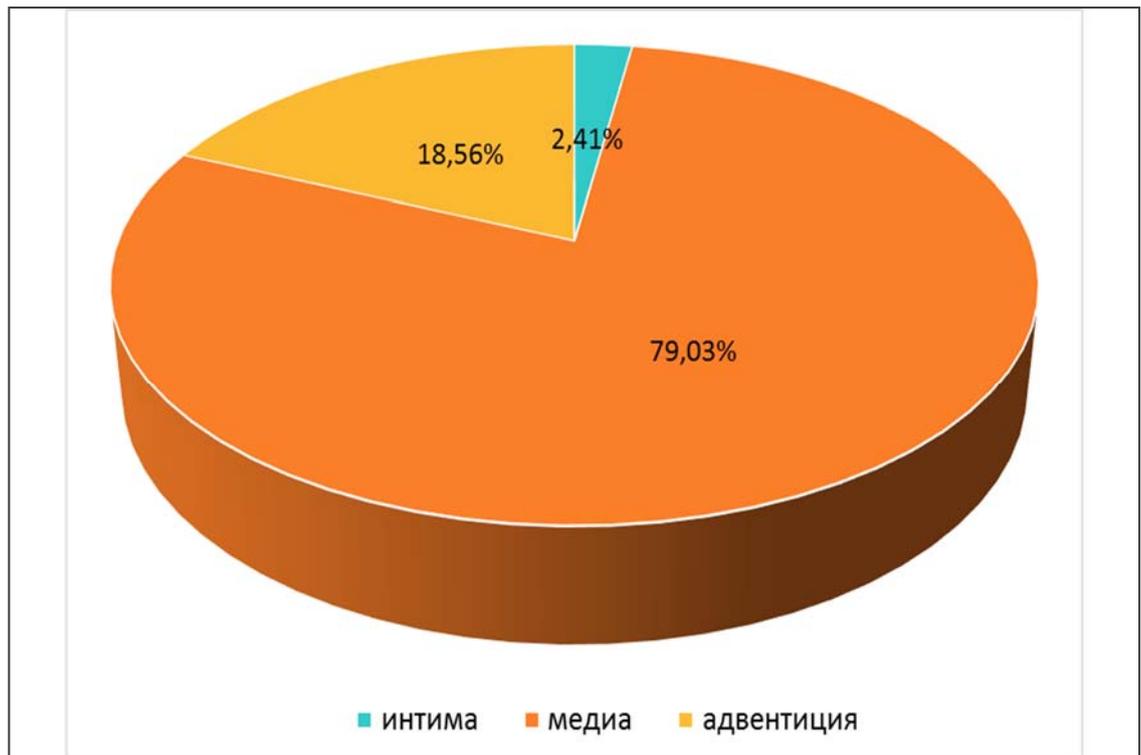


Рисунок 73 – Соотношение толщины оболочек стенки левой желудочной артерии в возрасте 8 лет.

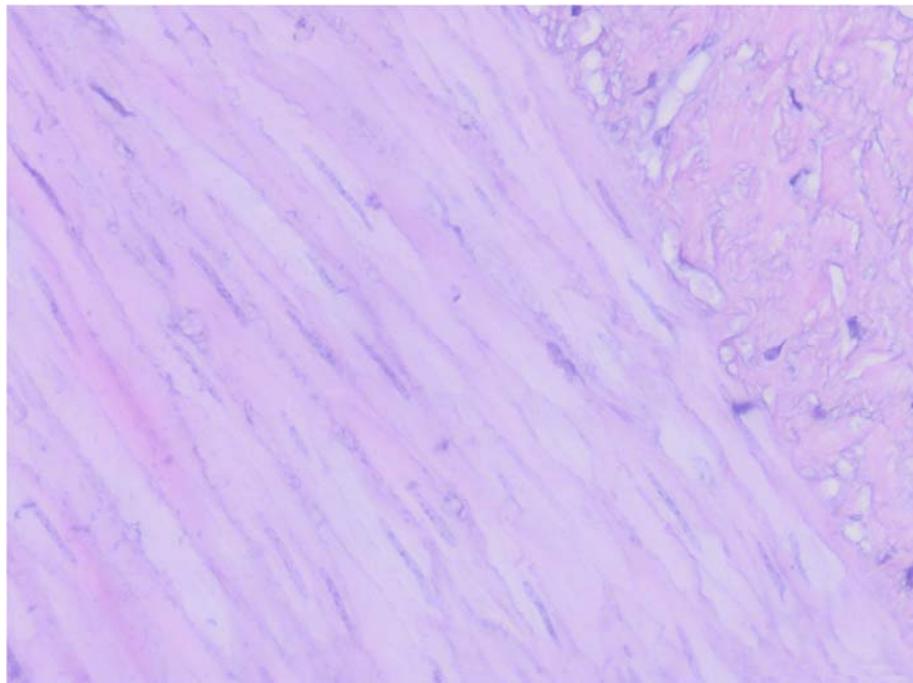


Рисунок 74 – Поперечный срез левой желудочной артерии. Самка, возраст 8 лет. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 200$.

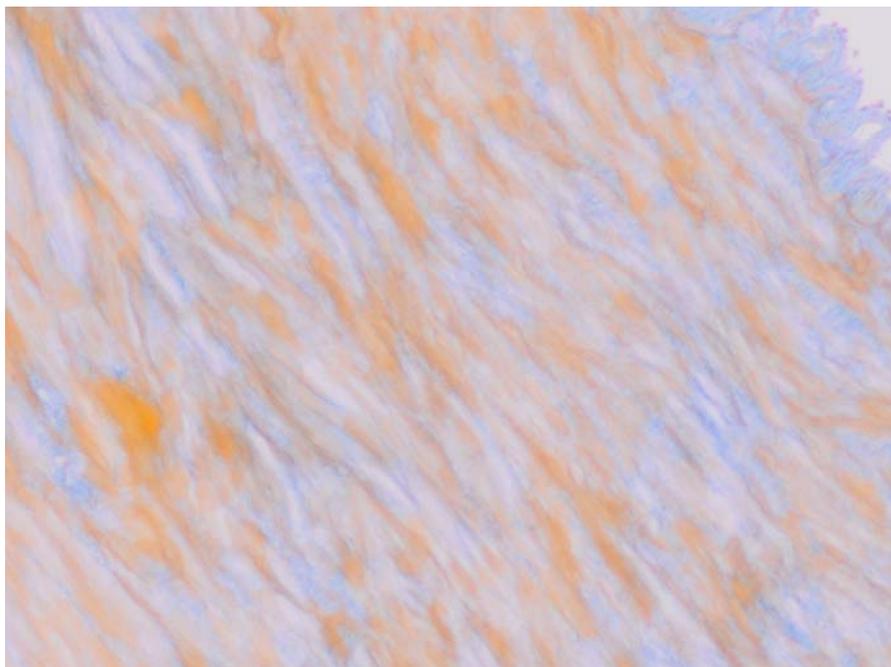


Рисунок 75 – Коллагеновые волокна в стенке левой желудочной артерии. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Маллори. Ув. $\times 100$.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток медики варьирует в широких пределах от 182,01 до 502,17 μm^2 и достоверно не изменяется по отношению к предыдущей возрастной группе. Среднестатистические значения исследуемого параметра находятся в границах модального класса.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этом возрасте достоверно не изменяется, его значения варьируют от 0,12 до 0,45. Вершина кривой модального класса смещена в левое положение по отношению к среднестатистическому значению параметра, что свидетельствует о преобладании клеток с небольшим количеством ядерного вещества на единицу цитоплазмы. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно увеличивается.

Адвентиция достоверно не изменилась по отношению к предыдущей возрастной группе.

Таким образом, левая желудочная артерия относится к сосудам мышечного типа. Толщина её стенки за исследуемый период увеличивается в 2,17 раза, причем толщина интмы увеличивается в 1,56 раза, медики – в 2,66 раза, адвентиции – в 1,32 раза.

Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции у новорожденных телят составляет 1:12,92:6,66, медиа больше адвентиции в 1,94 раза; соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет у коров 8-10 лет – 1:22,05:5,63, медиа больше адвентиции в 3,9 раза.

Микроструктура стенки правой рубцовой артерии. У телят в возрасте 1 сутки в стенке правой рубцовой артерии соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:15,34:5,60 (рисунок 76, таблица 15). Толщина меди больше адвентиции в 2,74 раза (рисунок 77).

Внутренняя оболочка – интима – четко просматривается, границы эндотелиоцитов сглажены, подэндотелиальный слой истончен, внутренняя эластическая мембрана очень тонкая, слабо извилистая, толщиной 3-5 мкм.

Средняя оболочка – медиа представлена 15-20 слоями плотно расположенных гладкомышечных клеток, преимущественно циркулярно ориентированных.

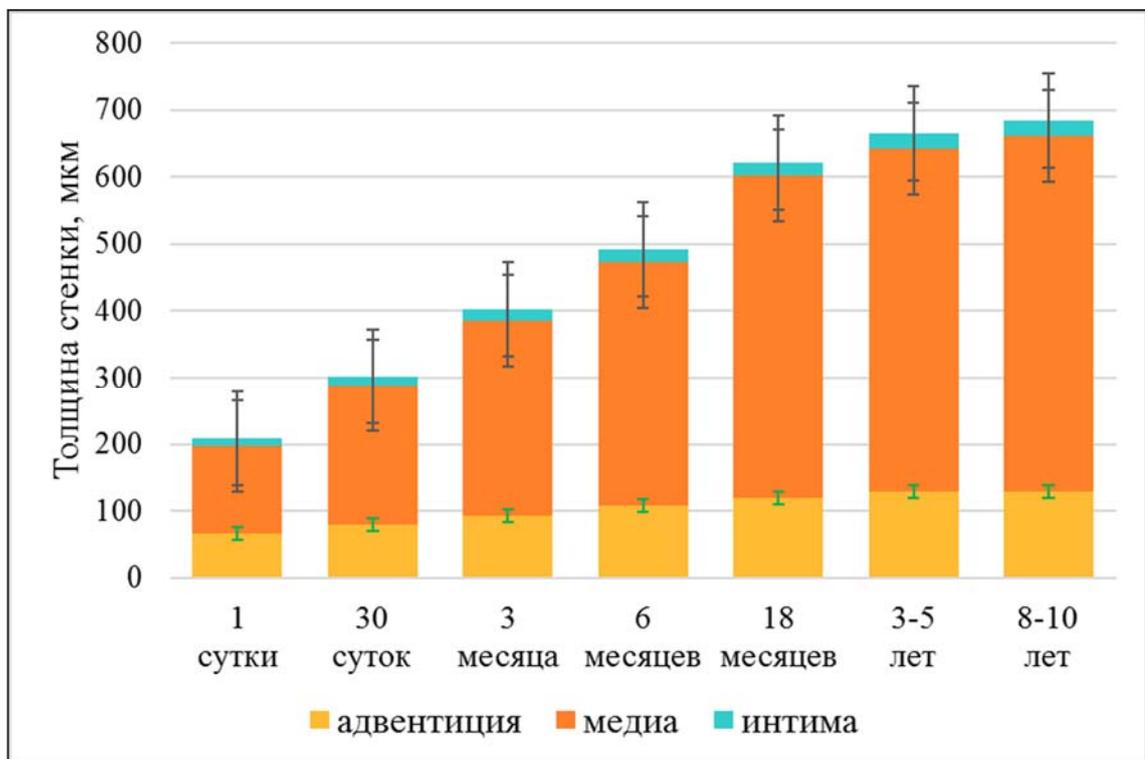


Рисунок 76 – Динамика соотношений толщины оболочек стенки правой рубцовой артерии у крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Таблица 15 – Динамика толщины стенки правой рубцовой артерии желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе (n=70)

Показатели	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина стенки артерии, мкм	259,62±5,34	359,75±4,06*	429,01±3,96*	620,00±3,70*	828,27±8,02*	920,64±7,23*	936,73±9,49*
%	100	100	100	100	100	100	100
В том числе: интимы, мкм	11,83±0,12	12,63±0,13*	16,70±0,15*	18,59±0,16*	20,63±0,33*	22,14±0,32*	23,57±0,27*
%	5,67	4,19	4,14	3,78	3,31	3,33	3,44
медии, мкм	181,53±4,24	268,03±4,41*	319,85±3,84*	493,84±3,66*	682,57±9,38*	760,93±9,07*	772,02±9,78*
%	69,92	74,50	74,44	79,65	82,41	82,65	82,41
адвентиции, мкм	66,25±2,18	79,09±0,69*	93,09±1,08*	107,57±0,23*	119,33±1,94*	128,24±1,71*	129,13±1,16
%	25,52	21,98	21,67	17,35	15,10	14,04	15,07

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p <0,05

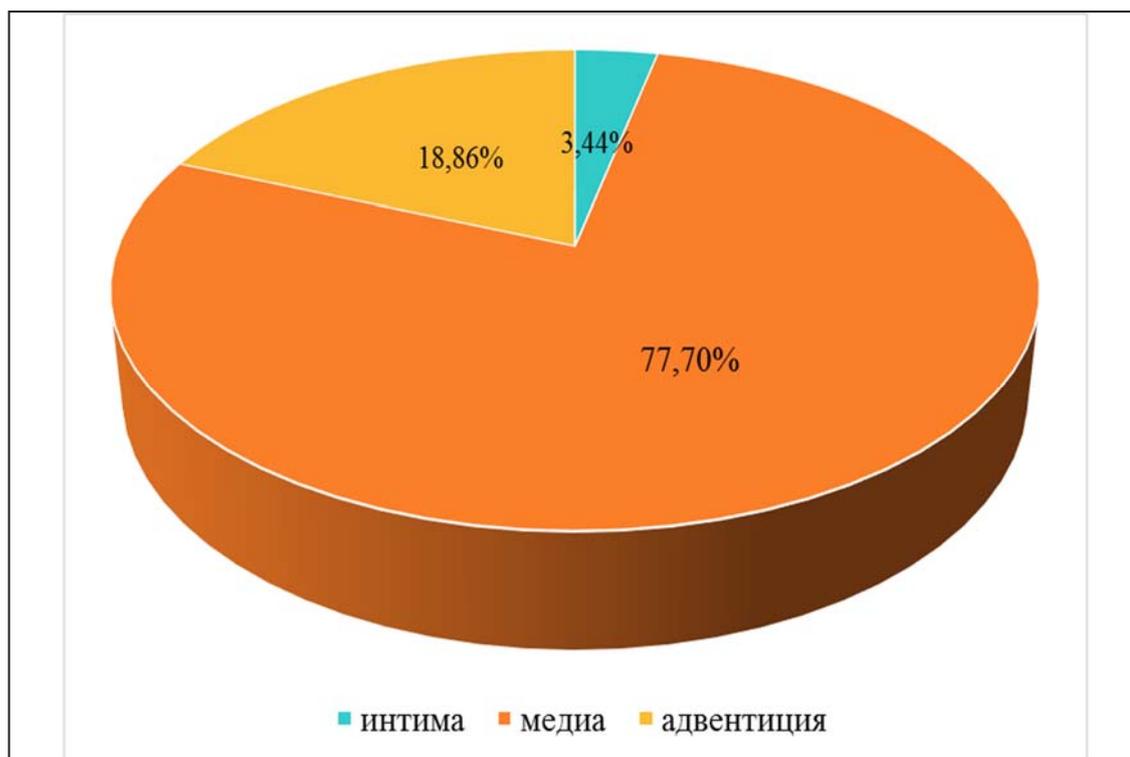


Рисунок 77 – Соотношение толщины оболочек стенки правой рубцовой артерии у телят в возрасте 1 сутки.

По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов колеблется от 29,41 до 76,52 мкм² (рисунок 78). Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 43,3% вариант (таблица 16).

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток медики варьирует в широких пределах от 248,41 до 438,42 мкм². Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 46,7% вариант (рисунок 79).

В этой возрастной группе на единицу цитоплазмы приходится наименьшее количество ядерного вещества. Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения колеблется от 0,11 до 0,23. Частотный ряд распределен равномерно по обе стороны от среднего значения, отмечается два модальных класса. Это свидетельствует об имеющейся морфометрической неоднородности миоцитов (рисунок 80).

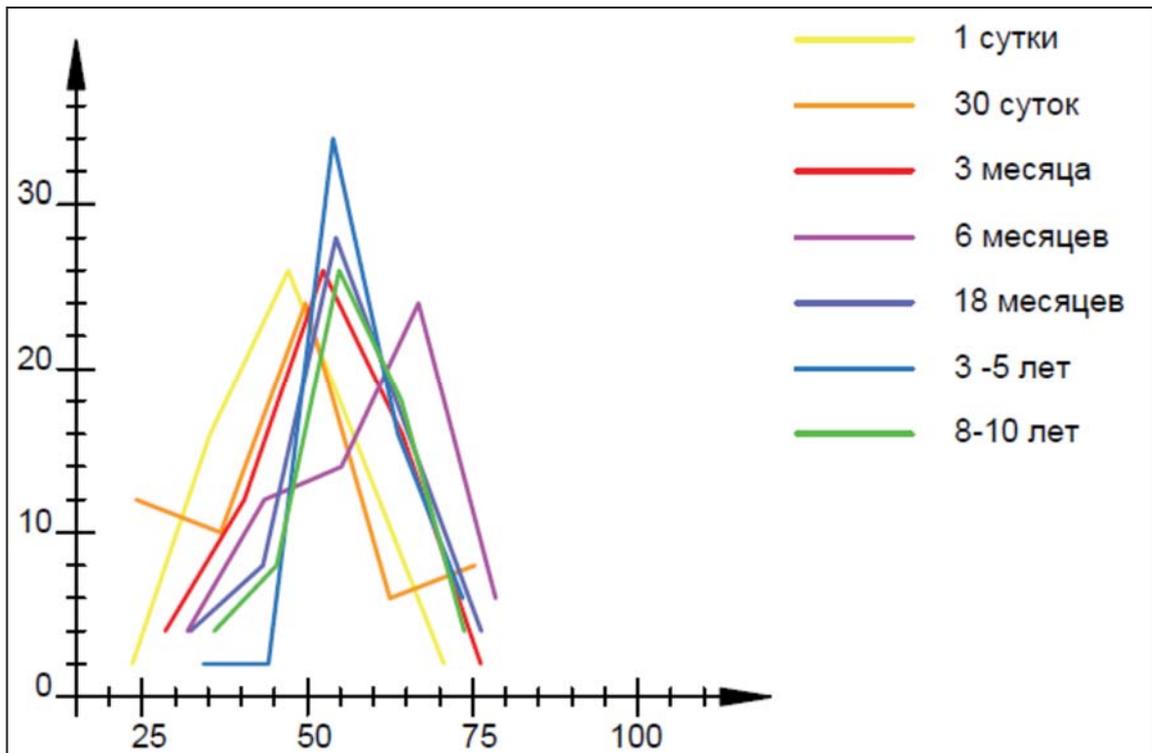


Рисунок 78 – Динамика распределения частот вариационного ряда площадей ядер гладкомышечных клеток меди правой рубцовой артерии в постнатальном онтогенезе.

Таблица 16 – Морфометрические показатели миоцитов меди правой рубцовой артерии в постнатальном онтогенезе (n=70), M±m

Возраст животных	Площадь ядра, мкм ²	Площадь цитоплазмы, мкм ²	ЯЦО
1 сутки	52,87±2,08	336,06±9,64	0,16±0,007
30 суток	54,31±4,49	349,07±12,00	0,16±0,008
3 месяца	58,88±2,50*	356,84±11,58	0,17±0,007
6 месяцев	62,39±3,15	398,79±8,37*	0,16±0,007
18 месяцев	62,37±2,01	380,03±8,45	0,17±0,006
3-5 лет	61,23±1,81	367,42±6,28	0,17±0,005
8-10 лет	61,11±1,70	313,05±10,07*	0,20±0,009*

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

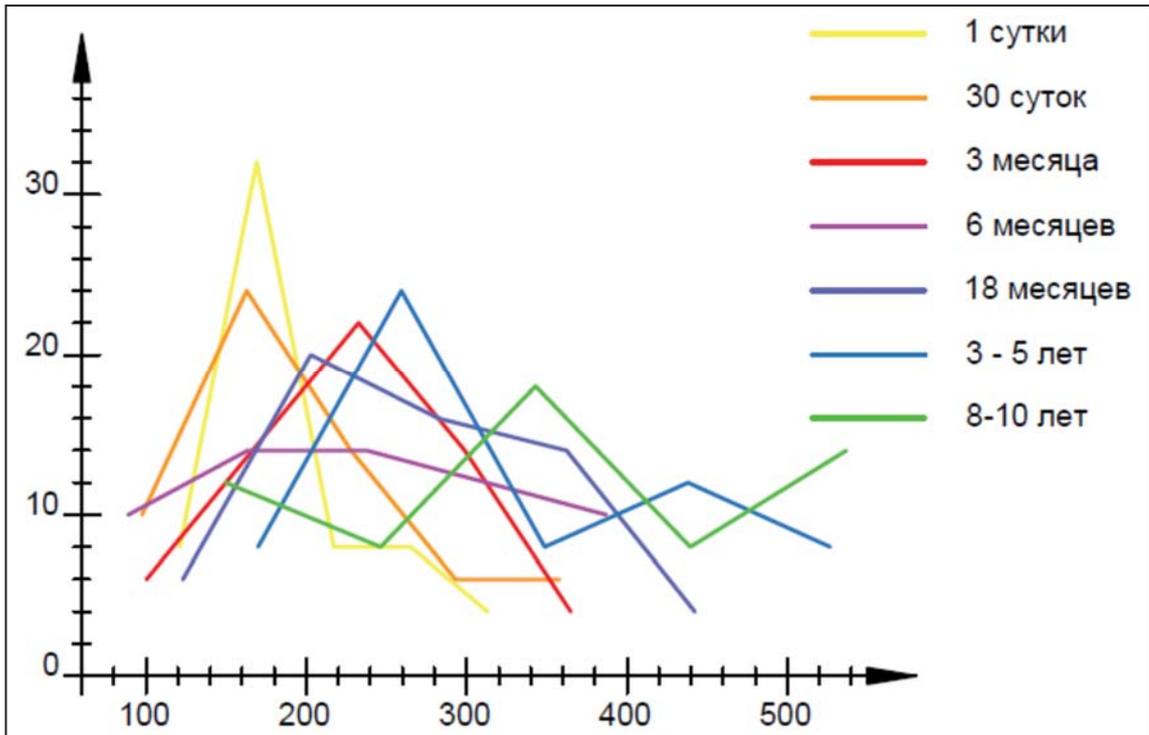


Рисунок 79 – Динамика распределения частот вариационного ряда площадей цитоплазмы гладкомышечных клеток меди правой рубцовой артерии в постнатальном онтогенезе.

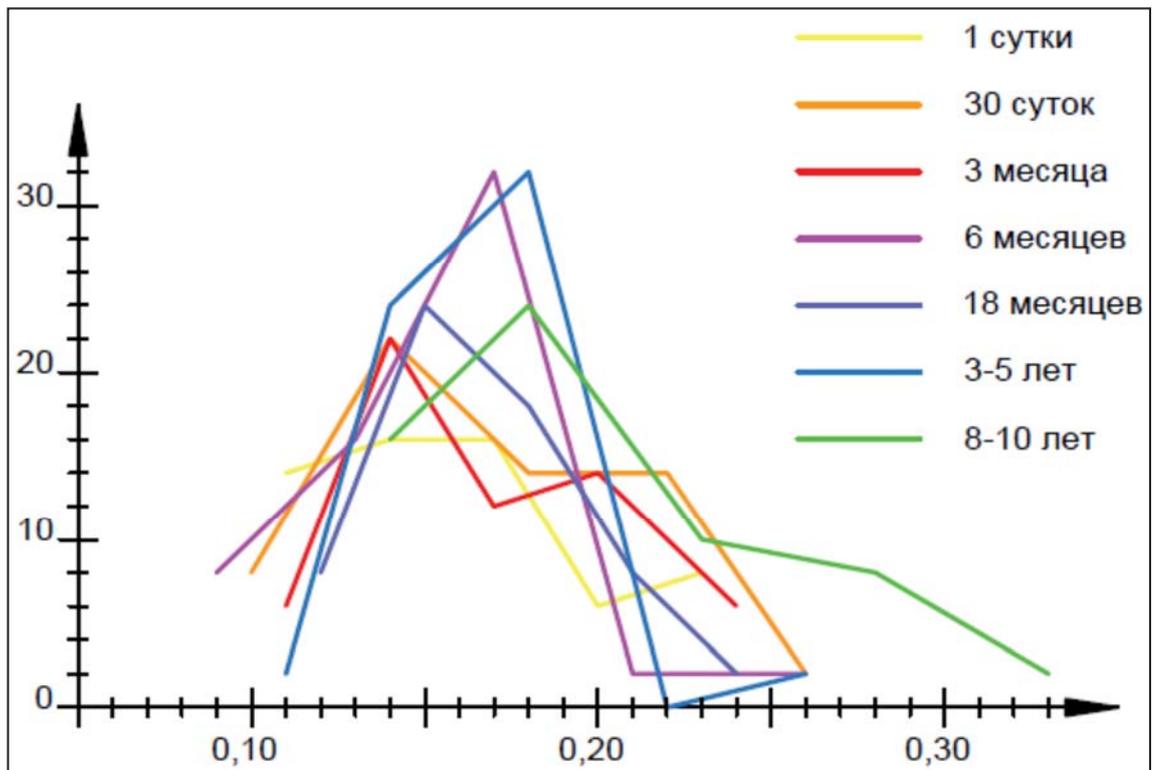


Рисунок 80 – Динамика распределения частот вариационного ряда ядерно-цитоплазматического отношения гладкомышечных клеток меди правой рубцовой артерии в постнатальном онтогенезе.

Адвентиция составляет 25,52% от толщины стенки, в ней просматриваются многочисленные коллагеновые и эластические волокна, а также *vasa vasorum*.

К 30 суточному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:21,22:6,26. Толщина интимы достоверно изменилась на 6,76%. Толщина меди больше адвентиции в 3,34 раза. Количество гладкомышечных клеток увеличивается до 17-22 слоев, расположенных уплотненно. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 30,52 до 81,75 мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно не изменяется и находится в границах модального класса, на который приходится 40,0% вариант.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах 243,22 до 487,12 мкм², достоверно не изменяется по отношению к предыдущей возрастной группе. На модальный класс приходится 30,3% вариант с морфометрическими параметрами близкими по значению к среднестатистическому.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьирует от 0,11 до 0,26, однако мода совпадает со среднестатистическим значением. Несмотря на то, что в течение первого месяца жизни исследуемые морфометрические показатели достоверно не увеличиваются, меняется характер распределения величин внутри вариационного ряда. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно не изменяется (рисунок 81).

Адвентиция достоверно увеличилась на 19,38%, но ее доля в толщине стенки стала меньше на 3,54% за счет значительного утолщения средней оболочки.

К трехмесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:19,15:5,57. Толщина интимы достоверно изменилась на 32,22%. Толщина меди больше адвентиции в 3,44 раза. Количество слоев гладкомышечных составляет 36-40.

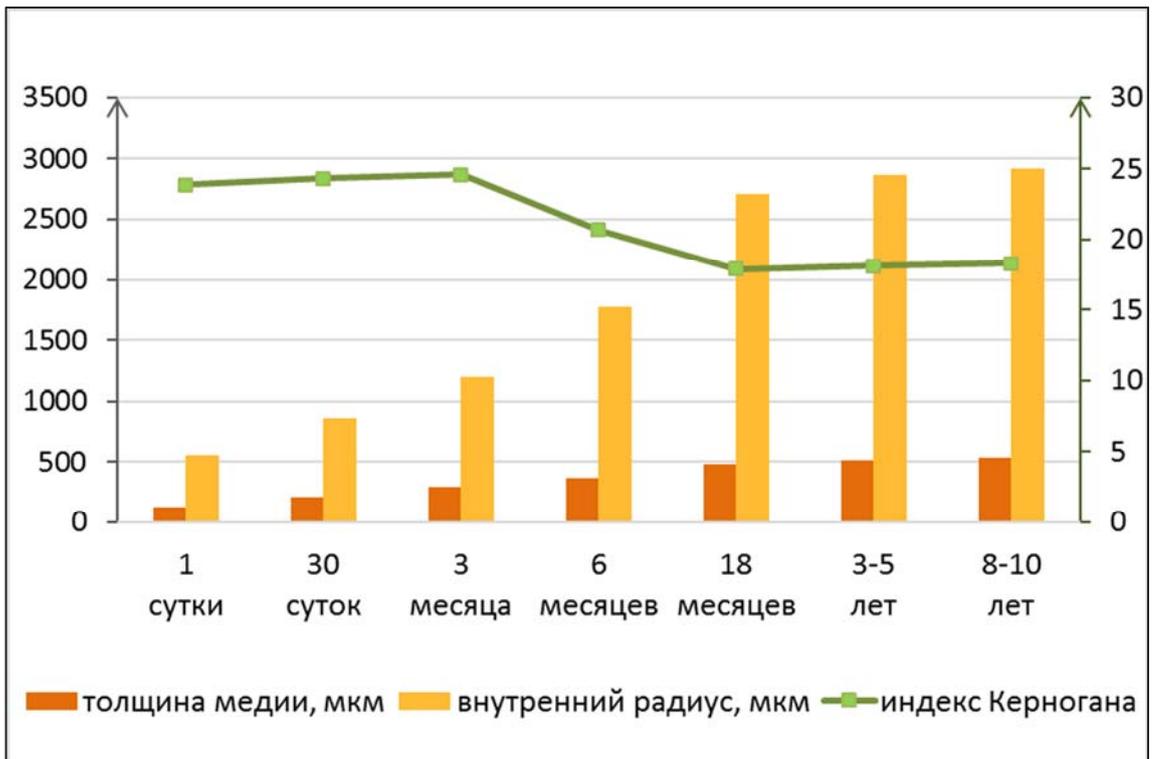


Рисунок 81 – Динамика индекса Керногана правой рубцовой артерии в постнатальном онтогенезе.

Достоверное увеличение морфометрических параметров в этой возрастной группе отмечается только по площади ядер. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 34,56 до 82,22 мкм². В границах модального класса расположены варианты, близкие к среднестатистическому значению этого морфометрического параметра и составляющие 43,3% от общего числа.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 233,12 до 457,41 мкм². Среднестатистическое значение находится левее минимальной границы модального класса.

Значения ядерно-цитоплазматического отношения колеблются от 0,11 до 0,24, и в этом возрасте достоверно не изменяется. Несмотря на то, что модальный класс смещен влево от среднестатистического значения, однако 46,6% гладкомышечных клеток имеют ядерно-цитоплазматическое отношение выше среднестатистического значения. Индекс Керноган достоверно не изменяется.

Адвентиция достоверно увеличилась на 17,70%, но ее доля в толщине стенки имеет тенденцию к уменьшению за счет значительного утолщения средней оболочки.

К шестимесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:26,56:5,79. Толщина интимы достоверно увеличилась на 11,32%. Толщина меди больше адвентиции в 4,60 раза, в ней обнаруживается большое количество тонких эластических и коллагеновых волокон.

Количество слоев гладкомышечных клеток в меди увеличивается до 36-42. Ядра клеток эухроматичны, цитоплазма слабо базофильна. Площадь ядер варьирует от 47,63 до 84,32 мкм². Модальный класс располагается правее от среднестатистического значения признака, на него приходится 40,0% вариант.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди колеблется в пределах от 316,11 до 468,27 мкм². Отмечается достоверное увеличение площади цитоплазмы клеток, на вариационной кривой прослеживается двуимодальность с тенденцией к выраженным правому (максимальному) и левому (минимальному) смещениям от средней статистической, на которую приходится минимальное число частот, что свидетельствует о высокой морфологической разнородности миоцитов этом возрастном периоде.

Минимальное значение ядерно-цитоплазматического отношения смещается влево и границы вариационного ряда находятся в пределах от 0,09 до 0,26. Границы класса со значениями, близкими среднестатистическим, находятся правее модального класса, на который приходится 53,3% вариант. Индекс Керногана достоверно снижается на 16,0%.

Адвентиция достоверно увеличилась на 15,55%, но ее доля в толщине стенки стала продолжает иметь тенденцию к уменьшению за счет значительного утолщения средней оболочки. На границе со средней оболочкой сформировались достаточно мощные пучки продольно ориентированных мышечных

волокон, которые либо вдаются в адвентицию, либо четко отграничены соединительной тканью и расположены на границе с медией. Продольный слой не является сплошным.

К восемнадцатимесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:33,08:5,78. Толщина интимы достоверно увеличилась на 11,0%. Толщина меди больше адвентиции в 5,72 раза. Средняя оболочка образована 52-58 слоями гладкомышечных клеток с эозинофильной цитоплазмой и гетерохроматичными длинными ядрами.

Площадь ядер варьирует от 37,81 до 81,77 мкм², среднестатистическое значение этого морфометрического параметра достоверно не изменяется и находится в границах модального класса, на который приходится 46,7% вариант.

Площадь цитоплазмы миоцитов варьирует от 310,41 до 454,23 мкм². Среднестатистическое значение этого параметра находится в пределах границ модального класса. В межмиоцитарных пространствах отмечается большое количество эластических волокон.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьируют от 0,11 до 0,24, модальный класс смещен влево от среднестатистического значения. Индекс Керногана достоверно снижается на 13,4%.

Адвентиция достоверно увеличилась на 10,93%, но ее доля в толщине стенки продолжает снижаться, строение адвентиции такое же, как и в предыдущей возрастной группе.

У коров в возрасте трех-пяти лет соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:34,37:5,79. Толщина интимы достоверно увеличилась на 5,10%. Толщина меди больше адвентиции в 5,93 раза. В меди преобладают миоциты с длинными тонкими ядрами веретеновидной формы, цитоплазма их эозинофильна. Количество слоев клеток увеличивается до 55-60.

По цитометрическим данным площади ядер миоцитов варьируют от 52,34 до 78,36 мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно не изменяется, варианты близкие к нему по морфометрическим значениям находятся в границах модального класса, на который приходится 56,7% вариант.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах 258,31 до 408,12 мкм² и достоверно не изменяется по отношению к предыдущей возрастной группе. Вариационная кривая смещена влево относительно предыдущей возрастной группы. Среднестатистическое значение находится в пределах границ модального класса, на который приходится 56,7% вариант, что свидетельствует о морфометрической однородности миоцитов меди в этот возрастной период.

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этой возрастной группе достоверно не изменяется, его значения варьируют от 0,11 до 0,25. Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на него приходится 53,33% вариант. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно не изменяется.

Адвентиция достоверно увеличилась на 7,47%, но ее доля в толщине стенки продолжает снижаться. Постепенно разрыхляясь, она переходит в паравазальную соединительную ткань, в которой проходят многочисленные коллатерали сосудов и нервные пучки. По краю адвентиции встречаются многочисленные *vasa vasorum*.

К 8-10 летнему возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:32,75:5,48. Толщина интимы достоверно увеличилась на 6,46%. Толщина меди больше адвентиции в 5,98 раза (рисунок 82).

Толщина меди достоверно не изменяется, в ней насчитывается 55-60 слоев гладкомышечных клеток, но отмечается усиление эозинофилии цитоплазмы миоцитов, неравномерная окрашиваемость ее в околядерной зоне, увеличивается количество коллагеновых и эластических волокон (рисунок 83,

84, 85). Ядра гладкомышечных клеток тонкие, длинные, чаще веретеновидной формы, реже – изогнутые, гиперхромные.

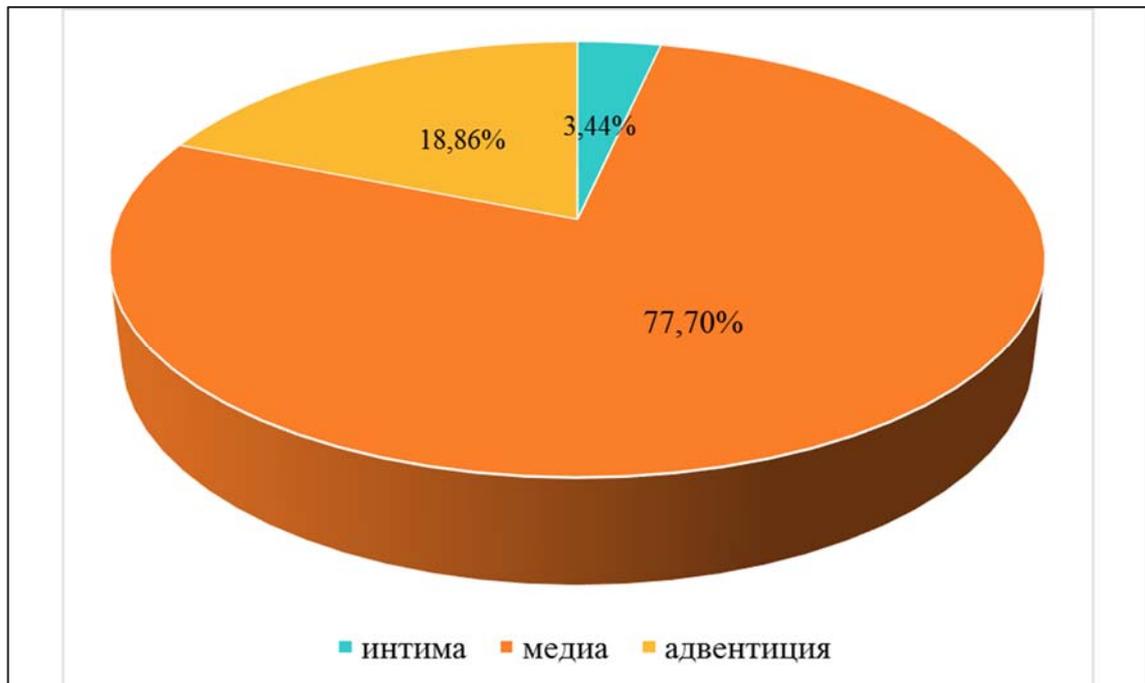


Рисунок 82 – Соотношение толщины оболочек стенки правой рубцовой артерии у коров в возрасте 8-10 лет.

Площадь ядер варьирует от 40,65 до 78,51 мкм². Значения параметра достоверно не изменяются. Количество клеток, близких по исследуемому морфометрическому параметру к средней статистической, находящейся в пределах границ модального класса составило 43,3%.

Площади цитоплазмы миоцитов колеблются от 228,54 до 401,25 мкм². Вариационная кривая по этому микроморфометрическому тесту смещена в крайнее левое положение, отмечается достоверное снижение значений параметра по сравнению с предыдущей возрастной группой.

Вариационный ряд по ядерно-цитоплазматическому отношению смещается вправо относительно предыдущей возрастной группы, его границы находятся в пределах от 0,14 до 0,34, однако модальный класс смещен влево относительно среднего значения, что свидетельствует о морфометрической неоднородности миоцитов меди в этой возрастной группе. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно не изменяется.

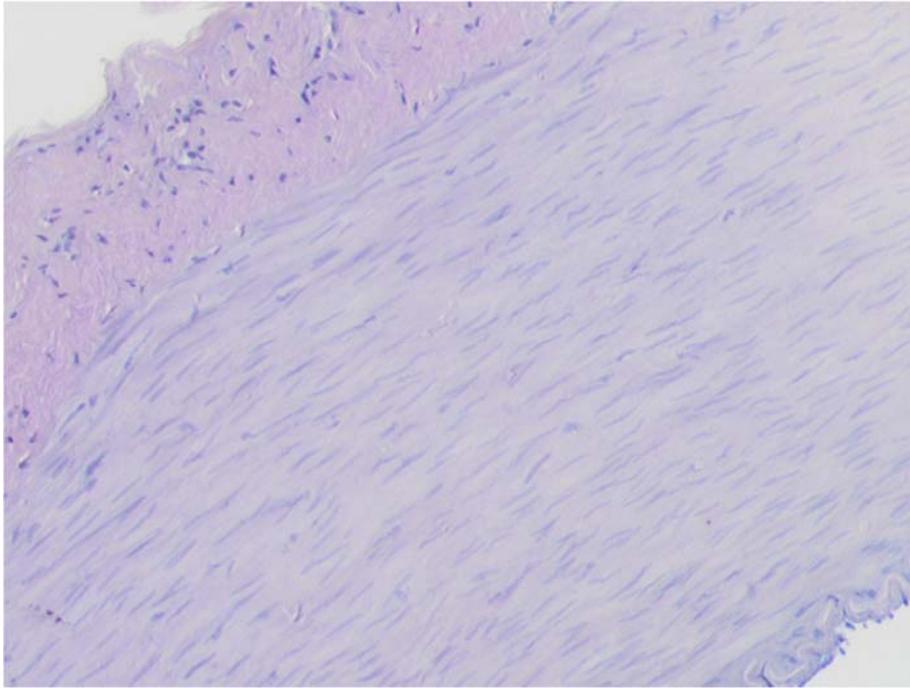


Рисунок 83 – Поперечный срез правой рубцовой артерии. Самка, возраст 8 лет. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

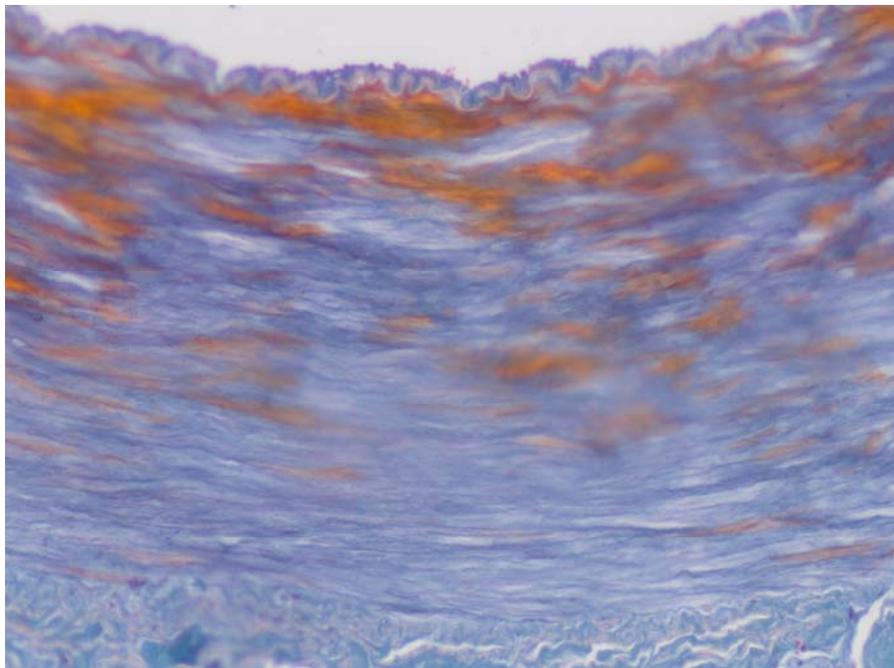


Рисунок 84 – Поперечный срез правой рубцовой артерии. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Маллори. Ув. $\times 100$.

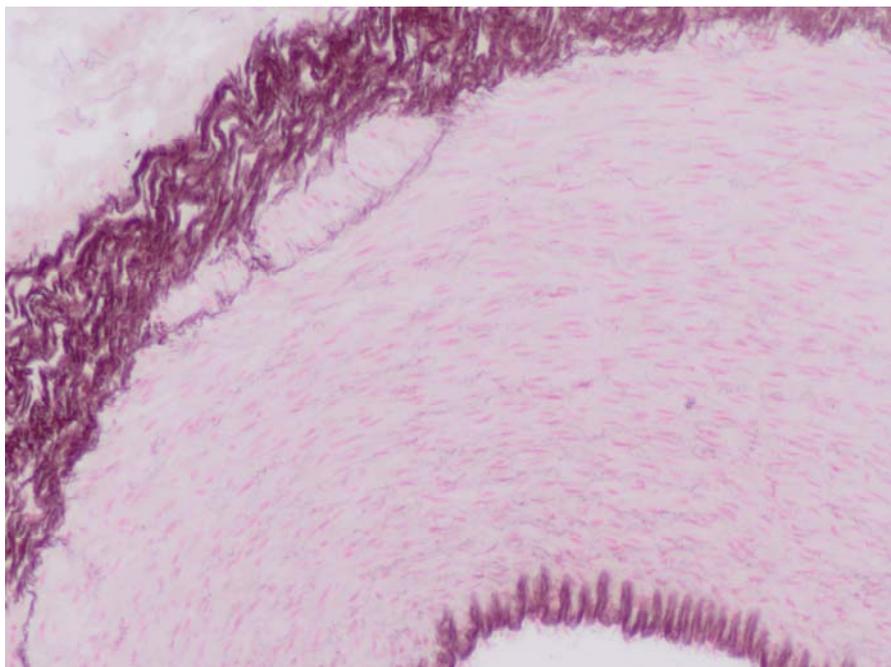


Рисунок 85 – Поперечный срез правой рубцовой артерии. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Вейгерту с литиевым кармином Орта. Ув. $\times 100$.

Таким образом, правая рубцовая артерия относится к сосудам мышечного типа. Толщина её стенки за исследуемый период увеличивается в 3,61 раза, причем толщина интимы увеличивается в 1,99 раза, медию – в 4,25 раза, адвентиции – в 1,95 раза.

Соотношение толщины интимы, медию и адвентиции у новорожденных составляет 1:15,34:5,60. Толщина медию больше адвентиции в 2,74 раза. Соотношение толщины интимы, медию и адвентиции составляет у коров 8-10 лет – 1:32,75:5,48, медию больше адвентиции в 5,98 раза. Основными особенностями строения являются расщепленная внутренняя эластическая мембрана, мощная медию, с ориентацией волокон преимущественно поперечно и в небольшом количестве продольно по периферии сосуда в виде пучков. Результаты исследований по значительному утолщению медию в артериях мышечного типа согласуются со сведениями А. Н. Гансбургского (1996), А. Н. Гансбургского с соавт. (2002) и С. А. Андреевой (2011).

Полученные сведения согласуются с данными по морфологии человека В. В. Кованова, Т. И. Аникиной и И. Т. Расуловой (1977) о том, что у новорож-

денных доля адвентиции в толщине стенки артериального сосуда максимальна, так как у новорожденных телят в возрасте 1 сутки она составляет 25,52%, а уже к возрасту восьми–десяти лет – 15,07%.

Наши сведения согласуются с результатами исследований ряда авторов (П. А. Сивова, 2016; Е. А. Улубиева с соавт., 2017; E. G. Lakatta и D. Levy, 2003; J. H. Stein et al., 2004; S. Laurent, 2007; T. Minatnino, I. Kotnuro, 2008) о том, что возрастными изменениями артериальных сосудов являются увеличение емкости артериального русла (за счет увеличения диаметра), утолщение комплекса интима-медия, увеличение экстрацеллюлярного матрикса и количества гладкомышечных клеток; утолщение эластической мембраны; увеличение синтеза коллагена, неравномерное повышение содержания коллагена в некоторых участках стенок.

Полученные сведения согласуются с данными ряда авторов (К. В. Протасов с соавт., 2007, 2011; Д. А. Синкевич, К. В. Протасов, А. А. Дзизинский, 2011) о том, что преобладающим компонентом стенки артерии мышечного типа являются гладкомышечные клетки и коллагеновые волокна. С возрастом отмечается повышение жесткости сосудов, обусловленное снижением содержания эластина и увеличением коллагеновых волокон в их стенках. Наши результаты исследований дополняют имеющиеся сведения: коллагеновые, эластические волокна и гладкомышечные клетки равномерно распределены в стенке артерии от рождения и до завершения активного роста органа. В зрелом возрасте у животных 3-5 лет и старше ближе к адвентиции количество коллагеновых волокон увеличивается.

Установлено, что стенки исследуемых сосудов формируются в соответствии с развитием желудка, как известно, обеспечивая его адекватное кровоснабжение. Морфометрические параметры гладкомышечных клеток меди правой рубцовой и левой желудочной артерий статистически неоднородны во всех исследуемых возрастных группах. Выявленные динамические изменения морфометрических параметров миоцитов меди исследованных сосудов подтверждают общебиологические закономерности о том, что миоцитам отводится

особая роль в формировании их стенки за счет увеличения экстрацеллюлярного матрикса и количества гладкомышечных клеток, что подтверждает и дополняет данные E. G. Lakatta и D. Levy (2003), О. М. Драпкина и Б. А. Манжиева (2014).

Нами отмечено, что отдельные мышечные волокна в меди ориентированы под углом, что частично согласуется с данными А. Е. Медведева, В. И. Самсонова и В. М. Фомина (2006), которые также указывают, что такой ход волокон обеспечивает максимально возможную прочность сосуда.

Как известно, индекс Керногана (ИК) дает цифровую морфофункциональную оценку сосудов, так как учитывает два основных морфометрических параметра – толщину его средней оболочки и диаметр просвета сосуда. Характер изменения этого параметра у исследуемых нами артерий неравнозначен. В левой желудочной артерии он достоверно увеличивается до шестимесячного возраста, затем снижается к восемнадцатимесячному возрасту, и, постепенно нарастая, достоверно превысил этот показатель у животных в первый месяц жизни. В правой рубцовой артерии ИК до трехмесячного возраста достоверно снижается, до шестимесячного возраста остается стабильным, затем опять достоверно снижается. В связи с этим наши данные не согласуются с результатами исследований, проведенными С. А. Андреевой (2011).

Микроструктура стенки левой желудочной вены. При микроскопическом исследовании стенки левой желудочной вены было установлено, что ее толщина у новорожденных телят суточного возраста в 2,57 раза меньше одноименной артерии. При этом прослеживается, что границы между наружной, средней и внутренней ее оболочками сглажены. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:8,00:10,74 (таблица 17). Подэндотелиально расположена внутренняя эластическая мембрана, которая иногда фрагментирована.

Таблица 17 – Динамика толщины левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе (n=70), M±m

Показатели	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина стенки вены, мкм %	176,01±5,44 100	195,27±3,82* 100	230,16±4,55* 100	292,47±4,46* 100	326,05±3,77* 100	363,78±3,51* 100	377,71±3,97* 100
В том числе: интимы, мкм %	8,91±0,24 5,06	9,26±0,19* 4,74	10,21±0,53* 4,43	12,69±0,29* 4,33	13,30±0,32* 3,89	13,69±0,22 3,76	13,93±0,19 3,68
медии, мкм %	71,29±3,02 40,50	78,95±1,26* 40,43	89,43±1,89* 38,86	114,87±3,27* 39,27	130,21±3,36* 38,17	151,11±2,89* 41,54	157,10±2,33* 41,59
адвентиции, мкм %	95,81±3,56* 54,41	107,07±3,26* 54,84	130,52±3,47* 56,71	164,90±2,17* 56,38	197,55±2,46* 57,92	198,99±1,17 54,70	206,69±2,27* 54,73

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

Толщина меди меньше адвентиции в 1,34 раза (рисунок 86).

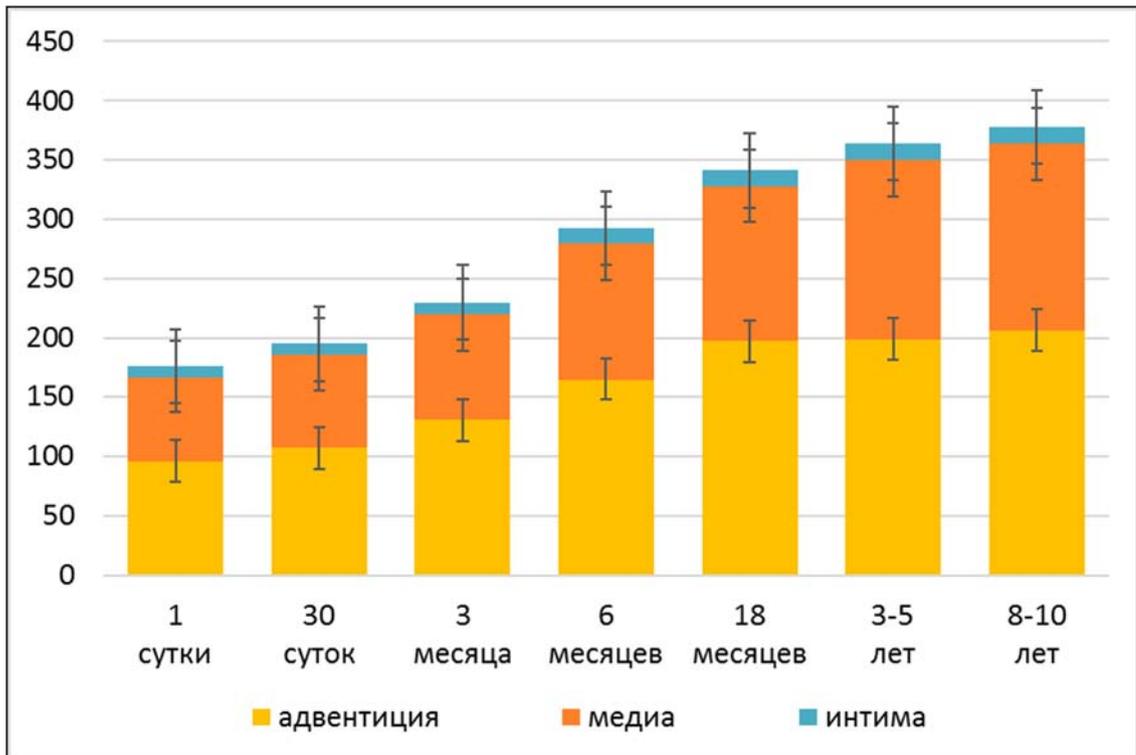


Рисунок 86 – Динамика соотношений толщины оболочек стенки левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

В интиме границы между эндотелиоцитами не выражены. Ядра эндотелиоцитов, как правило, округлые, несколько удалены друг от друга. Подэндотелиальный слой представлен нежными прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Основу средней оболочки составляет гладкомышечная ткань, представленная 5-6 слоями миоцитов, направленных поперечно относительно продольной оси сосуда. В межмиоцитарных пространствах расположена рыхлая соединительная ткань с нежными эластическими в виде тонкой паутины и коллагеновыми волокнами, более утолщенными, заполняющими в основном межмиоцитарные пространства. Между пучками коллагеновых волокон и миоцитами изредка встречаются фибробласты. Цитоплазма миоцитов слабо базофильна, ядра веретеновидной формы, слегка извитые (рисунок 87, 88). По цитометрическим данным площади ядер миоцитов варьируют от 37,20 до 78,80 мкм² (таблица 18).

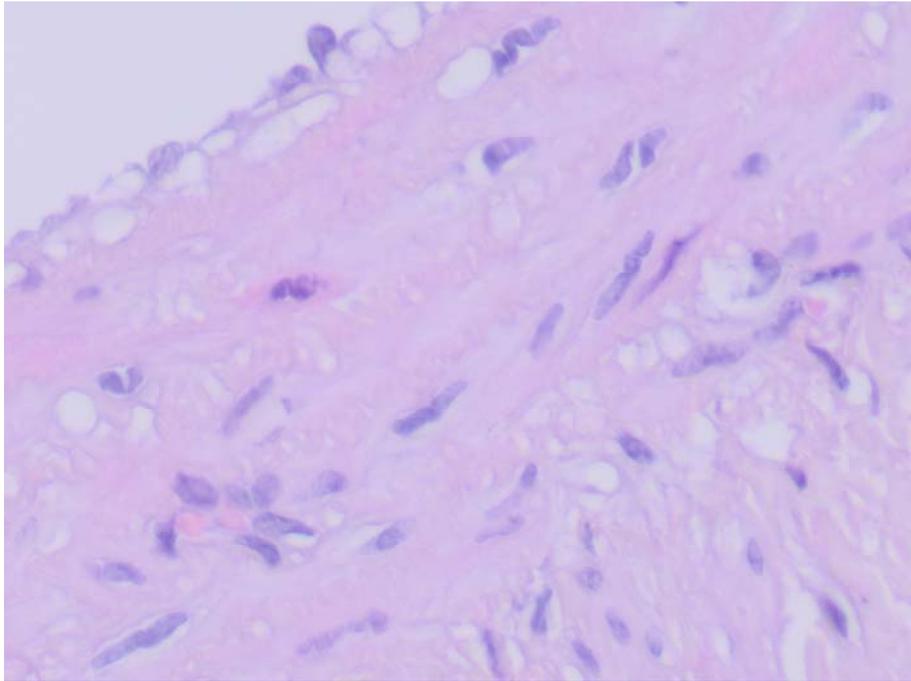


Рисунок 87 – Поперечный срез левой желудочной вены. Самка, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

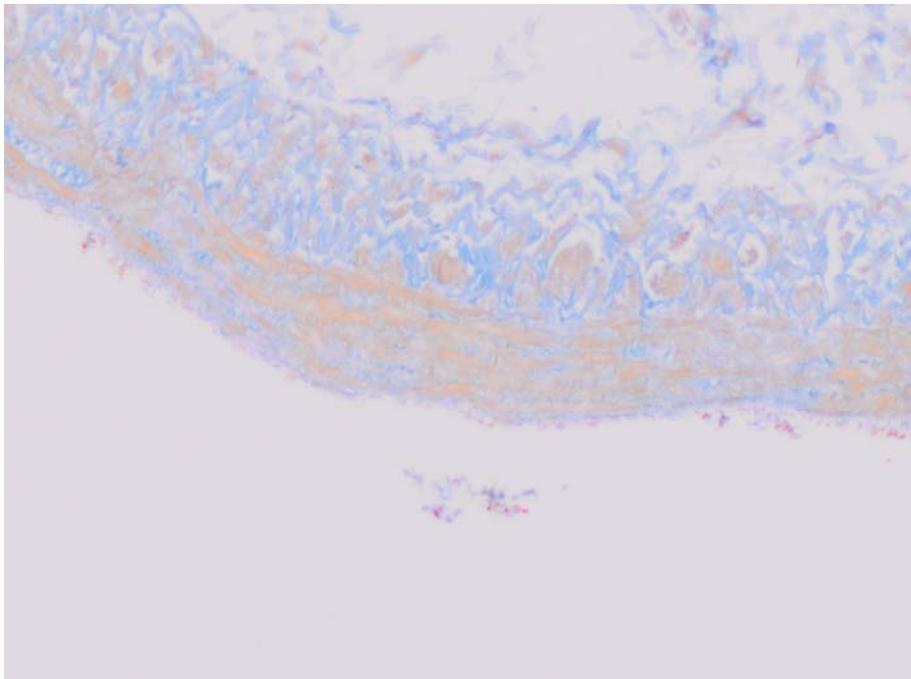


Рисунок 88 – Поперечный срез левой желудочной вены. Нежные коллагеновые волокна в медии и адвентиции сосуда, окружающие гладкомышечные клетки. Самка, возраст 1 сутки. Окраска по Маллори. Ув. $\times 100$.

Таблица 18 – Морфометрические показатели миоцитов меди левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе (n=70), $M \pm m$

Возраст животных	Площадь ядра, мкм ²	Площадь цитоплазмы, мкм ²	ЯЦО
1 сутки	50,62±1,71	137,13±5,53	0,38±0,02
30 суток	55,97±2,05	151,21±5,33	0,37±0,02
3 месяца	68,70±3,22*	177,48±7,18*	0,40±0,02
6 месяцев	74,01±3,06	185,36±6,99	0,41±0,02
18 месяцев	70,74±2,02	196,91±7,34	0,37±0,02
3-5 лет	70,43±2,43	241,50±9,51*	0,30±0,01*
8-10 лет	63,71±2,30	241,30±11,43	0,27±0,01

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – $p < 0,05$.

Среднестатистическое значение находится в границах модального класса, на который приходится 50,0% вариант (рисунок 89).

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 84,2 до 223,5 мкм². Вариационная кривая смещена в крайнее левое положение. Варианты, близкие по значению среднестатистическому, расположены справа от модального класса, что свидетельствует о морфометрической неоднородности миоцитов меди в этот возрастной период (рисунок 90).

Ядерно-цитоплазматическое отношение в этой возрастной группе колеблется от 0,30 до 0,60. Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 46,66% (рисунок 91).

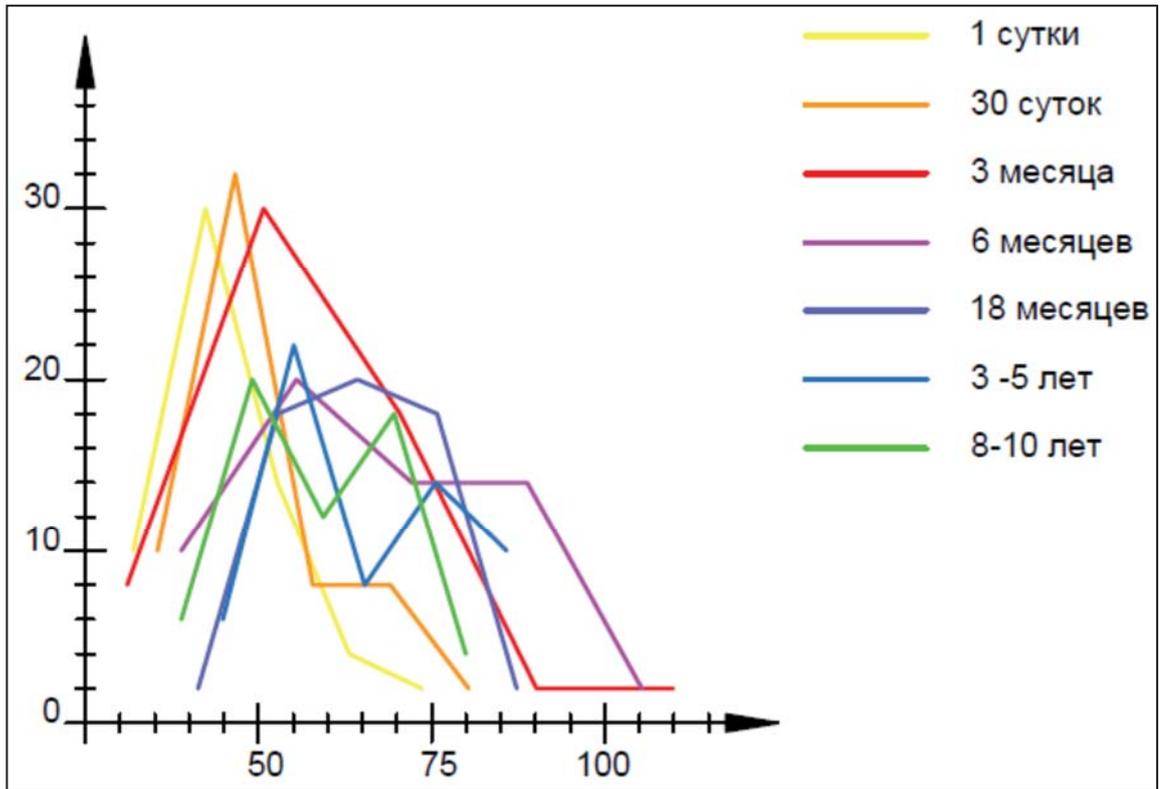


Рисунок 89 – Динамика распределения частот вариационного ряда площадей ядер гладкомышечных клеток меди левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

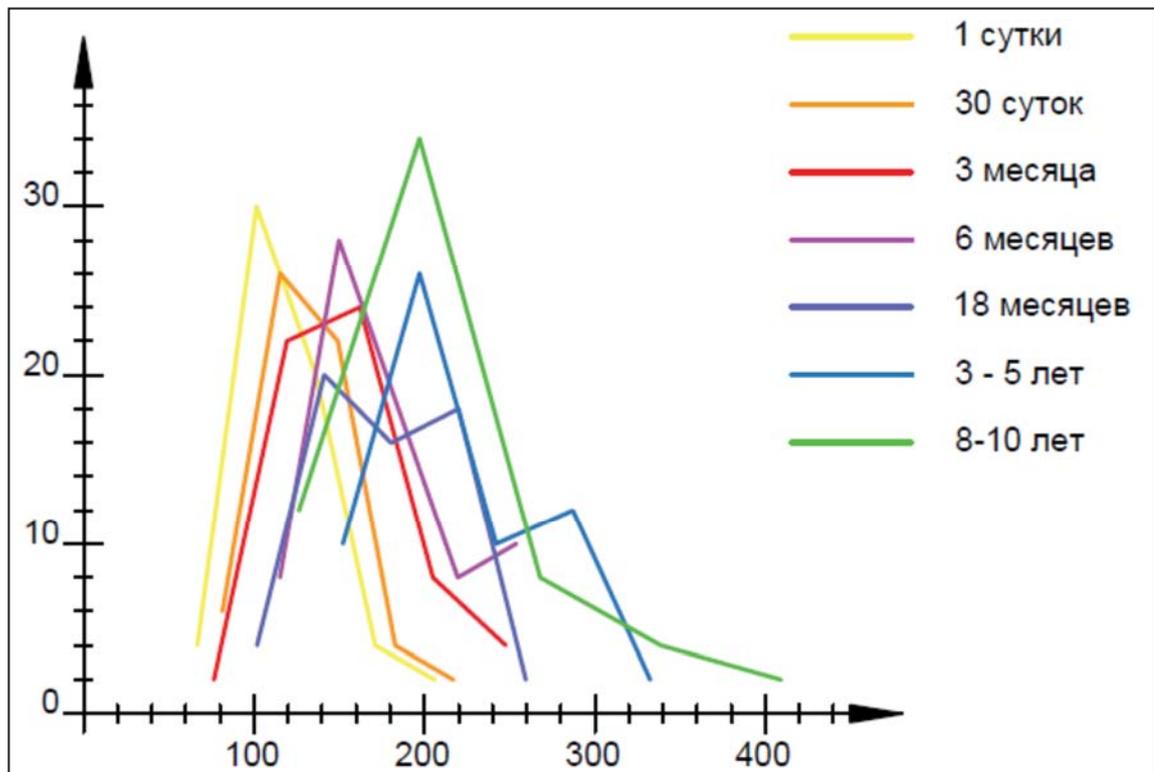


Рисунок 90 — Динамика распределения частот вариационного ряда площадей цитоплазмы гладкомышечных клеток меди левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

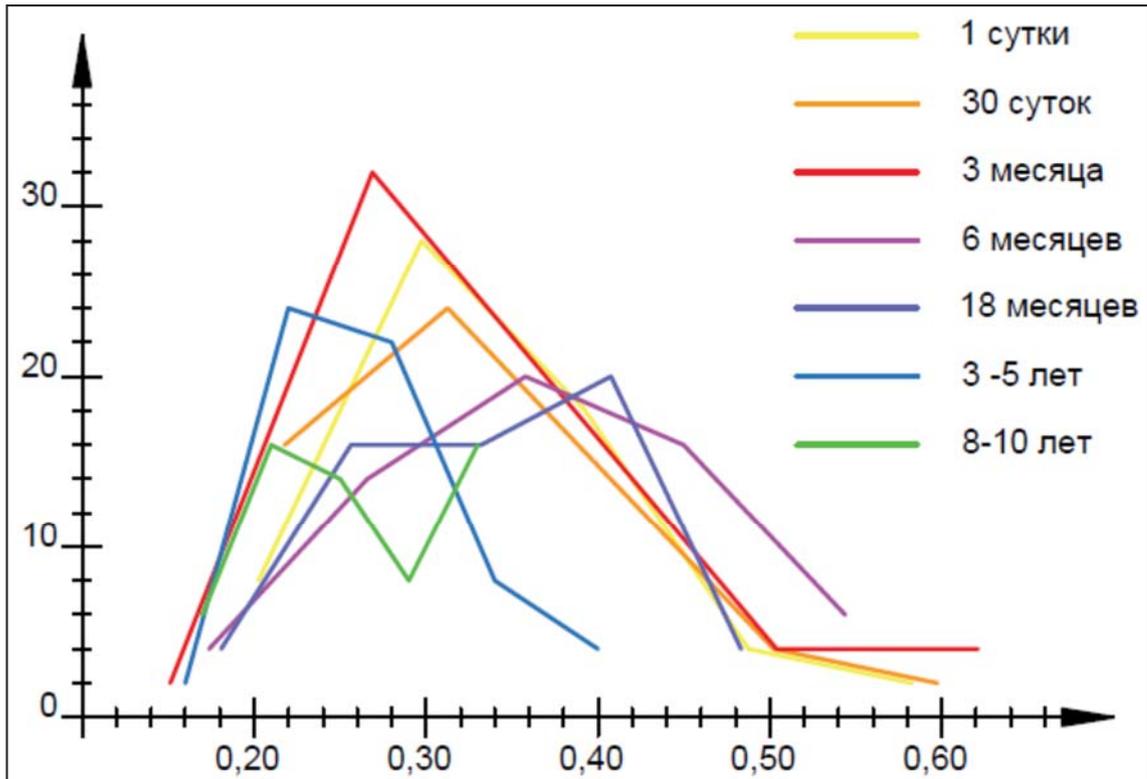


Рисунок 91 – Динамика распределения частот вариационного ряда ядерно-цитоплазматического отношения гладкомышечных клеток меди левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

Индекс Керногана в этой возрастной группе в 5,34 раза ниже, чем у одноименной артерии (рисунок 92).

Адвенция, как известно, наиболее развитая оболочка венозного сосуда, в ней обнаруживается большое количество коллагеновых и эластических волокон, расположенных между пучками продольно ориентированных миоцитов. Пучки миоцитов имеют диаметр от 15 до 40 мкм, округлые или овально вытянутые встречаются не по всей окружности адвенции вены. По краю адвенции видны *vasa vasorum*.

К 30 суточному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвенции составляет 1:8,53:11,56. Толщина интимы достоверно увеличилась на 3,93%. Толщина меди меньше адвенции в 1,36 раза. Количество гладкомышечных клеток насчитывает 5-6 слоев, расположенных разрыхленно. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 41,10 до 85,90

мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно не изменяется и находится в границах модального класса, на который приходится 53,33% вариант.

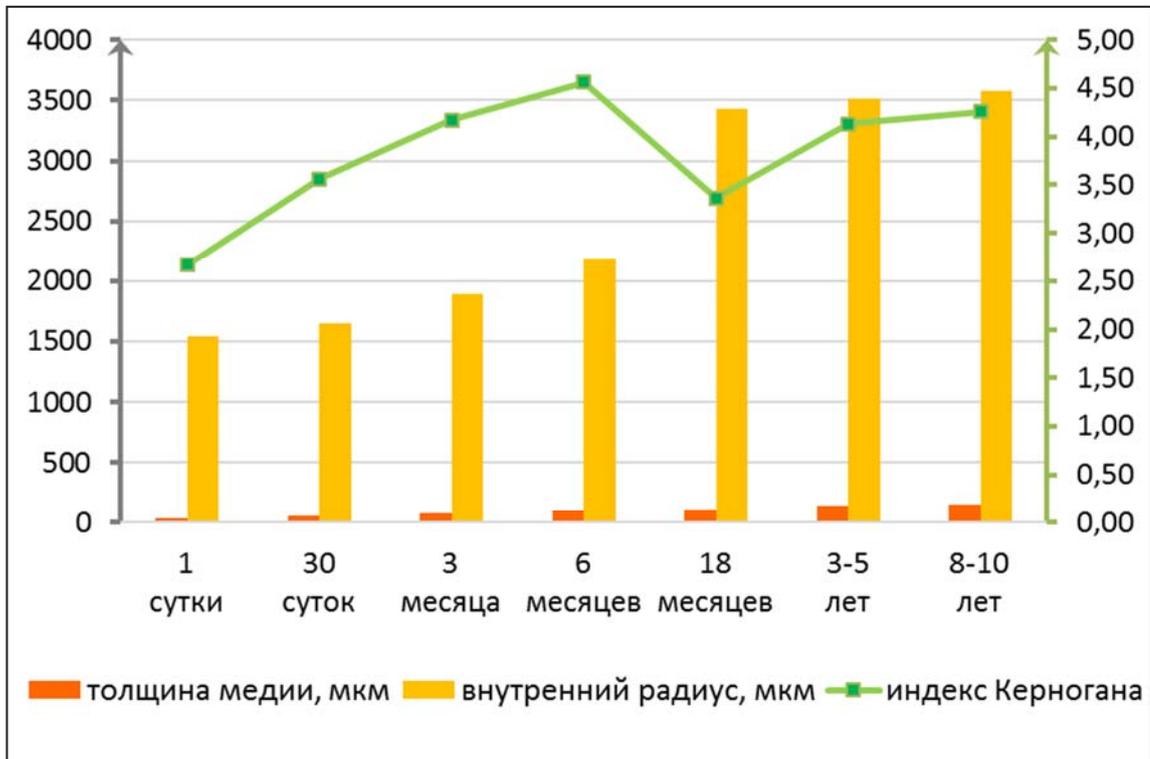


Рисунок 92 – Динамика индекса Керногана левой желудочной вены в постнатальном онтогенезе.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 98,60 до 234,10 мкм², достоверно не изменяется по отношению к предыдущей возрастной группе. Модальный класс, на который приходится 43,33% вариант, смещен влево относительно среднестатистического значения признака.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьируют от 0,30 до 0,60. Границы модального класса, на который приходится 40,0% вариант, совпадают со среднестатистическим значением. Несмотря на то, что в течение первого месяца жизни исследуемые морфомет-

рические показатели достоверно не увеличиваются, изменяется характер распределения величин внутри вариационного ряда. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно не изменяется.

Адвентиция утолщается на 89,94%. Пучки продольно ориентированных миоцитов величиной от 15 до 50 мкм, округлые или овально вытянутые. По краю адвентиции видны *vasa vasorum*.

К трехмесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:8,76:12,78. Толщина интимы достоверно увеличилась на 10,23%. Толщина меди меньше адвентиции в 1,46 раза. Количество гладкомышечных клеток насчитывает 7-8 слоев, расположенных разрыхленно. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 40,9 до 119,7 мкм². Среднестатистическое значение по этому морфометрическому параметру достоверно увеличивается и находится в границах модального класса, на который приходится 50,0% вариант.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 98,10 до 269,30 мкм², достоверно увеличивается по отношению к предыдущей возрастной группе. Вершина вариационной кривой сглажена, среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 40,0% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьируют от 0,21 до 0,68. Среднестатистическое значение достоверно не изменяется, смещено вправо от границ модального класса, на который приходится 53,33% вариант. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно увеличивается на 17,13%.

Адвентиция утолщается на 40,14%. Пучки продольно ориентированных миоцитов от 15 до 70 мкм, округлые или овально вытянутые. В адвентиции видны *vasa vasorum*.

К шестимесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:9,04:12,99. Толщина интимы достоверно увеличилась на

24,30%. Толщина меди меньше адвентиции в 1,44 раза. Количество гладкомышечных клеток насчитывает 8-9 слоев, расположенных разрыхленно. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов колеблется от 47,15 до 74,10 мкм². Границы модального класса смещены влево относительно среднестатистического значения, на него приходится 33,35% вариант, вариационная кривая имеет равномерный характер распределения вариант.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от 132,51 до 271,33 мкм², среднестатистическое значение достоверно не изменяется. Модальный класс смещен влево от средней статистической, на него приходится 46,67% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения колеблются от 0,22 до 0,59. Среднестатистическое значение достоверно не изменяется и находится в границах модального класса, на который приходится 33,33% вариант, вариационная кривая имеет равномерный характер распределения. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно увеличивается на 9,35%.

Адвентиция утолщается на 24,73%. Пучки продольно ориентированных миоцитов от 15 до 100 мкм, округлые или овально вытянутые. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum*.

К восемнадцатимесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:9,80:14,85. Толщина интимы достоверно возросла на 4,80%. Под эндотелиоцитами просматривается сплошная внутренняя эластическая мембрана (рисунок 93).

Толщина меди меньше адвентиции в 1,44 раза. Количество гладкомышечных клеток насчитывает 10-11 слоев, расположенных разрыхленно. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 47,04 до 93,10 мкм². Среднестатистическое значение находится в границах модального класса, на который приходится 33,33% вариант, вариационная кривая имеет выраженный равномерный характер распределения вариант. Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в широких пределах от

132,51 до 271,33 мкм². Среднестатистическое значение достоверно не изменяется. Прослеживается дву-modalность с тенденцией к неярко выраженному правому (максимальному) и левому (минимальному) смещениям от средней статистической, на которую приходится 26,27% вариант.

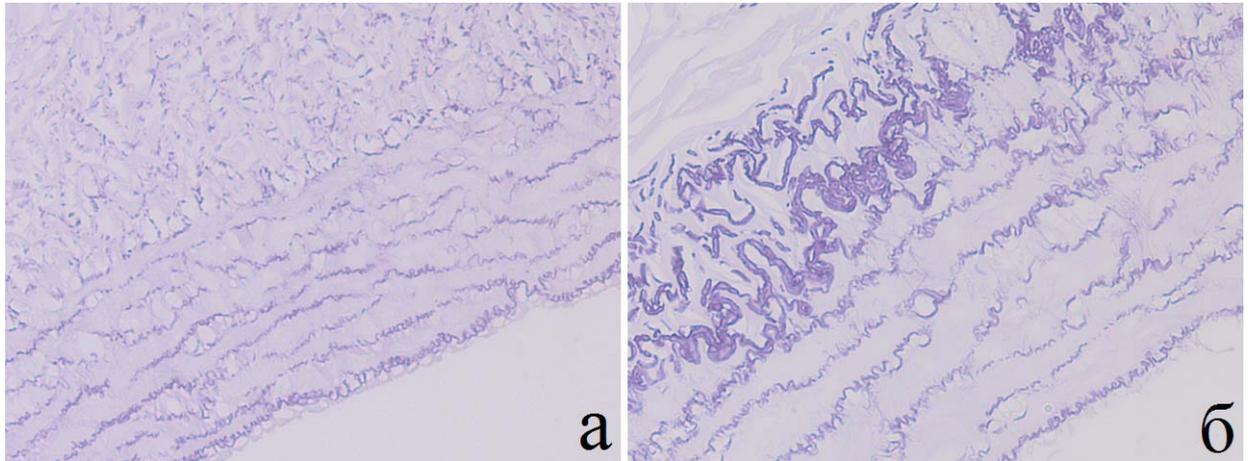


Рисунок 93 – Поперечный срез левой желудочной вены. Самка: а – возраст 1 сутки; б – возраст 18 месяцев. Окраска по Вейгерту. Ув. а) $\times 200$, б) $\times 100$.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьируют от 0,25 до 0,52. Среднестатистическое значение изменяется недостоверно и находится справа от границ модального класса, на который приходится 33,33% вариант. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно уменьшается на 26,32%.

Адвентиция утолщается на 67,09%. Пучки продольно ориентированных миоцитов от 15 до 150 мкм, округлые или овально вытянутые. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum*.

У коров в возрасте 3-5 лет соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:11,04:14,54. Толщина интимы не достоверно изменилась. Толщина меди меньше адвентиции в 1,32 раза. Количество гладкомышечных клеток насчитывает 10-14 слоев, между которыми располагается рыхлая соединительная ткань с коллагеновыми и эластическими волокнами. По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 49,80 до 91,03 мкм². Среднестатистическое значение достоверно не изменяется и находится

правее границ модального класса, на который приходится 36,67% вариант. Вариационная кривая имеет выраженный неравномерный характер распределения вариант относительно среднестатистического значения, на которое приходится минимальное количество частот.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в пределах от 174,82 до 355,03 мкм², среднестатистическое значение этого параметра достоверно увеличивается и смещено влево относительно границ модального класса, на который приходится 43,33% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения находятся в диапазоне от 0,22 до 0,40. Среднестатистическое значение достоверно увеличивается и находится справа от границ модального класса, на который приходится 33,33% вариант. Индекс Керногана в этой возрастной группе достоверно увеличивается на 22,92%.

Адвентиция утолщается на 6,55%. Пучки продольно ориентированных миоцитов от 15 до 150 мкм, округлые или овально вытянутые. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum*.

У коров в возрасте 8-10 лет соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:11,28:14,84. Толщина интимы достоверно не изменилась. Толщина меди меньше адвентиции в 1,31 раза. Количество гладкомышечных клеток насчитывает 12-14 слоев, между которыми располагается рыхлая соединительная ткань с коллагеновыми и эластическими волокнами (рисунок 94). По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 44,01 до 85,08 мкм². Среднестатистическое значение достоверно не изменяется, отмечается двуимодальность вариационной кривой с минимальным количеством частот близких по значению к среднестатистическому.

Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в пределах от 161,80 до 444,70 мкм², среднестатистическое значение этого параметра достоверно увеличивается и находится в границах модального класса, на который приходится 56,67% вариант.

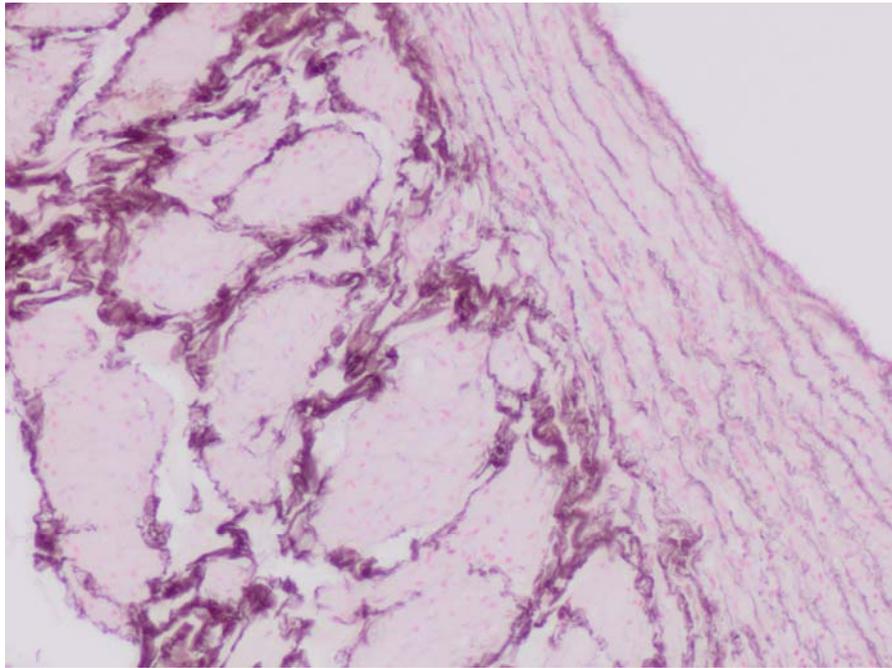


Рисунок 94 – Поперечный срез левой желудочной вены. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Вейгерту с литиевым кармином Орта. Ув. $\times 100$.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения находится в пределах от 0,21 до 0,35. Среднестатистическое значение достоверно не изменяется, вариационная кривая по этой возрастной группе смещена в крайнее левое положение. Индекс Керногана достоверно не изменяется.

Адвентиция утолщается на 3,47% и типично построена.

Микроструктура стенки правой рубцовой вены. При микроскопическом исследовании стенки правой рубцовой вены было установлено, что ее толщина у новорожденных телят суточного возраста в 2,28 раза меньше одноименной артерии, границы между наружной, средней и внутренней ее оболочками сглажены. Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:3,25:8,53 (таблица 19). Толщина меди меньше адвентиции в 1,62 раза. Основу ее образуют 3-4 слоя преимущественно мелких миоцитов, с эухроматичными веретеновидными ядрами, рыхло расположенными и ориентированными чаще циркулярно. В межмиоцитарных пространствах выявляется значительное количество нитевидных эластических волокон.

Таблица 19 – Динамика толщины правой рубцовой вены в постнатальном онтогенезе (n=70)

Показатели	Возраст животных						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Толщина стенки вены, мкм	113,93±1,45	174,06±1,60*	232,97±2,54*	284,16±2,27	366,23±2,90*	390,98±3,95*	402,77±3,49*
%	100	100	100	100	100	100	100
В том числе: интимы, мкм	8,34±0,15	8,93±0,15*	9,88±0,53*	12,36±0,26*	13,03±0,38*	13,74±0,21*	13,96±0,18
%	7,20	5,12	4,24	4,34	3,56	3,51	3,47
медии, мкм	28,99±0,24	55,07±0,63*	77,18±1,06*	96,27±1,04*	160,86±1,66*	171,40±2,19*	177,35±1,85*
%	25,45	31,64	33,13	33,88	43,92	43,84	44,03
адвентиции, мкм	76,59±1,29	110,06±1,09*	145,91±1,54*	175,52±1,32*	192,33±1,45*	205,84±2,75*	211,45±1,78*
%	67,22	63,24	62,63	61,77	52,51	52,64	52,50

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p < 0,05

По цитометрическим данным площадь ядер миоцитов варьирует от 28,22 до 53,89 мкм². Вариационная кривая занимает крайнее левое положение, это свидетельствует о том, что популяция гладкомышечных клеток в этой возрастной группе имеет самые мелкие ядра (рисунок 95, таблица 20).

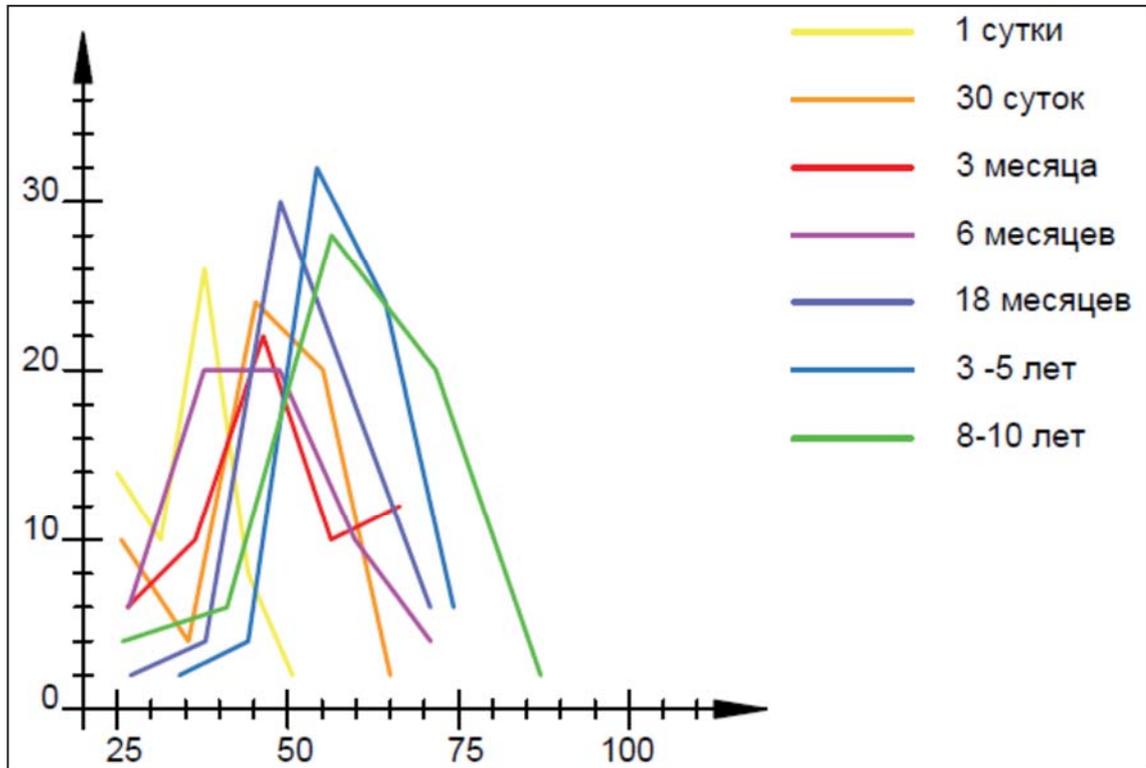


Рисунок 95 – Динамика распределения частот вариационного ряда площадей ядер гладкомышечных клеток меди правой рубцовой вены в постнатальном онтогенезе.

Соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:3,25:8,53. Толщина меди меньше адвентиции в 1,62 раза. Площадь цитоплазмы гладкомышечных клеток меди варьирует в пределах от 180,12 до 314,67 мкм². Среднестатистическое значение параметра находится в границах модального класса, на который приходится 43,33% вариант. Вариационная кривая занимает крайнее левое положение (рисунок 96). Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения находится в пределах от 0,11 до 0,23 (рисунок 97). Граница модального класса смещена влево

от среднестатистического значения. Индекс Керногана имеет минимальное значение (рисунок 98).

Таблица 20 – Морфометрические показатели миоцитов меди правой рубцовой вены в постнатальном онтогенезе (n=70), M±m

Возраст животных	Площадь ядра, мкм ²	Площадь цитоплазмы, мкм	ЯЦО
1 сутки	37,15±1,75	229,57±8,82	0,17±0,01
30 суток	41,59±1,36	238,40±10,33	0,17±0,01
3 месяца	47,01±1,72*	304,52±11,88*	0,16±0,01
6 месяцев	48,01±1,40	328,47±14,08	0,15±0,01
18 месяцев	55,72±3,44*	327,63±11,88	0,17±0,01*
3-5 лет	59,08±2,62	328,55±13,31	0,18±0,01
8-10 лет	61,23±3,65	316,24±15,57	0,19±0,01

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p <0,05

Адвентиция состоит из рыхлой соединительной ткани. В ней встречаются гладкомышечные клетки, ориентированные продольно, образующие пучки диаметром до 30 мкм, или одиночно расположенные клетки между пучками коллагеновых и эластических волокон. Эластические волокна многочисленны, образуют густое переплетение. В адвентиции видны многочисленные vasa vasorum, нервные пучки. Постепенно разрыхляясь, адвентиция переходит в параваскулярную соединительную ткань с многочисленными мелкими сосудами.

К 30 суточному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:5,95:11,85. Толщина интимы достоверно увеличилась на 6,95%. Толщина меди меньше адвентиции в 2,0 раза. Количество гладкомышечных клеток увеличивается до 4-6 слоев, расположенных в соединительнотканном остове сосуда.

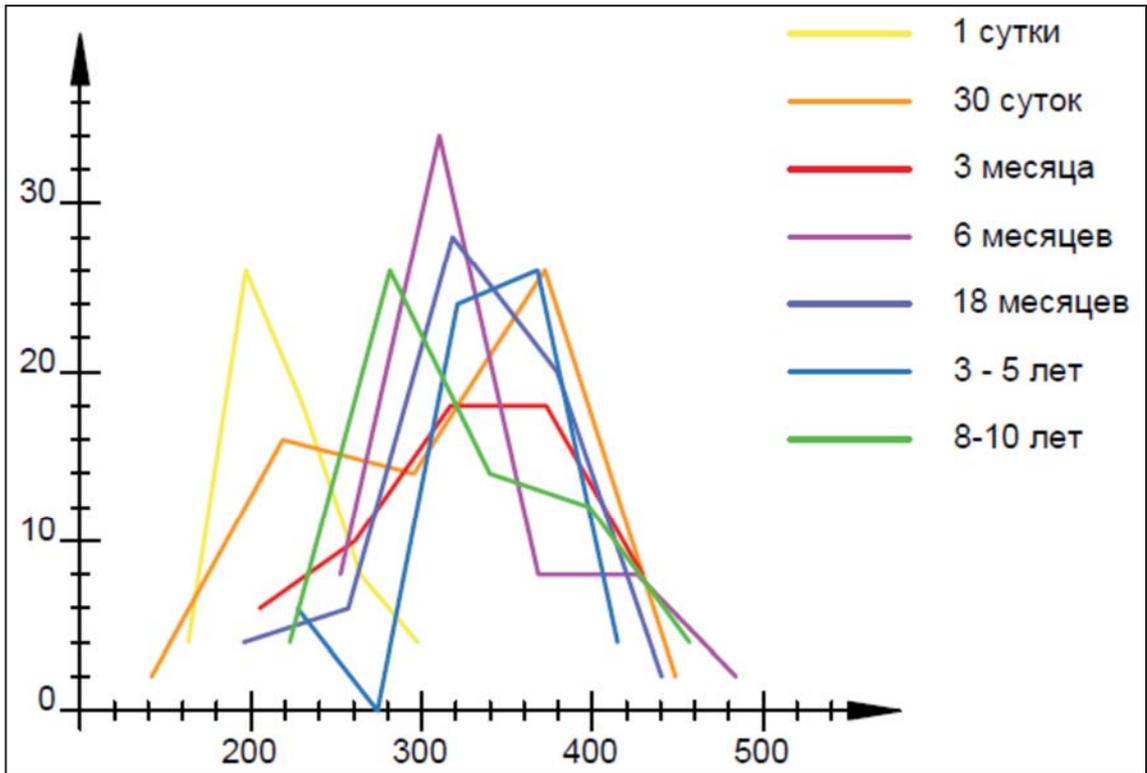


Рисунок 96 – Динамика распределения частот вариационного ряда площадей цитоплазмы гладкомышечных клеток меди правой рубцовой вены в постнатальном онтогенезе.

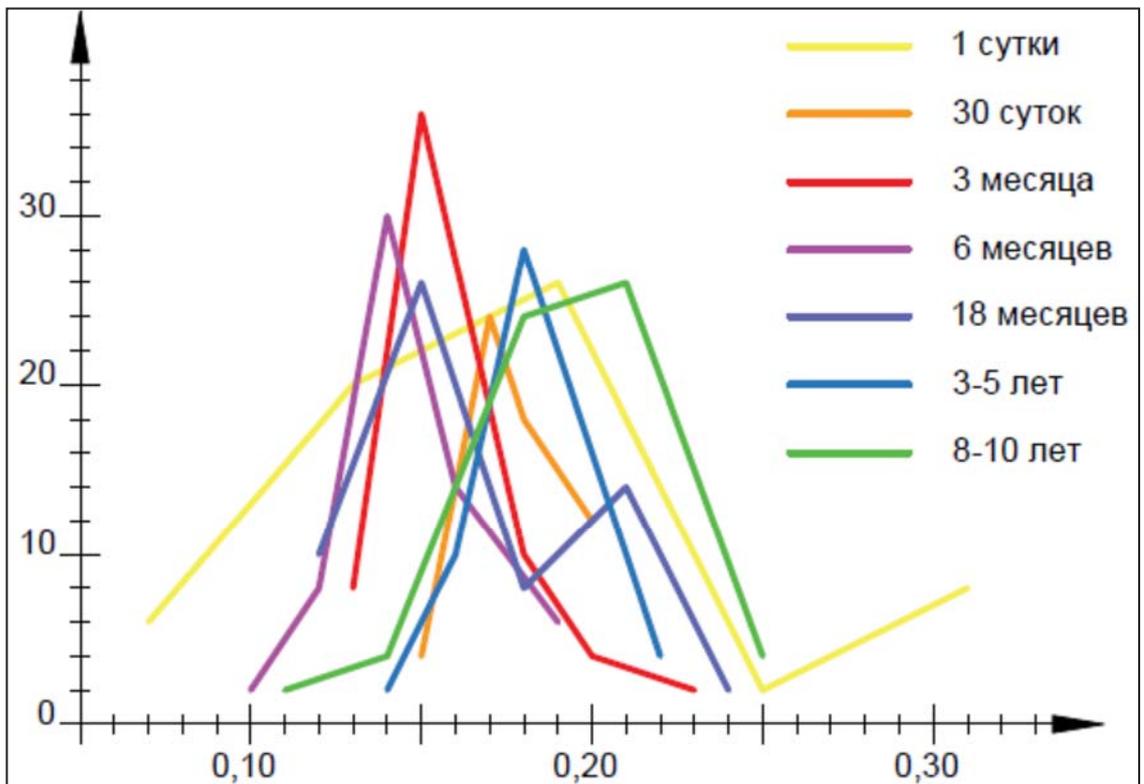


Рисунок 97 – Динамика распределения частот вариационного ряда ядерно-цитоплазматического отношения гладкомышечных клеток меди правой рубцовой вены в постнатальном онтогенезе.

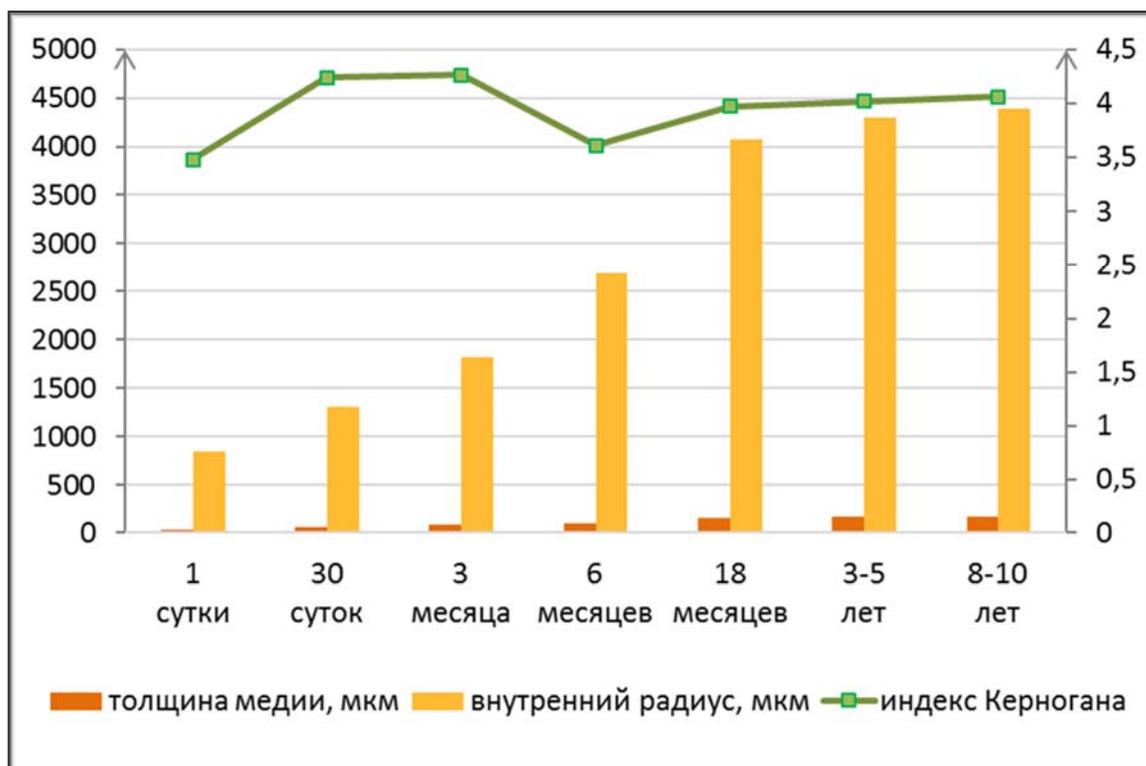


Рисунок 98 – Динамика индекса Керногана правой рубцовой вены крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе.

Площади ядер варьируют от 25,60 до 70,01 мкм², их среднестатистическое значение достоверно увеличивается.

Площади цитоплазмы находятся в широком диапазоне от 141,86 до 447,12 мкм². На класс со значениями признака, близкими к среднестатистическому приходится 26,67% вариант, модальный класс смещается значительно вправо, что свидетельствует о высокой неоднородности признака по этому морфометрическому показателю.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения находятся в узком диапазоне от 0,15 до 0,22, однако среднестатистическое значение признака оказалось в границах модального класса, на который приходится 36,67% вариант. Индекс Керногана достоверно увеличивается.

Адвентиция утолщается на 43,62%. Пучки продольно ориентированных миоцитов увеличиваются по количеству и в диаметре до 50 мкм. В адвентиции видны многочисленные vasa vasorum и нервные пучки.

К трехмесячному возрасту соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:7,55:14,26. Толщина интимы достоверно увеличилась на 10,76%. Толщина меди меньше адвентиции в 1,87 раза. Гладкомышечных клеток насчитывается 5-6 слоев, расположенных в соединительнотканном остове сосуда. Площадь ядер варьирует от 26,58 до 71,35 мкм², её среднестатистическое значение достоверно увеличивается.

Площадь цитоплазмы находится в широком диапазоне от 205,08 до 457,41 мкм², её среднестатистическое значение достоверно увеличивается.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения находятся в пределах от 0,13 до 0,23, модальный класс смещен влево от среднестатистического значения, однако 46,67% гладкомышечных клеток имеют ЯЦО ниже среднего значения. Индекс Керногана достоверно не изменяется.

Адвентиция утолщается на 32,65%. Пучки продольно ориентированных миоцитов увеличиваются по количеству и в диаметре до 53 мкм. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum* и нервные пучки.

У животных в шестимесячном возрасте соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:7,58:13,81. Толщина интимы достоверно увеличилась на 25,10%. Толщина меди меньше адвентиции в 1,82 раза. Гладкомышечные клетки формируют 6-7 слоев, расположенных в соединительнотканном остове сосуда. Межмиоцитарные соединительнотканые прослойки в меди становятся шире. Площадь ядер варьирует от 26,70 до 76,48 мкм², её среднестатистическое значение достоверно не изменяется.

Площадь цитоплазмы варьирует в широком диапазоне от 252,30 до 513,11 мкм². Среднестатистическое значение признака находится в пределах границ модального класса, на который приходится 56,67% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения были в узком диапазоне от 0,11 до 0,23. Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 36,67% вариант. Индекс Керногана достоверно уменьшается на 15,30%.

Адвентиция утолщается на 20,29%. Пучки продольно ориентированных миоцитов от 15 до 100 мкм, округлые или овально вытянутые. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum* и нервные пучки. В паравазальной соединительной ткани формируются многочисленные коллатерали.

У животных в возрасте восемнадцати месяцев соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:12,09:14,44. Толщина интимы достоверно увеличилась на 5,42%. Толщина меди меньше адвентиции в 1,19 раза. Миоциты расположены в 14-16 слоев, цитоплазма их эозинофильна. Клетки группируются в двухслойные пучки, ориентированные в различных направлениях и придающие меди перистый вид. Межмиоцитарные пространства широкие, в них обнаруживается большое количество эластических и коллагеновых волокон. Площадь ядер варьирует от 27,03 до 74,36 мкм², их среднестатистическое значение достоверно увеличивается и находится в границах модального класса.

Площадь цитоплазмы колеблется в широком диапазоне от 195,81 до 470,84 мкм². Среднестатистическое значение признака находится в пределах границ модального класса, на который приходится 46,67% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения были в узком диапазоне от 0,11 до 0,34. Среднестатистическое значение признака достоверно увеличивается и находится в границах модального класса, на который приходится 6,67% вариант. Индекс Керногана достоверно увеличивается.

Адвентиция утолщается на 9,58%. Пучки продольно ориентированных миоцитов в диаметре от 15 до 150 мкм, окружены коллагеновыми и эластическими волокнами. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum*.

У животных в три-пять лет соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:12,52:15,04. Толщина интимы достоверно увеличилась на 5,45%. Толщина меди меньше адвентиции в 1,20 раза. Количество слоев миоцитов меди также составляет 14-16, как и в предыдущей возрастной группе. Исследуемые морфометрические параметры достоверно различаются

от предыдущей возрастной группы только по площади ядер, которая варьирует от 34,16 до 79,34 мкм². Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 53,33% вариант.

Площадь цитоплазмы изменяется в широком диапазоне от 227,42 до 438,21 мкм². Среднестатистическое значение признака находится в пределах границ модального класса, на который приходится 40,0% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьируют в узких пределах от 0,11 до 0,25. Среднестатистическое значение параметра находится в границах модального класса.

Адвентиция утолщается на 7,02%. В ее аморфном веществе коллагеновые и эластические волокна формируют мощный каркас для пучков гладкомышечных волокон и одиночных миоцитов. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum* и нервные пучки. Параваскулярная соединительная ткань хорошо развита.

В возрасте 8-10 лет соотношение толщины интимы, меди и адвентиции составляет 1:12,73:15,18. Толщина интимы достоверно не изменилась. Толщина меди меньше адвентиции в 1,20 раза. Количество слоев миоцитов меди также составляет 14-16, но отмечаются более широкие межмиоцитарные соединительнотканые пространства, чем в предыдущей возрастной группе. Площадь ядер варьирует от 25,81 до 94,70 мкм². Среднестатистическое значение признака находится в границах модального класса, на который приходится 46,67% вариант.

Площадь цитоплазмы была в широком диапазоне от 210,10 до 460,03 мкм². Среднестатистическое значение признака находится справа от границ модального класса, на который приходится 43,33% вариант.

Минимальное и максимальное значения ядерно-цитоплазматического отношения варьируют в узких пределах от 0,11 до 0,25. Среднестатистическое значение параметра находится в границах модального класса.

Адвентиция достоверно увеличивается на 2,72%, состоит из рыхлой соединительной ткани. В ней встречаются гладкомышечные клетки, ориентированные продольно, образующие пучки диаметром до 200 мкм, или одиночно расположенные клетки между пучками коллагеновых и эластических волокон (рисунок 99).

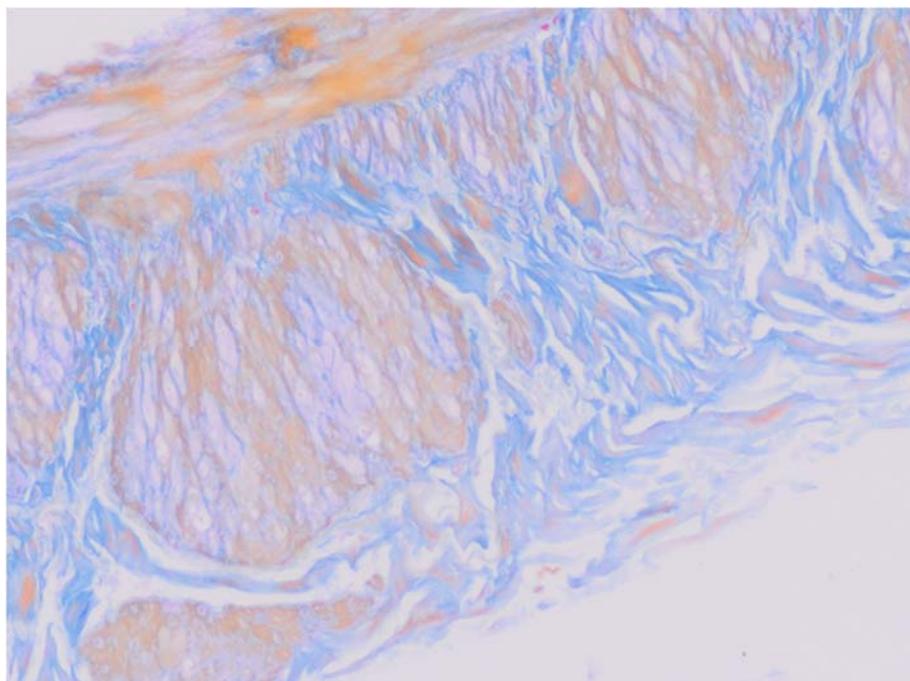


Рисунок 99 – Поперечный срез правой рубцовой вены. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Маллори. Ув. $\times 100$.

Эластические волокна многочисленны, образуют густое переплетение. В адвентиции видны многочисленные *vasa vasorum* и нервные пучки. Постепенно разрыхляясь, адвентиция переходит в параваскулярную соединительную ткань с многочисленными мелкими сосудами.

Таким образом, нами отмечено, что исследуемые сосуды относятся к венам мышечного типа, согласно классификации В. Н. Ванкова (1974), с преимущественным развитием продольного мышечного слоя в адвентиции. Левая желудочная и правая рубцовые вены имеют хорошо выраженную внутреннюю эластическую мембрану. Для медики характерно «перистое» расположение гладкомышечных волокон, редкая встречаемость миоцитов с просветленной

околоядерной зоной. Адвентиция хорошо развитая с мощными коллагеновыми, эластическими волокнами, окружающими продольные пучки и единичные гладкомышечные клетки. Наши данные согласуются с результатами исследований В. И. Маркова, А. В. Барова и И. И. Маркова (2015), которые наблюдали в венах мышечного типа у человека внутреннюю эластическую мембрану сплошную или расщепленную на два-три слоя. В средней оболочке они отмечали миоциты, образующие пучки, состоящие из трех-пяти клеток, располагающихся в 6-10 слоев.

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%. Толщина стенки правой рубцовой вены увеличилась в 3,53 раза, интимы – в 1,67, медиа – в 6,11, адвентиции – 2,76 раза.

Характерным является увеличение толщины средней оболочки, преимущественно за счет увеличения количества слоев гладкомышечных клеток и рыхлой соединительной ткани, до 18-месячного возраста. Доля медиа в процентном выражении увеличивается от 24,27% у новорожденных (1 сутки) до 41,32% от общей толщины стенки у животных в 18 месяцев. В более старших возрастных группах толщина медиа увеличивается, преимущественно, за счет соединительной ткани. При утолщении стенки сосуда доля медиа уменьшается за счет увеличения доли адвентиции. С. Н. Чебаков (2011, 2012) в своих исследованиях также показал, что у маралов за весь постнатальный период линейные показатели желудочно-кишечных вен увеличиваются в среднем в 3-3,5 раза до четырехлетнего возраста животных.

Морфометрические параметры миоцитов медиа статистически неоднородны во всех возрастных группах. Площадь ядра и цитоплазмы миоцитов постепенно увеличиваются с возрастом, ядерно-цитоплазматическое отношение меняется неоднозначно. Наши данные по этому вопросу согласуются с результатами исследований О. Я. Кауфман (1979), наблюдавшим гипертрофию гладкомышечных клеток и выработку ими коллагена в стенке сосудов.

Индекс Керногана примерно в 4 раза меньше, чем в одноименных артериях. В левой желудочной вене он до трехмесячного возраста достоверно увеличивается, к восемнадцатимесячному возрасту достоверно снижается, а затем достоверно повышается. 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 остается стабильным. По сравнению с суточным возрастом он достоверно увеличивается, а по сравнению с другими возрастными группами у молодых животных можно сказать, что он не изменяется.

Наши данные согласуются со сведениями П. В. Груздева (1968), В. А. Мещерякова (2009, 2012, 2014) и Н. П. Барсукова с соавт. (2017) о наличии клапанов в магистральных венах желудка у жвачных животных.

По нашему мнению, венозный отток находится под большим влиянием сил, действующих на их стенку, условий гемодинамики в венах разных отделов желудка, что обуславливает неодинаковое строение их стенок, и согласуются с мнением Н. Г. Хлопина (1961) по этому вопросу.

2.2.3. Органное кровеносное русло желудка крупного рогатого скота

В данном разделе изложены результаты научных исследований, опубликованные в научных статьях П. В. Груздева, В. М. Шпыговой (2003, 2004, 2005), В. М. Шпыговой (2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2017, 2018, 2019), В. М. Шпыговой, О. И. Севостьяновой (2009), В. М. Шпыговой, Д. Р. Арзуманян, Э. В. Дахкурян (2013), В. М. Шпыговой, А. Н. Квочко (2018), В. М. Шпыговой, А. Н. Квочко, О. В. Дилековой (2018), V. M. Shpygova, O. V. Dilekova, V. V. Mikhaylenko, V. A. Meshcheryakov, N. A. Pisarenko (2018), V. M. Shpygova, O. V. Dilekova, A. N. Kvochko, S. N. Lutsuk, V. V. Mikhaylenko (2019), которые содержат уточненные, расширенные и новые сведения.

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

Источниками кровоснабжения рубца являются правая рубцовая (a. ruminalis dextra), левая рубцовая (a. ruminalis sinistra) и сеткорубцовая артерии (a. ruminoreticularis).

Органные артерии первого порядка входят в стенку рубца преимущественно под острым и прямым углами. Диаметр их варьирует от 200,32 до 246,40 мкм. Большинство сосудов лептоареального типа с индексом менее 60, длина относится к ширине сосуда как 2:1.

Органные артерии рубца образуют сплетения, которые в соответствии с гистотопографией стенки можно разделить на подсерозное, межмышечное и подслизистое.

Проходя под серозной оболочкой, мышечные артерии первого порядка отдают в самом начале извитые артериолы диаметром 43-50 мкм в глубь лежащий слой и в рыхлую соединительную ткань серозной оболочки. Под серозной оболочкой они формируют крупнопетлистую сеть подсерозного сплетения, тесно связанного с артериальным руслом мышечной оболочки и подслизистым сплетением.

Кровоснабжение мышечной оболочки происходит, в основном, за счет проходящих через нее сосудов, а также частично через артерии подслизистого сплетения. Внутрстеночные артерии проходят сначала вдоль мышечных пучков продольного, а затем вдоль волокон кольцевого слоев. Соединяясь между собой, артерии образуют в каждом слое сетчатое сплетение с прямоугольными ячейками, а между слоями – густую сеть анастомозов (рисунок 100, 101).

В мышечной оболочке внутрстеночные артерии отдают ветви первого и второго порядков, и в подслизистом слое делятся на ветви третьего – седьмого порядков. Артериальная васкуляризация мускульных тяжей рубца происходит через внутрстеночные артерии, отходящие от магистральных сосудов, которые, как правило, расположены в желобах рубца.



Рисунок 100 – Межмышечное артериальное сплетение вентрального мешка рубца. Самец, возраст 30 суток. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий). Расслоенный препарат.

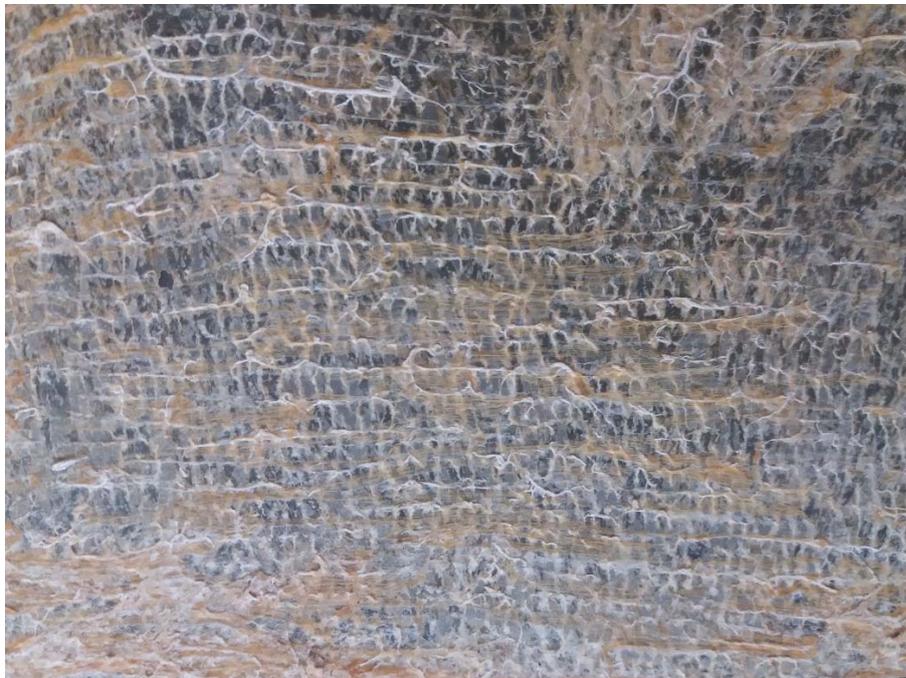


Рисунок 101 – Межмышечное артериальное сплетение вентрального мешка рубца. Самец, возраст 18 месяцев. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий). Расслоенный препарат.

Интрамуральные артерии направляются в сторону свободного края мускульных тяжей, где дихотомически делятся и анастомозируют с соседними артериями по типу артериальных дуг. Ветви и веточки этих артерий образуют в толще мускульных тяжей густое артериальное сплетение.

Как известно, проходя в подслизистую основу, внутрисстеночные сосуды формируют подслизистое сплетение, являющимся основным сосудистым «коллектором», для мышечной и слизистой оболочек.

У новорожденных телят в возрасте 1 сутки 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 ассиметричны, между ними просматривается слабая сеть смежных и противоположных анастомозов. Видны только длинные и средние внутрисстеночные артерии, короткие артерии не просматриваются. Длинные артерии характеризуются как маловетвистые с делением ветвей до третьего порядка. Больше встречается ассиметричных 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 тонких сосудистых веточки. Ветви четвертого-пятого порядков являются крупными артериолами (таблица 21).

К трехмесячному возрасту сосуды в подслизистой основе ветвятся до четвертого-пятого порядка в краниальном мешке и до четвертого в других отделах рубца. Внутрисосудовые и межсосудовые анастомозы хорошо просматриваются, но не обильны, что связано с обеспечением адекватного кровоснабжения органа. Звенья сосудов первого, второго, третьего и четвертого порядков по диаметрам уменьшается друг относительно друга в 1,37, 2,0 и 1,83 раза соответственно.

В возрасте 6 месяцев в рубце четко видны длинные, средние и короткие артерии с делением ветвей до четвертого-пятого порядков. Они характеризуются как многоветвистые и симметричные. Наряду с одноствольными артериями встречаются и двуствольные лептоареального типа. Хорошо выражено подслизистое сплетение, внутрисосудистые, межсосудистые и противоположные анастомозы, среди смежных и противоположных анастомозов преобладают равнокалиберные сосуды. В сосочки рубца направляются от 4 до 8 сосудов (рисунок 102).

К восемнадцатимесячному возрасту сосуды подслизистого сплетения ветвятся до седьмого порядка. Каждый последующий порядок ветвления имеет диаметр меньше предыдущего в 1,38, 1,64, 1,30, 1,28, 1,41 и 1,95 раза соответственно. Хорошо видны одно- и двуствольные артерии с низким, средним и высоким уровнем деления (рисунок 103-107).

Одно- и двуствольные артерии в рубце характеризуются по длине – длинные, средние и короткие; по степени ветвления – много-, средне- и маловетвистые; по направлению – продольные, поперечные и косые; по симметрии – симметричные и асимметричные; по характеру стволов – прямые, дугообразные и извилистые. В подслизистом сплетении артерии имеют направленность ветвей специфичную для каждого отдела рубца.

В дорсальном мешке рубца – это идущие параллельно друг другу сосуды, с преобладанием поперечных и противоположных анастомозов, также направленных параллельно друг другу.

В каудальных слепых мешках рубца они, анастомозируя между собой, формируют паутинообразное сплетение.

В вентральном мешке сосуды также, как и в дорсальном направлены параллельно друг другу, преобладают одно- и двуствольные артерии с акстаапикальным уровнем ветвления.

В краниальном мешке одноствольные артерии образуют многочисленные анастомозы углообразные и сетевидные по форме, равно- и разнокалиберные.

Таблица 21 – Динамика диаметров органных артерий мышечного типа рубца в постнатальном онтогенезе (n=70)

Органные артерии	Диаметр сосудов по возрастным группам, мм						
	1 сутки	30 суток	3 месяца	6 месяцев	18 месяцев	3-5 лет	8-10 лет
1-го порядка	0,57±0,10	0,69±0,11*	1,15±0,15*	1,51±0,12*	2,18±0,11*	2,29±0,12*	2,41±0,17*
2-го порядка,	0,34±0,11	0,53±0,13*	0,84±0,14*	1,14±0,11*	1,57±0,13*	1,63±0,15*	1,69±0,12
3-го порядка	0,18±0,11	0,21±0,11	0,42±0,14*	0,58±0,13*	0,96±0,11*	1,03±0,14*	1,13±0,14*
4-го порядка	-	-	0,23±0,12	0,32±0,12*	0,74±0,14*	0,73±0,13	0,74±0,11
5-го порядка	-	-	-	0,24±0,11	0,58±0,12*	0,60±0,14	0,62±0,15
6-го порядка	-	-	-		0,41±0,11	0,42±0,10	0,44±0,12
7-го порядка					0,21±0,05	0,21±0,10	0,23±0,12

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05



Рисунок 102 – Подслизистое артериальное сплетение краниального мешка рубца. Самец, возраст 6 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка тушью с 5% желатином.



Рисунок 103 – Паутинообразное подслизистое артериальное сплетение каудовентрального слепого мешка рубца. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).



Рисунок 104 – Подслизистое артериальное сплетение верхушки каудовентрального слепого мешка рубца. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).



Рисунок 105 – Подслизистое артериальное сплетение правой поверхности вентрального мешка рубца. Самка, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).



Рисунок 106 – Подслизистое артериальное сплетение вентрального мешка рубца. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 107 – Подслизистое артериальное сплетение боковой стенки каудо-вентрального слепого мешка рубца. Самка, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

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. Самые мелкие сосуды межсосочковых пространств имеют диаметр у взрослого крупного рогатого скота $16,07 \pm 0,28$ мкм.

Во всех исследуемых возрастных группах наиболее часто встречаются одно- и двуствольные узкополюные артерии, с индексом сосудов 30–50, углами отхождения ветвей 20–45 градусов. Чаще встречаются сосуды 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. Как известно, узкополюные артерии способствуют более быстрому движению крови. Вполне возможно, что это связано с интенсивным обменом веществ в этих частях рубца. Очень редко в рубце встречаются артерии широкополюного типа. Ширина их сосудистого поля преобладает над длиной и относится как 2:1, 3:1 и 4:1, индекс сосудов варьирует от 70 до 90. Наши данные по этому вопросу согласуются с результатами исследований В. А. Беляева (1991, 1993), Е. В. Бондарь (1995), П. В. Груздева, Е. В. Бондарь (2005).

В стенке рубца животных трехмесячного возраста и старше преобладают симметричные, многоветвистые сосуды с многочисленными внутрирусловыми и межрусловыми 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 артерии от ветвей внутриваночных сосудов первого, пятого, шестого и седьмого порядков. В сосочки входит от 6 до 12 артерий.

2.2.3.2. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла рубца крупного рогатого скота

От мышечных артерий первого прядка, отходящих от источников кровоснабжения рубца в серозную оболочку отходят сосуды, являющиеся крупными артериолами, образуя микрососудистые единицы – модули в виде многоугольных ячеек, ориентированных преимущественно вдоль органа. Параллельно крупным артериолам проходят коллатеральные артериолы, диаметр которых у новорожденных телят в возрасте 1 сутки в 1,58, у коров восьми - десяти лет – в 2,59 раза меньше, чем крупных артериол, так как их может быть несколько (рисунок 108, 109).

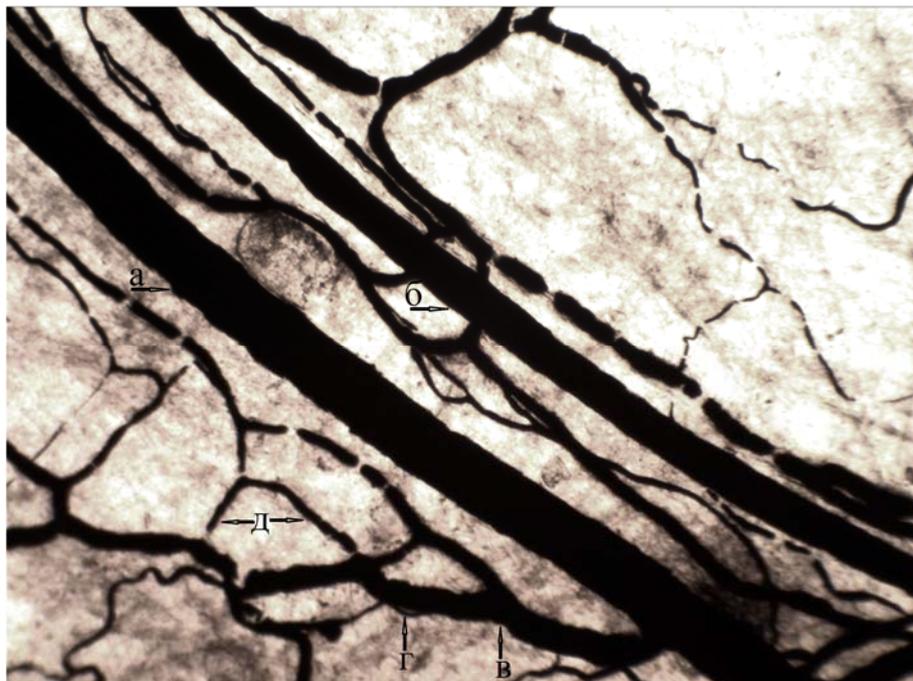


Рисунок 108 – Артерии подсерозного сплетения рубца: а – крупная артериола, б – коллатеральная артериола, в – терминальная артериола, г – прекапиллярная артериола, д – капилляры. Самец, возраст 1 сутки. Инъекция артерий тушью с 5% желатином. Расслоенный препарат. Ув. $\times 80$.

Крупные артериолы отдают терминальные артериолы под углом от 30 до 90 градусов, но чаще – близким к прямому. От терминальных артериол отходят прекапиллярные артериолы преимущественно под острым углом от 45

до 70 градусов, редко встречаются и углы более 90 градусов. Угол ветвления капилляров от 70 до 120 градусов.

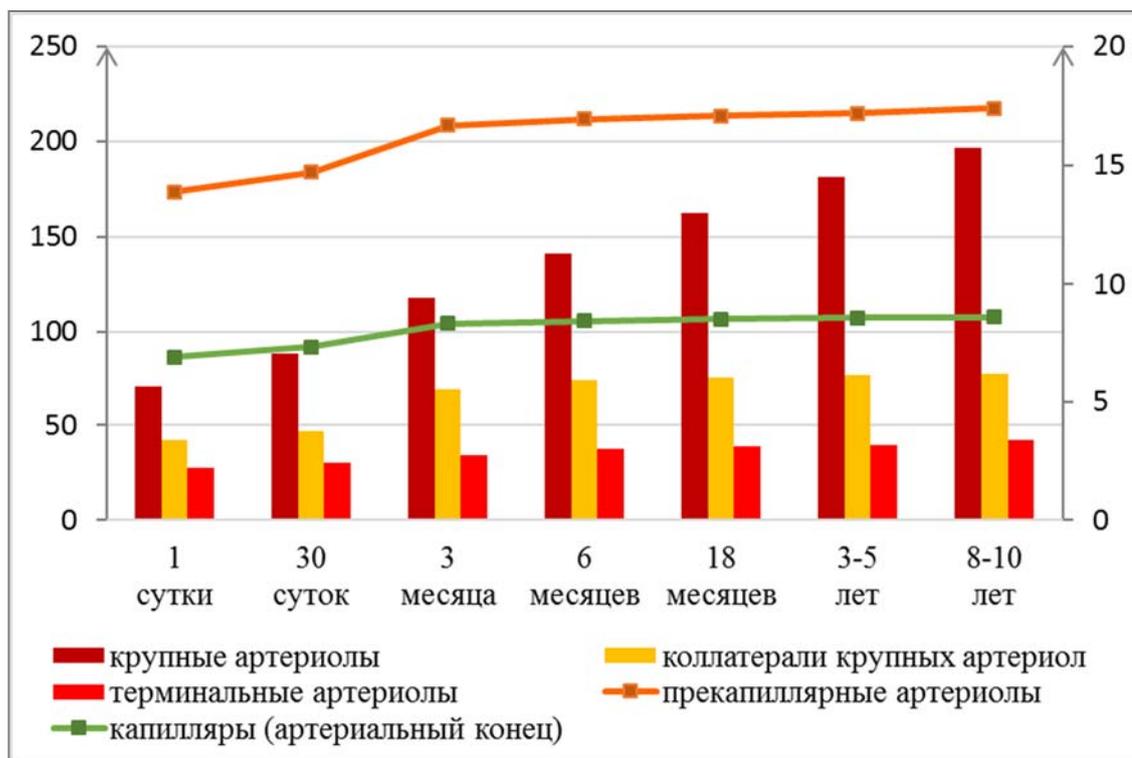


Рисунок 109 – Возрастные изменения диаметров артериальных звеньев гемомикроциркуляторного русла подсерозного сплетения рубца.

Капиллярное звено гемомикроциркуляторного русла подсерозного сплетения делится на артериальный и венозный концы, причем диаметр последнего достоверно превышает диаметр первого у новорожденных животных суточного возраста на 21,64%, у взрослых животных в возрасте восьми - десяти лет – на 7,37% (рисунок 110).

Посткапиллярные вены за исследуемый период достоверно увеличиваются в диаметре на 22,99%. Незначительный прирост диаметра посткапиллярных вен мы связываем со значительным увеличением их количества.

Собирательные вены достоверно увеличиваются в диаметре на 66,89% в течение исследуемого периода.

Мышечные вены увеличиваются в диаметре наиболее значительно – в 3,17 раза, мы это связываем с тем, что они формируются в подслизистом сплетении и из подсерозного принимают собирательные вены, а сами вливаются

в вены мышечного типа второго-третьего порядков у телят в возрасте 1 сутки, второго-шестого порядков у животных восьми - десяти лет.

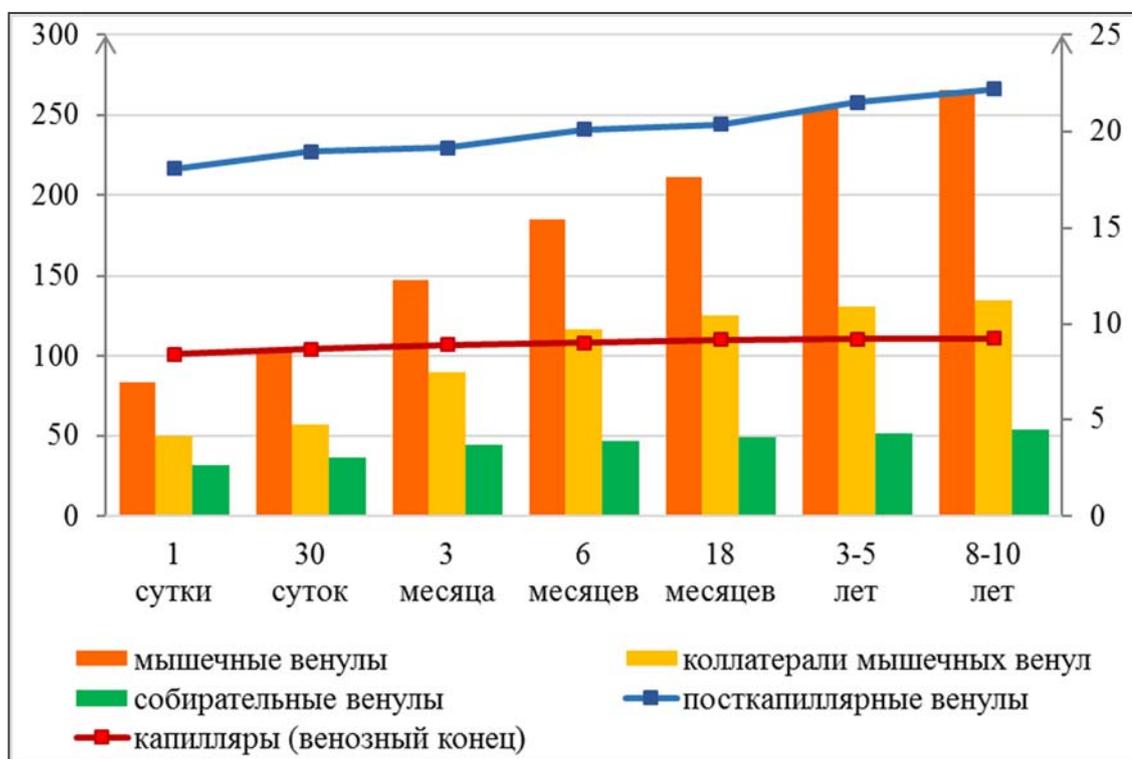


Рисунок 110 – Возрастные изменения диаметров венных звеньев гемомикроциркуляторного русла подсерозного сплетения рубца.

Пройдя через серозную оболочку, внутривенные артерии проходят сквозь мышечную, отдавая в нее сосуды и, формируя, в мышечной оболочке обширное межмышечное сплетение, кровеносные сосуды которого обильно анастомозируют в пределах одного слоя и между слоями. В каждом слое сосуды, проходящие параллельно мышечным пучкам, являются преимущественно капиллярами диаметром от 3,0 до 7,0 мкм. Они образуют мелкие сети с прямоугольными ячейками. Углы ветвления чаще всего близки к 90 градусам, но встречаются углы ветвления от 21 до 60 градусов (рисунок 111).

У телят в возрасте 1 сутки внутривенные 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.

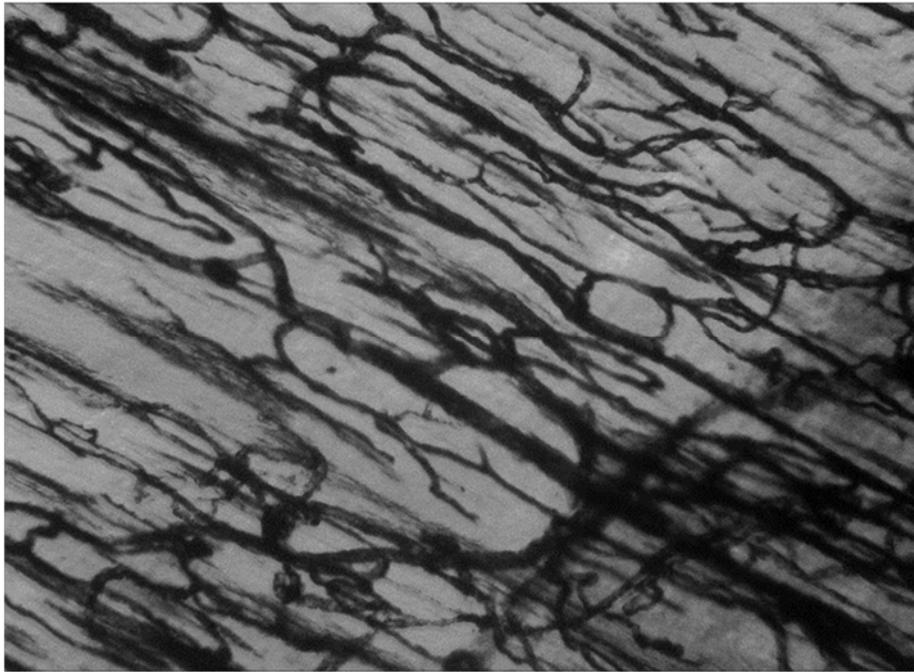


Рисунок 111 – Капиллярная сеть мышечного слоя рубца. Самец, возраст 3 месяца. Инъекция тушью с 5% желатином. Расслоенный препарат. Ув. $\times 80$.

Из подслизистого сплетения одни ветви направляются обратно в мышечную оболочку, а другие – в слизистую оболочку, где снабжают кровью капилляры будущих сосочков, которые в этом возрасте имеют вид бугорков в дорсальном мешке, а в краниальном мешке их длина может достигать 0,5 см.

От ветвей второго-третьего порядков отходят крупные артериолы диаметром 44-58 мкм, которые образуют преимущественно прямолинейные анастомозы между дистальными ветвями внутриорганных артерий. От прямолинейных анастомозов отходят извитые, или спиралевидные терминальные артериолы. Как известно, анастомозы и спиралевидной формы сосуды являются последней инстанцией выравнивания локальных гемодинамических отношений на входе в систему гемомикроциркуляции (рисунок 112). Углы отхождения терминальных артериол от крупной артериолы близки к прямому. Прекапиллярные артериолы - сосуды третьего порядка имеют более острый угол отхождения, однако встречаются и углы более 90 градусов. В капиллярном русле угол ответвления преимущественно острый, не менее 50 градусов.



Рисунок 112. Анастомозы между ветвями четвертого порядка посллизистого сплетения дорсального мешка рубца: а – прямолинейные артериолы; б – спиралевидные артериолы. Самец, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 40$.

Как известно, благодаря множеству связей анастомозирующих артериол, с одной стороны, с артериями мышечного типа, а с другой – с прекапиллярами и капиллярами, создаются однородные условия для доставки крови в капиллярный бассейн. При таком способе построения артериального звена микроциркуляторного русла, нарушение функционирования каждого сосуда может быть компенсировано работой соседних артериол за счет перераспределения крови по анастомозам. В подслизистом сплетении рубца телят наблюдаются различные структурные варианты артериол: в виде дуг или аркад и спиралевидные. Как известно, гемодинамическое значение спиралевидных артериол - менять направление тока крови и силы пульсового толчка. В подслизистом сплетении наблюдается большое количество артериоло-венулярных анастомозов по типу шунтов во всех возрастных группах исследуемых животных (рисунок 113). Артериола, формирующая шунт может делиться на два или три, редко большее количество сосудов перед вхождением в венулу. Шунт был наполнен инъецируемым раствором до входа в венулу, а венулы оставались

аутоинъецированными кровью, смешивания крови и раствора не наблюдалось, что характерно для истинных шунтов.

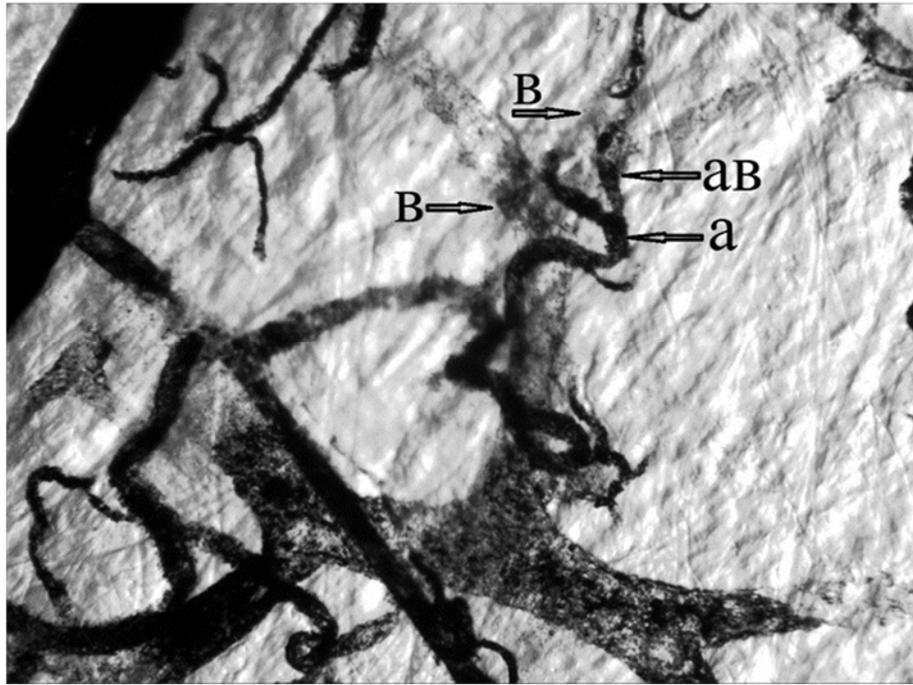


Рисунок 113 – Артериоло-венулярные анастомозы по типу шунта в подслизистой основе вентрального мешка рубца: а – артериола, в – венула; ав – артериоло-венулярный анастомоз. Самец, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Инъекция артерий тушью с 5% желатином, вен – аутоинъекция кровью. Ув. $\times 80$.

В рубце новорожденных телят в возрасте до 3-х суток в уже сформированные сосочки и к бугоркам слизистой оболочки рубца из подслизистого сплетения от ветвей внутривеночных сосудов первого-третьего порядков подходит одна тонкая артериальная веточка. Она проходит в центре сосочка, и мы называем ее *центральной артерией сосочка*. К седьмому дню в сосочках при наливке слабо просматриваются еще и две *краевые артерии сосочка* (рисунок 114).

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 соответственно. Формирующие густую сосудистую сеть сосочка капилляры в связи с их подэпителиальной локализацией не представляется возможным достоверно измерять по этой методике, о них будет сказано позже (таблица 22).

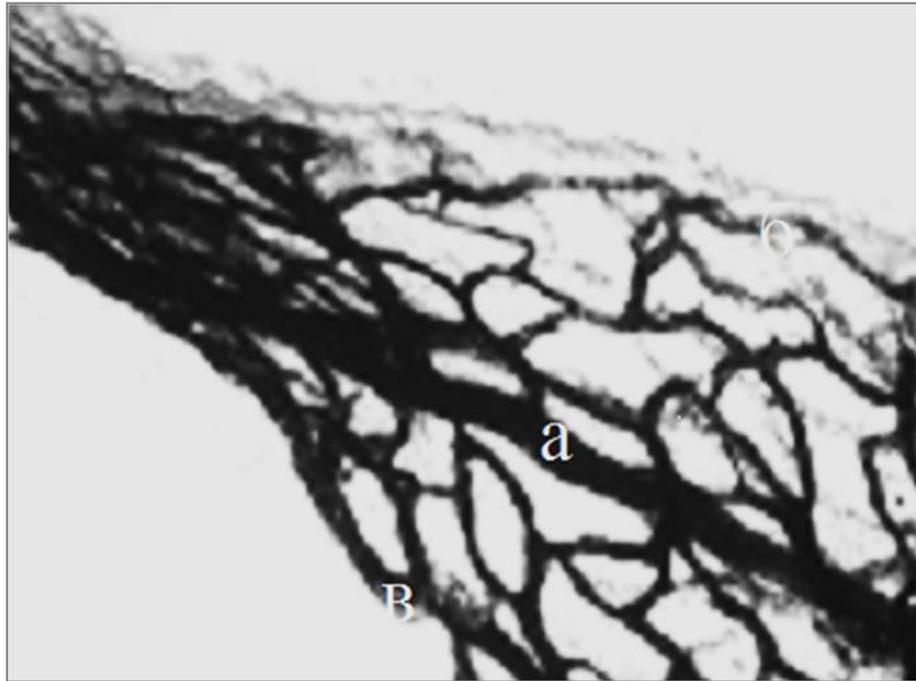


Рисунок 114 – Артериальная васкуляризация сосочка рубца: *a*- центральная артериола, *б* и *в* – краевые артериолы сосочка. Самец, возраст 1 сутки. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 100$.

В возрасте телят до 30 суток отмечается достоверное увеличение диаметра *центральной сосочковой артериолы* на 37,76%, краевых – на 40,60%. Сосуды, отходящие от центральной и, анастомозирующие с краевыми артериолами являются терминальными артериолами и ветвятся до прекапилляров.

В возрасте трех месяцев диаметры центральной и краевых артерий увеличиваются на 38,9% и 47,9% соответственно. В микроциркуляторном русле сосочка просматриваются пять звеньев. Кроме центральной и краевых артериол в сосочек входят еще 2-3 коротких сосуда.

В возрасте шести месяцев четко видны длинные, средние и короткие артерии с делением на ветви ближе к середине сосочка. В сосочки рубца отходят

веточки от ветвей внутривеночных сосудов первого-пятого порядков. Диаметр центральной сосочковой артерии, достигающей верхушки сосочка равен $72,4 \pm 2,1$ мкм, краевых артериол – $40,66 \pm 0,40$ мкм. Наиболее крупные по диаметру артерии проходят в середине сосочка, а более тонкие расположены ближе к краям сосочка, диаметры всех звеньев микроциркуляторного русла сосочков достоверно увеличились, кроме прекапиллярных артериол.

У животных в восемнадцатимесячном возрасте диаметр центральной артериолы увеличился в 1,81 раза, краевых – в 1,84 раза. В связи с возрастом происходят значительные изменения в кровеносном русле сосочков рубца. У животных в возрасте 18 месяцев в сосочки рубца входят от 6 до 12 сосудов (в зависимости от формы сосочков): центральная, краевые и несколько крупных артериол, которые, ветвясь, формируют звенья гемомикроциркуляторного русла сосочка. Более крупные артериолы в области верхушки сосочка дихотомически делятся на две одинаковые по диаметру ветви и анастомозируют между собой по типу артериальных дуг (рисунок 115, 116).

У животных трех-пяти лет и старше центральные и краевые артерии увеличиваются в диаметре на 8,28% и 5,85% по сравнению с предыдущей возрастной группой. Ветвление сосудов и густота звеньев зависят от высоты и ширины сосочков.

Как известно, развитие сосочков рубца играет важную роль в становлении процесса пищеварения в многокамерном желудке, так как процессы всасывания напрямую зависят от площади соприкосновения с пищевой массой и развития обменного звена гемомикроциркуляторного русла сосочков – капилляров.

Подэпителиальные сосуды сосочков рубца претерпевают значительные изменения у животных исследуемых возрастов (рисунок 117).

Таблица 22 – Возрастные изменения диаметров артериального звена гемомикроциркуляторного русла сосочков рубца (n=70), M±m

Артерии со- сочка	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки	30 суток	3 месяца	6 месяцев	18 месяцев	3-5 лет	8-10 лет
Центральная	21,13±1,63	29,11±0,43*	40,45±0,84*	72,4±2,1†*	130,70±3,6†*	141,52±2,85*	143,70±3,76
Краевая	14,53±0,39	20,43±0,54*	30,23±0,31*	40,66±0,40*	74,93±2,15*	79,31±2,27*	81,93±2,38
Крупные арте- риолы	-	-	29,75±0,47*	41,52±0,46*	53,18±1,79*	56,43±1,52	57,18±1,35
Терминальные артериолы	-	21,13±1,61*	20,81±0,27*	25,12±0,36*	32,26±1,18*	34,39±1,15	34,73±1,14
Прекапилляр- ные артериолы	12,42±0,97	14,12±0,69	14,28±0,30	14,62±0,16	15,25±0,57*	15,84±0,34	15,87±0,62
Капилляры	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05

Рисунок 115 – Кровоснабжение полуовальной формы сосочка рубца. Самка, возраст 18 месяцев. Просветленный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 12$.



Рисунок 116 – Кровоснабжение нитевидной формы сосочка рубца. Самка, возраст 18 месяцев. Просветленный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 12$.

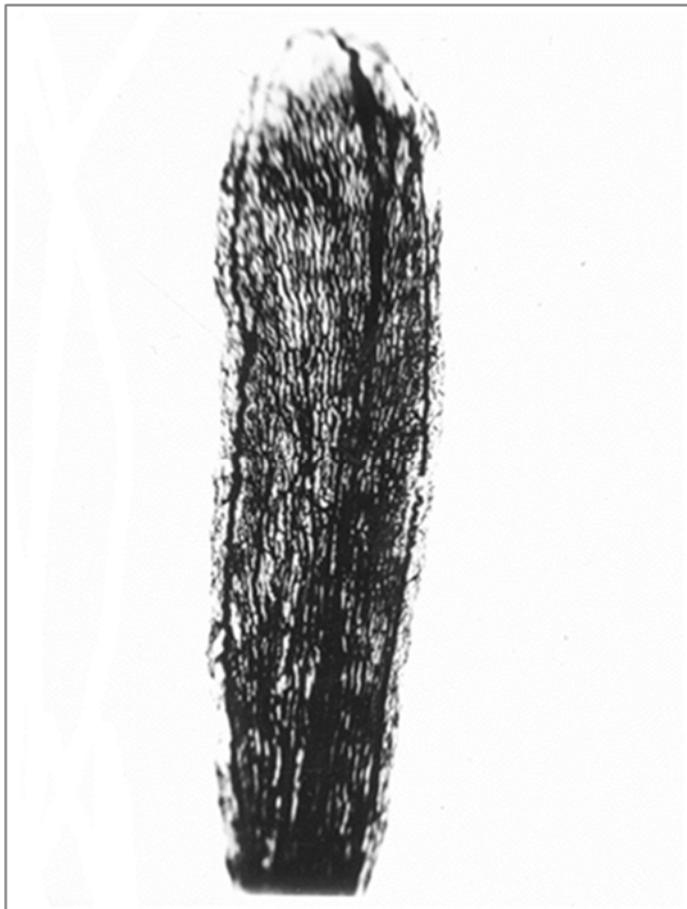




Рисунок 117 – Динамика диаметра подэпителиальных капилляров сосочков собственной пластинки слизистой оболочки рубца в постнатальном онтогенезе.

У новорожденных животных в возрасте 1 сутки подэпителиальные сосуды сосочков собственной пластинки слизистой оболочки являются капиллярами диаметром $6,37 \pm 0,07$ мкм (рисунок 118, 119). Кроме того, было установлено, что α -SMA⁺ клетки в собственной пластинке слизистой оболочки сосочков рубца локализуются в средней части поперечного среза, в его рыхлой соединительной ткани, так как эпителиальные гребни и сосочковые зоны собственной пластинки слизистой оболочки еще не развиты.

К тридцатисуточному возрасту диаметр подэпителиальных капилляров достоверно увеличивается на 12,71% и в абсолютном выражении достигает значения $7,18 \pm 0,28$ мкм (рисунок 120). 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.

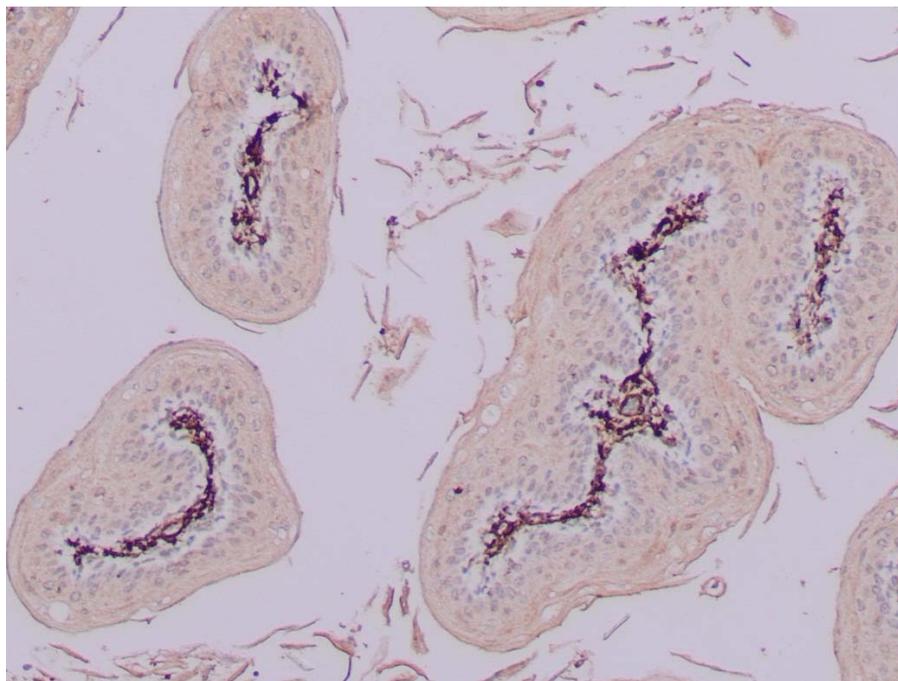


Рисунок 118 – α -SMA⁺ клетки в собственной пластинке слизистой оболочки сосочков рубца. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Самка, возраст 1 сутки. Ув. $\times 100$.

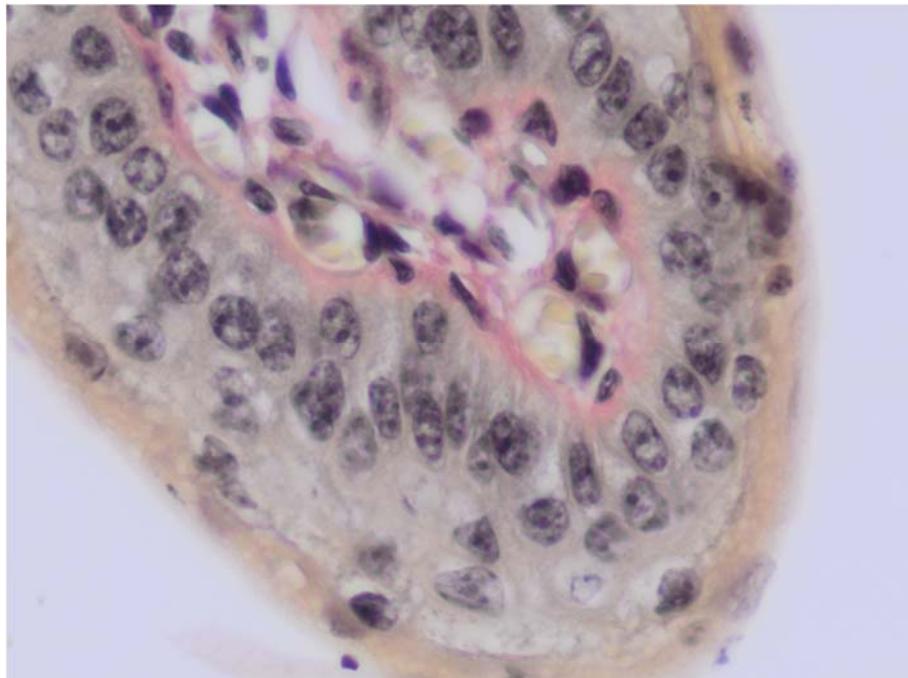


Рисунок 119 – Подэпителиальные капилляры сосочков рубца. Окраска по Ван Гизон. Самка, возраст 1 сутки. $\times 400$.

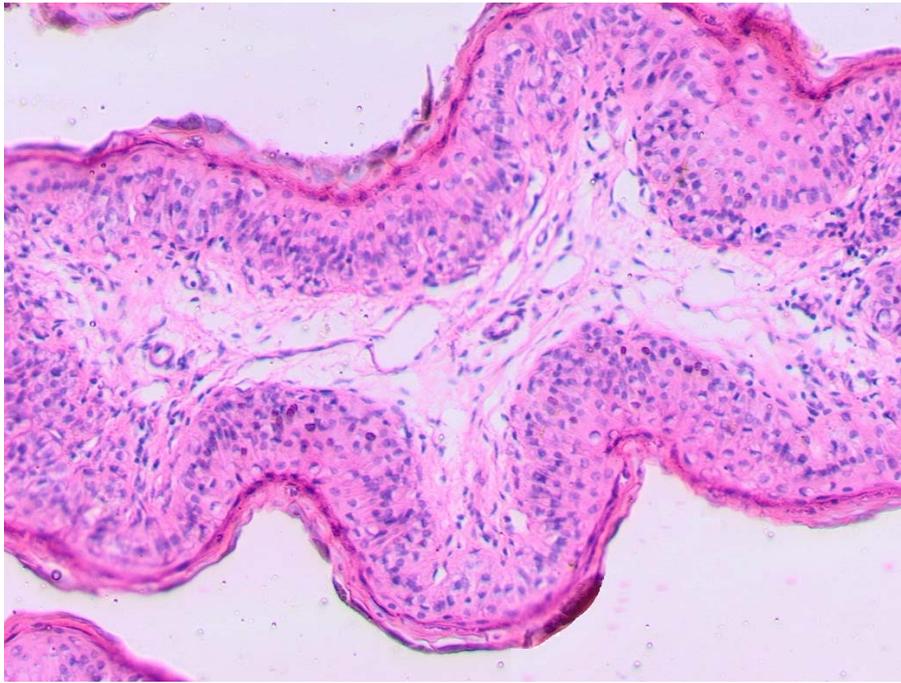


Рисунок 120 – Артериолы и венулы на поперечном срезе сосочка рубца. Самка, возраст 30 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 100$.

У животных с трех- до восемнадцатимесячного возраста диаметр подэндотелиальных капилляров достоверно не изменяется (рисунок 121-123).

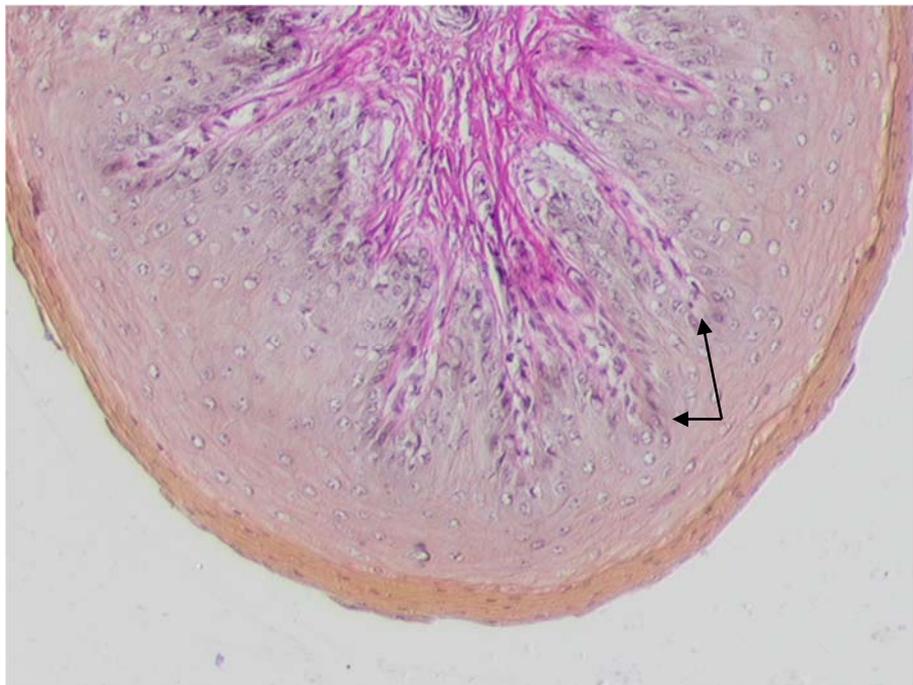


Рисунок 121 – Поперечный срез сосочка вентрального мешка рубца. Вращение сосочков собственной пластинки слизистой оболочки в эпителий сосочка. Самец, возраст 6 месяцев. Окраска по Ван Гизон. Ув. $\times 100$.

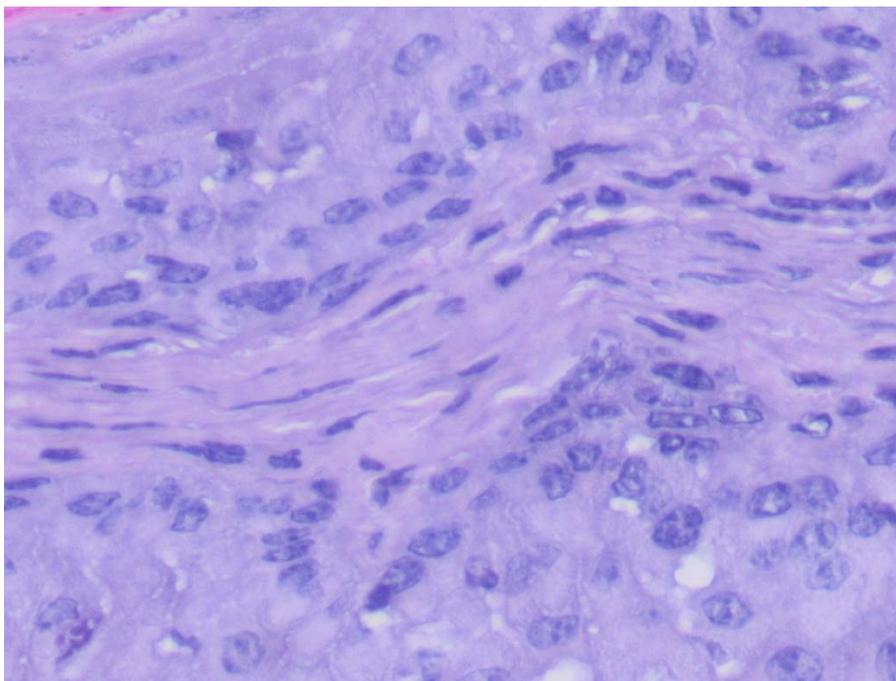


Рисунок 122 – Подэпителиальные капилляры на поперечном срезе сосочка рубца цилиндрической формы. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

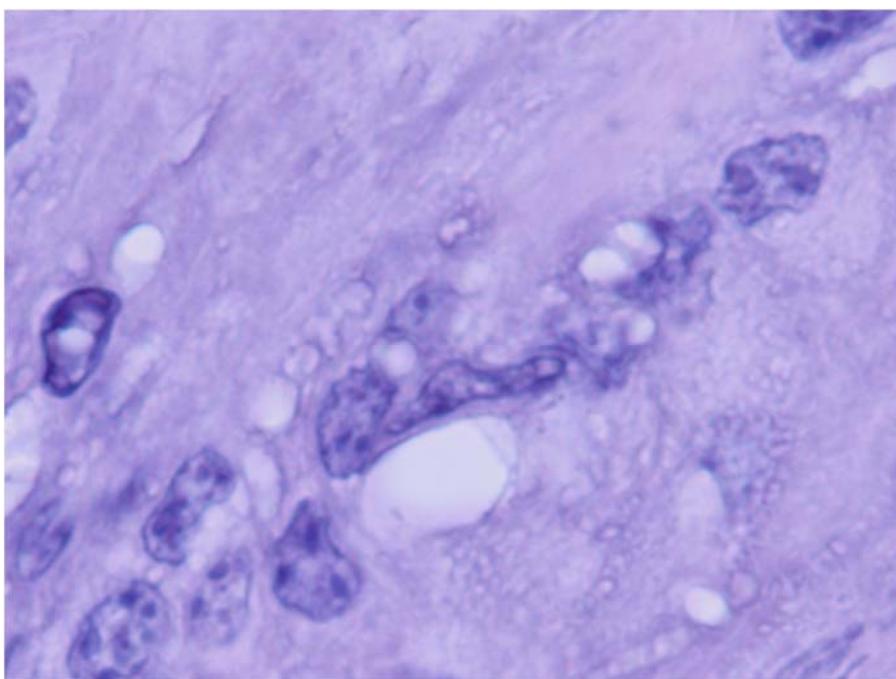


Рисунок 123 – Подэпителиальные капилляры на поперечном срезе сосочка рубца цилиндрической формы. Самка, возраст 18 месяцев. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 1000$.

У лактирующих животных в возрасте 3-5 лет и старше отмечается достоверное значительное увеличение диаметров подэндотелиальных капилляров в сосочках собственной пластинки слизистой оболочки рубца (рисунок 124).

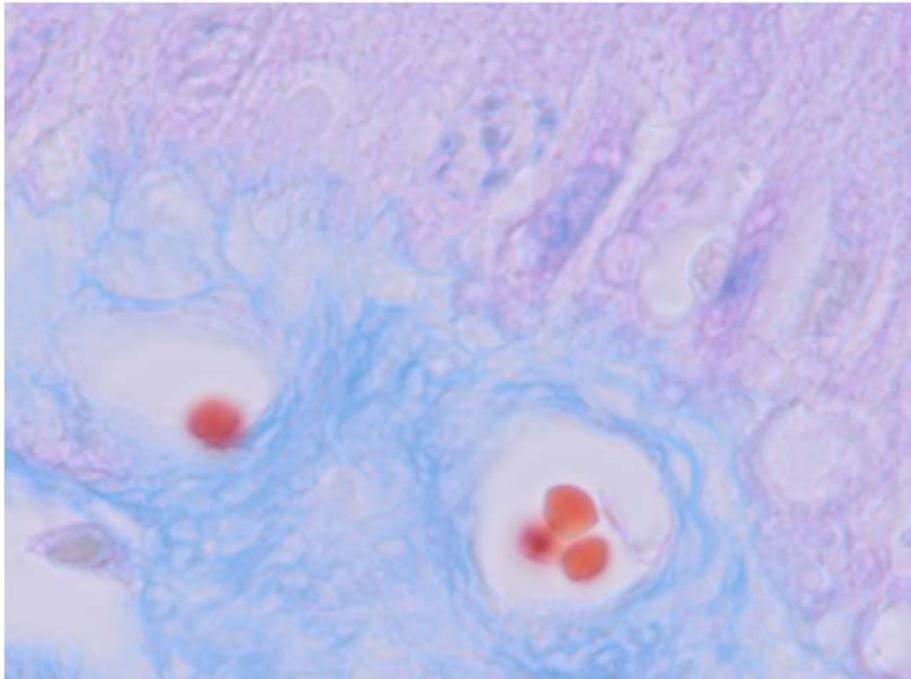


Рисунок 124 – Поперечный срез сосочка вентрального мешка рубца. Расширенные подэндотелиальные капилляры соединительнотканного сосочка. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Маллори. Ув. $\times 1000$.

Посткапиллярные вены сосочков образуются от слияния 2-4 капилляров, которые дают начало собирательным венам, направляющимся в основу слизистой оболочки сосочков. Собирательные вены образуют мышечные вены сосочков, количество которых зависит от возраста животных и ширины сосочков. У новорожденных телят в возрасте 1 сутки венозное русло слизистой оболочки рубца формируется в сосочках, бугорках будущих сосочков и межсосочковых пространствах посткапиллярами, собирательными и мышечными венами (таблица 23).

У животных тридцатисуточного возраста отмечается достоверное увеличение диаметров всех звеньев гемомикроциркуляторного русла. Диаметр посткапиллярных венул увеличивается на 21,32%, собирательных венул – на 8,68%, мышечных – 12,74%.

Таблица 23 – Возрастные изменения диаметра капилляров и венозного звена гемомикроциркуляторного русла сосочков рубца в постнатальном онтогенезе (n=70)

Вены сосочка	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Капилляры	6,37±0,07	7,18±0,28*	7,72±0,26	7,81±0,24	7,93±0,31	10,02±0,23*	10,23±0,34
Посткапиллярные вены	14,54±0,15	17,64±0,56*	17,29±0,59	17,64±0,68	18,56±0,68	50,73±3,18*	52,17±3,28
Собирательные вены	23,63±0,34	25,68±0,62*	32,51±0,21*	39,88±1,41*	41,07±0,96	54,83±1,70*	57,74±1,22
Мышечные вены	25,11±1,22	28,31±1,34*	36,02±0,29*	41,84±0,82*	79,80±2,20*	91,22±4,06*	94,26±1,37

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p <0,05

У животных трехмесячного возраста достоверно увеличиваются в диаметре только собирательные и мышечные венулы на 26,60% и 27,23% соответственно, проходящие в средней части сосочков. Последние, расположены ближе к основанию сосочков.

У животных шестимесячного возраста диаметры посткапилляров остаются стабильными, диаметры собирательных и мышечных венул достоверно увеличиваются на 22,70% и 16,17% соответственно.

У животных шестимесячного возраста диаметры посткапилляров остаются стабильными, диаметры собирательных и мышечных венул достоверно увеличиваются на 22,70% и 16,17% соответственно.

У животных восемнадцатимесячного возраста достоверно увеличиваются только диаметры мышечных венул в 1,91 раза (рисунок 125, 126). В листовидных, ланцетовидных, полуовальных, двух- и трехраздельных сосочках насчитывается от 8 до 20 вен, а в более узких – нитевидных и цилиндрических их наполовину меньше (4-10).

У лактирующих коров трех-пяти лет и старше достоверно увеличиваются диаметры всех звеньев микроциркуляторного русла. Особенно значимые увеличения происходят в посткапиллярных венулах. 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 127-130). Есть предположение, что через стенку посткапилляров осуществляется обмен веществ между кровью и интерстицием. 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 (рисунок 131). 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.

Рисунок 125 – Венозная васкуляризация грушевидной формы сосочка рубца. Самка, возраст 18 месяцев. Просветленный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 12$.

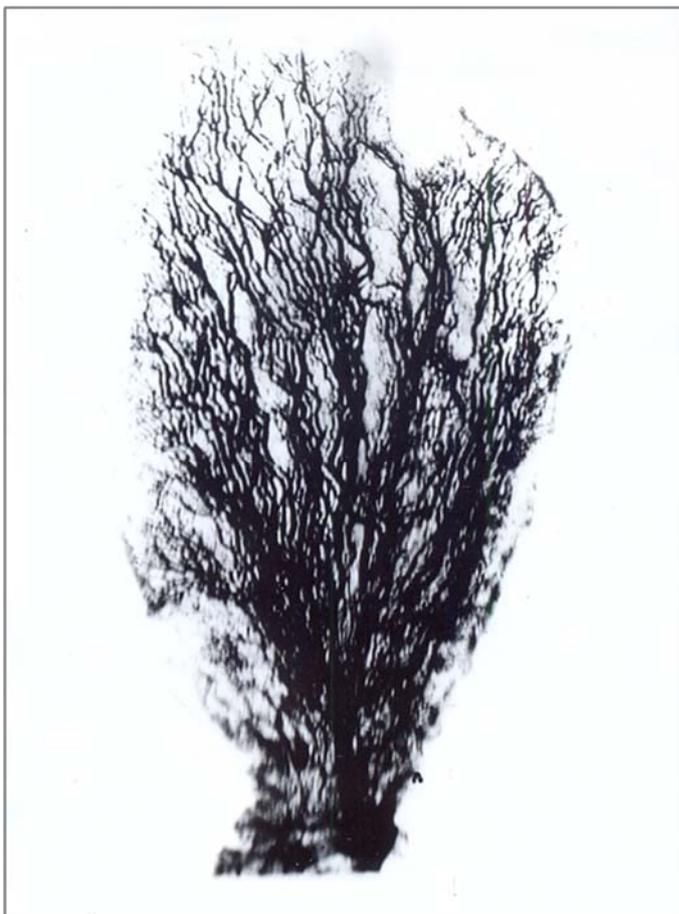


Рисунок 126 – Венозная васкуляризация грушевидной формы сосочка рубца с изрезанными краями. Самка, возраст 18 месяцев. Просветленный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 12$.



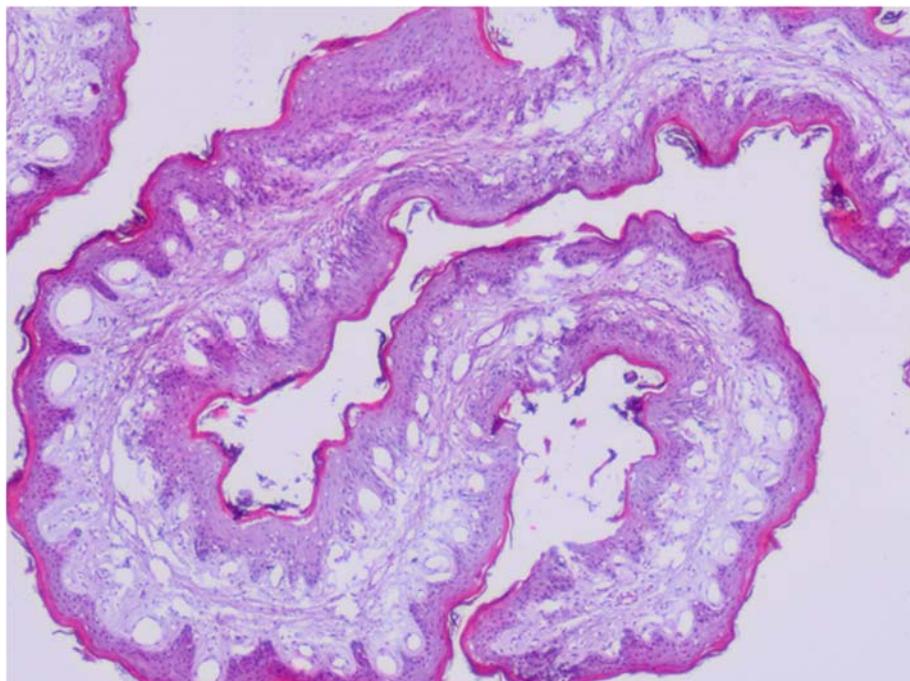


Рисунок 127 – Поперечный срез сосочка вентрального мешка рубца. Расширенные подэпителиальные сосуды соединительнотканного сосочка. Самка, возраст 4 года. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 40$.

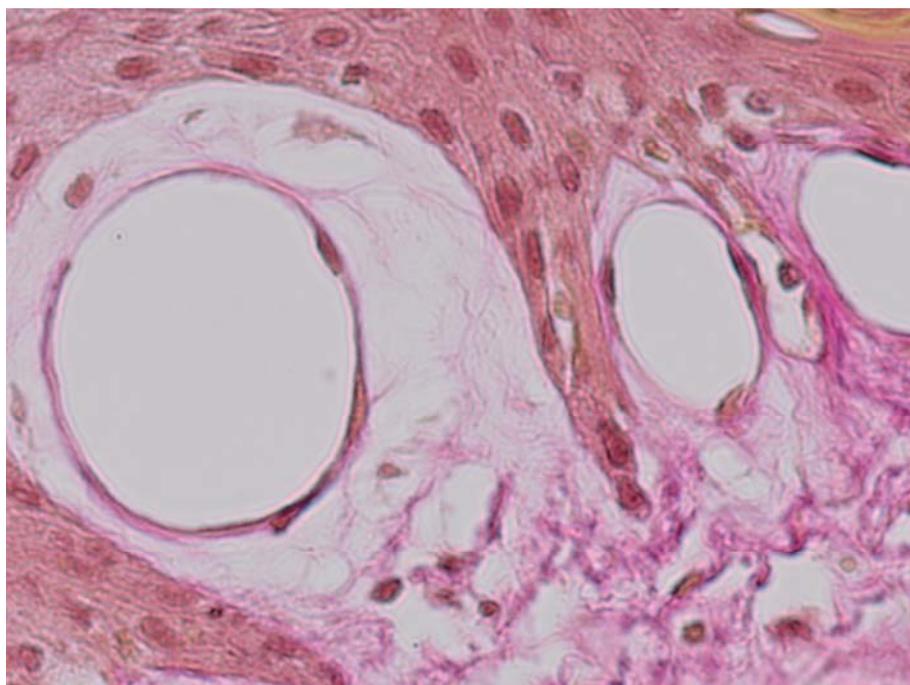


Рисунок 128 – Рыхлая соединительная ткань вокруг эндотелия сосудов. Самка, возраст 4 года. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

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 (рисунок 132).

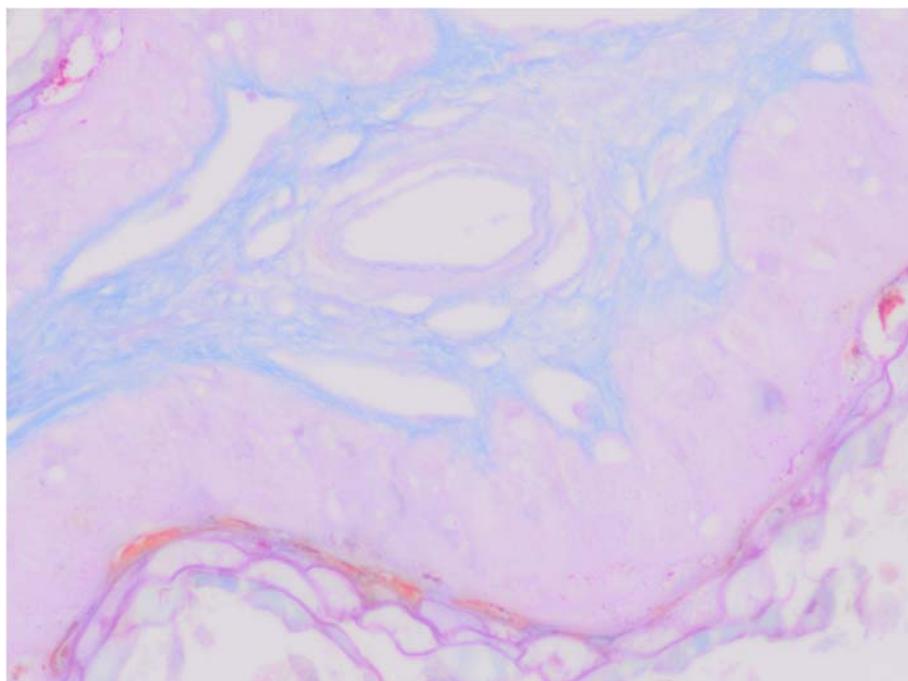


Рисунок 129 – Поперечный срез сосочка вентрального мешка рубца. Расширенные подэпителиальные сосуды соединительнотканного сосочка. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Маллори. Ув. $\times 200$.

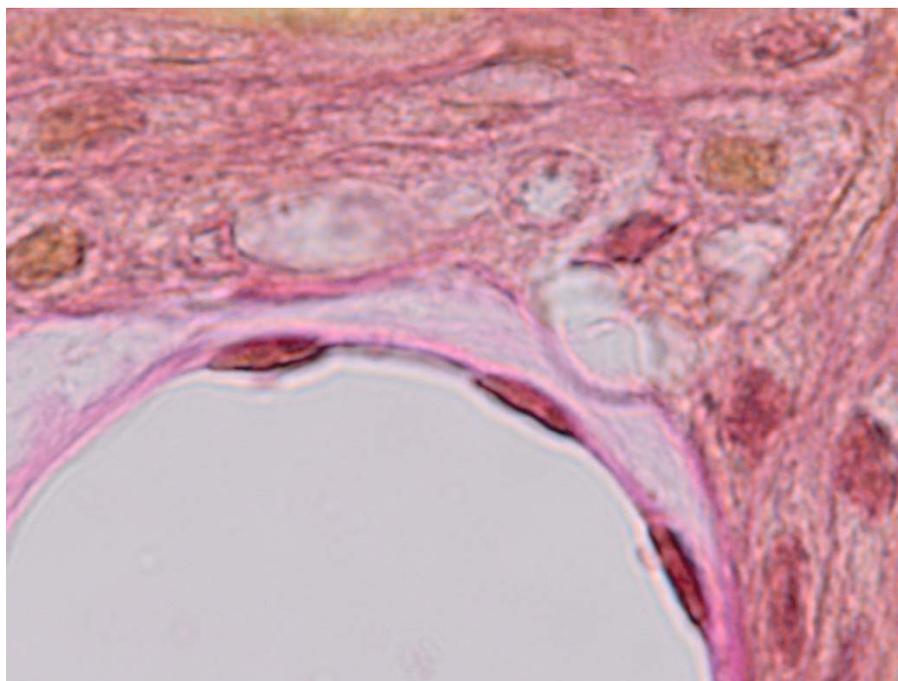


Рисунок 130 – Поперечный срез сосочка вентрального мешка рубца. Расширенные подэпителиальные сосуды соединительнотканного сосочка. Самка, возраст 4 года. Окраска по Ван Гизон. Ув. $\times 1000$.

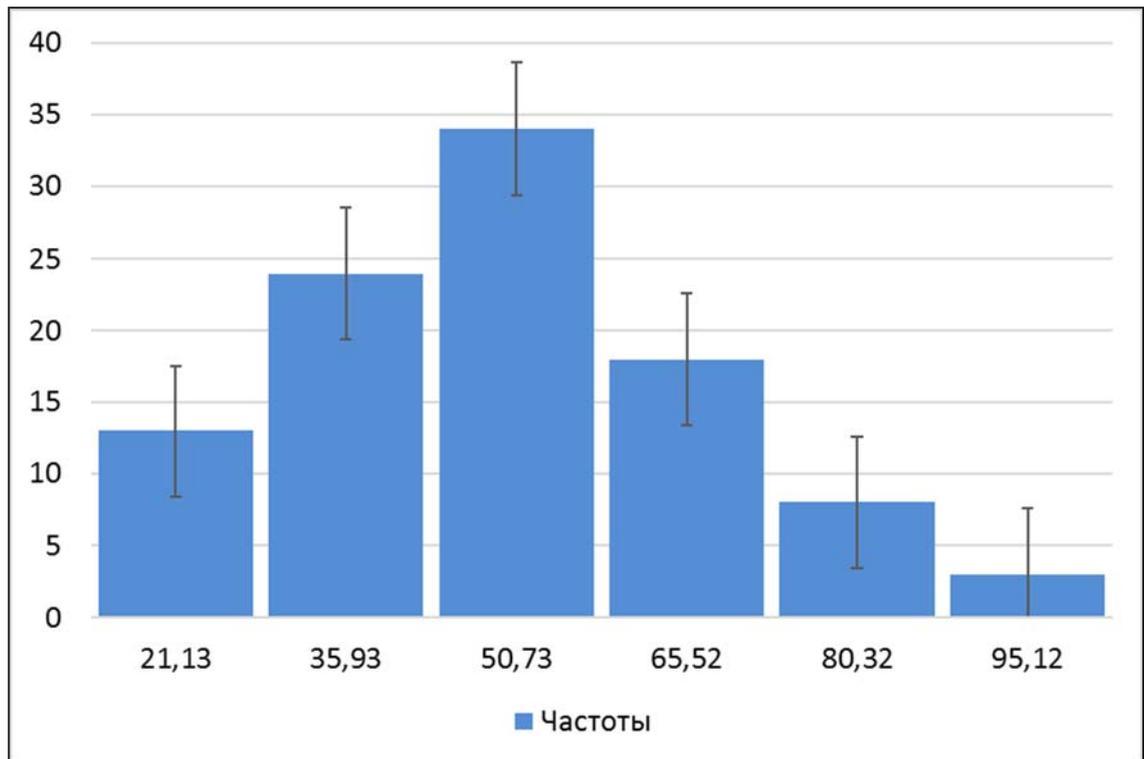


Рисунок 131 – Распределение частот вариационного ряда диаметров подэпителиальных посткапиллярных венул широких форм сосочков рубца коров возраста 3-5 лет (n=100).

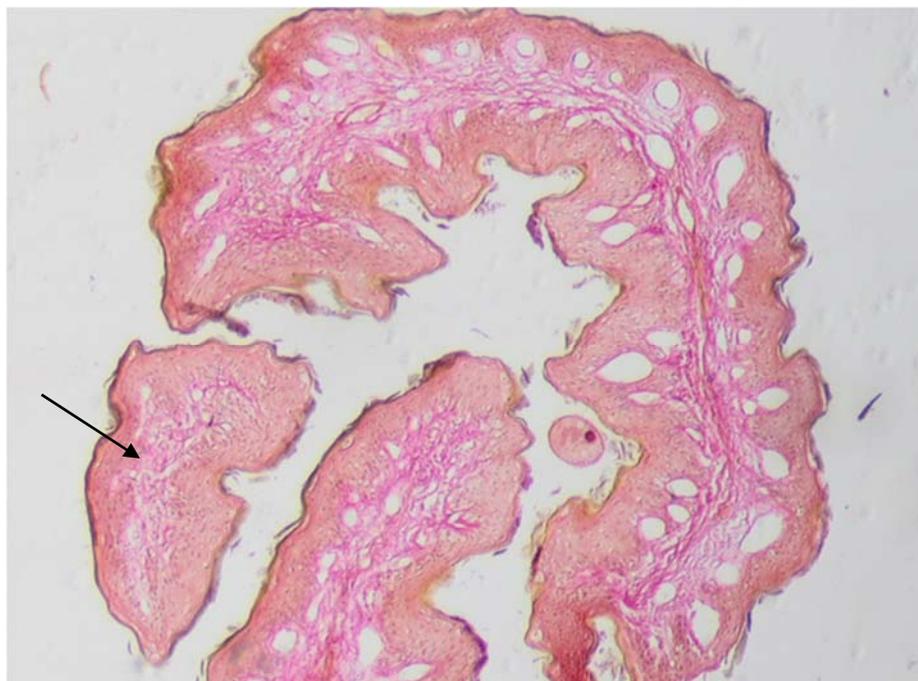


Рисунок 132 – Поперечный срез сосочков различной формы вентрального мешка рубца. Расширенные подэпителиальные сосуды в сосочках широких форм. Самка, возраст 4 года. Окраска по Ван Гизон. Ув. $\times 40$.

Собирательные венулы и мышечные венулы сосочков с такими же сосудами межсосочковых пространств вливаются в подслизистое венозное сплетение рубца (рисунок 133–135).

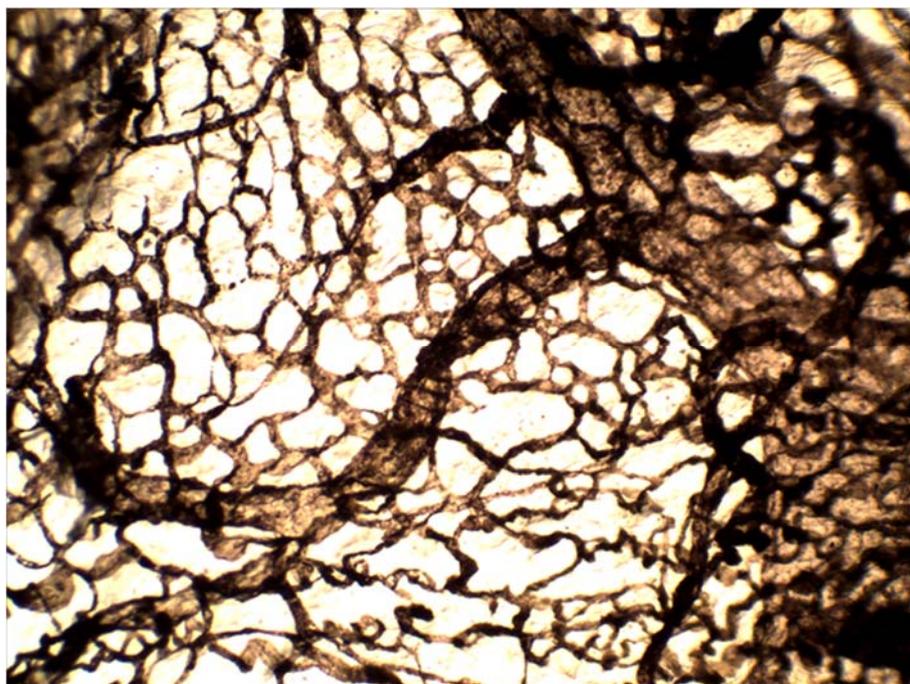


Рисунок 133 – Венозное звено микроциркуляторного русла межсосочковых пространств рубца. Самец, возраст 6 месяцев. Расслоенный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.

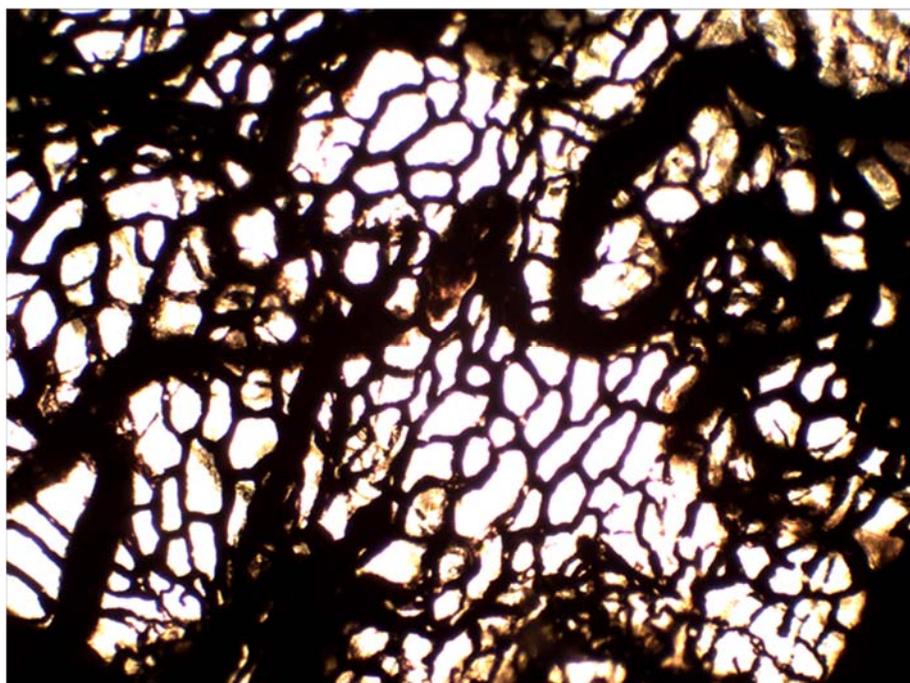


Рисунок 134 – Венозное звено микроциркуляторного русла межсосочковых пространств рубца. Самка, возраст 5 лет. Расслоенный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.

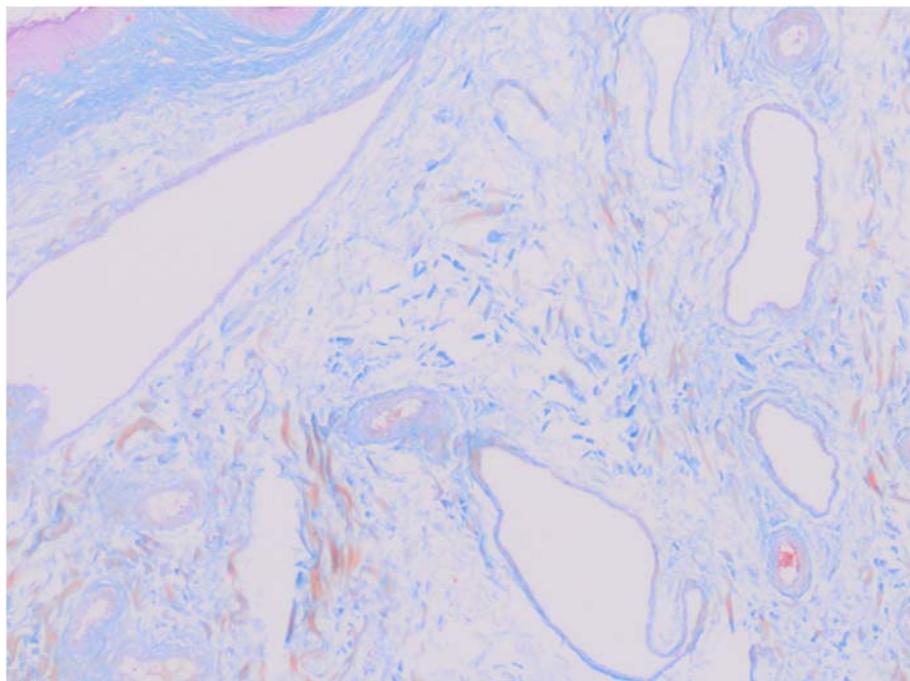


Рисунок 135 – Поперечный срез стенки вентрального мешка рубца. Подслизистое венозное сплетение. Самка, возраст 8 лет. Окраска по Маллори. Ув. $\times 200$.

Таким образом, было впервые обращено внимание на то, что 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 новорожденных телят суточного возраста сосудистая часть эпителиоангионов представлена узкими капиллярами диаметром $6,37 \pm 0,07$ мкм, сосочки собственной пластинки слизистой оболочки не выражены. С возрастом достоверно увеличивается диаметр капилляров, однако даже у восемнадцатимесячных животных они не превышают $8,00$ мкм, то есть являются узкими. 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 и посткапиллярные венулы с диаметром $50,73 \pm 3,18$ и $52,17 \pm 3,28$ мкм, что вероятно, связано с более активным всасыванием продуктов синтеза микробиоты рубца, основным компонентом которых

являются короткоцепочечные (летучие) жирные кислоты, которые, как известно, всасываются парацеллюлярным путем в кровь и лимфу (Н. С. Шевелев с соавт., 2001; Н. С. Шевелев, А. Г. Грушкин, 2003).

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 (межпапиллярных) пространств. Многократно чередуясь, микрососудисто-эпителиальные комплексы формируют полимерную структуру, в которой может насчитываться до пятидесяти и более сегментов. Наши данные по этому вопросу согласуются с мнением В. М. Петренко (2017) о том, что сегментация (структурно-функциональная или топографо–анатомическая) представляет собой одну из сторон процесса развития организмов в онтогенезе с усложнением их строения и повышением эффективности их функционирования.

По количеству сосочковых артериол и венул, а также о том, что артериолы в сосочках, как правило, сопровождаются двумя венулами наши сведения согласуются с данными Г. Н. Губановой (1984), Е. В. Бондарь (1995, 1998), П. В. Груздева, В. А. Беляева (1997), Г. С. Ершова (1997), П. В. Груздева, Е. В. Бондарь (2005), В. А. Мещерякова (2009), В. А. Мещеряков (2016) и дополняют их сведениями о том, что в сосочках узких форм: нитевидных, конусовидных, ланцетовидных подэпителиальные сосуды не расширены; 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. Собираательные венулы образуют вены сосочков, ближе к середине сосочков в их стенке появляются гладкомышечные клетки, количество которых увеличивается к основанию. Установлено, что α -SMA⁺ клетки в собственной пластинке слизистой оболочки сосочков рубца локализуются 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 непрерывная сеть венозных анастомозов (рисунки 136–143). 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 органичные 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 (таблица 24).

У животных тридцатисуточного возраста достоверно увеличиваются диаметры всех звеньев венозного русла по сравнению с предыдущей возрастной группой: сосудов первого порядка – в 1,25, второго – 1,56, третьего – в 1,41 раза. Диаметр каждого последующего звена больше предыдущего в 1,79 и 1,24 раза. Сосуды становятся более симметричными. Увеличивается количество междрусловых и внутривенословых анастомозов.



Рисунок 136 – Подслизистое венозное сплетение вентрального мешка рубца. Самец, возраст 1 сутки. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 137 – Подслизистое венозное сплетение краниального мешка рубца. Самец, возраст 1 сутки. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 138 – Подслизистое венозное сплетение вентрального мешка рубца.
Самец, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Наливка контрастным
веществом (сернокислый барий).



Рисунок 139 – Подслизистое венозное сплетение вентрального мешка рубца.
Самец, возраст 3 месяца. Расслоенный препарат. Наливка контрастным
веществом (сернокислый барий).



Рисунок 140 – Подслизистое венозное сплетение вентрального мешка рубца. Расслоенный препарат. Самец, возраст 6 месяцев. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 141 – Подслизистое венозное сплетение вентрального мешка рубца. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 142 – Подслизистое венозное сплетение вентрального мешка рубца. Самка, возраст 5 лет. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

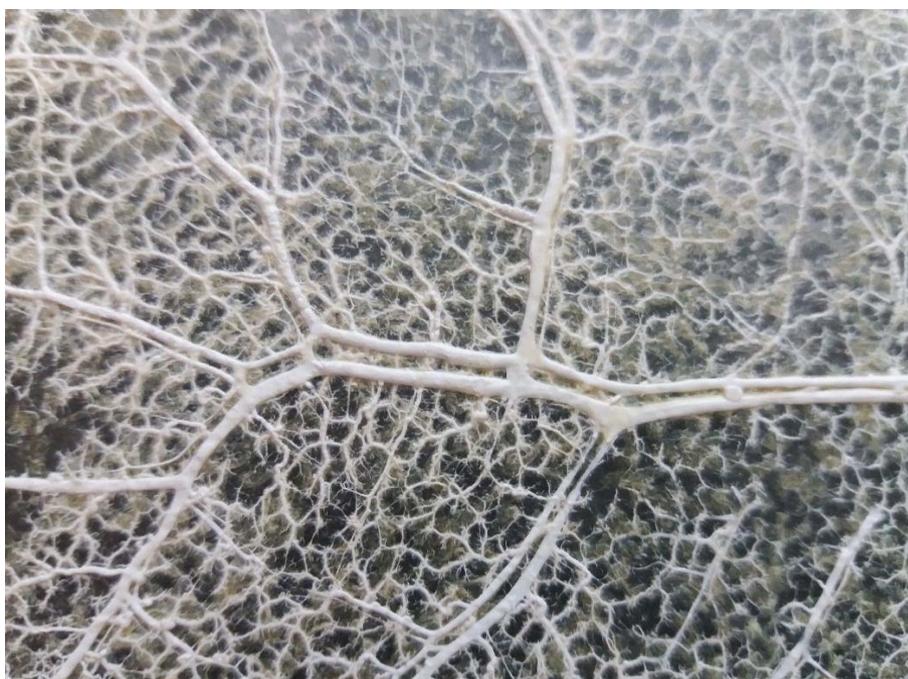


Рисунок 143 – Подслизистое венозное сплетение каудовентрального слепого мешка рубца. Самка, возраст 8 лет. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

Таблица 24 – Динамика диаметров органных вен мышечного типа рубца в постнатальном онтогенезе (n=70)

Органные вены	Диаметр сосудов по возрастным группам, мм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
1-го порядка	0,74±0,12	0,93±0,11*	1,46±0,12*	2,22±0,14*	3,35±0,21*	4,11±0,15*	4,34±0,11
2-го порядка	0,48±0,11	0,75±0,11*	1,10±0,14*	1,74±0,18*	2,49±0,23*	2,86±0,13*	2,91±0,10
3-го порядка	0,27±0,08	0,38±0,11*	0,61±0,11*	1,01±0,07*	1,64±0,1*3	1,97±0,11*	2,04±0,12
4-го порядка	-	-	0,38±0,10	0,67±0,09*	1,33±0,09*	1,46±0,08*	1,48±0,12
5-го порядка	-	-	-	0,42±0,07	0,82±0,07*	1,24±0,06*	1,24±0,11
6-го порядка	-	-	-	-	0,58±0,08	0,67±0,08*	0,71±0,10
7-го порядка	-	-	-	-	0,41±0,08	0,42±0,09	0,44±0,11

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p <0,05.

У животных трехмесячного возраста достоверно увеличиваются диаметры всех звеньев венозного русла, порядок слияния увеличивается до четырех. Увеличивается количество анастомозов, сосуды становятся многокорневыми, порядок слияния вен возрастает до четырех

У животных шестимесячного возраста происходит увеличение диаметров сосудов первого-четвертого порядков в 1,52, 1,58, 1,66 и 1,76 раза. Порядок слияния вен увеличивается до пяти, просматриваются многочисленные внутрирусловые и междрусловые анастомозы.

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 анастомозов: внутрисосудистые, смежные и противоположные анастомозы; по форме: дугообразные, прямоугольные и сетевидные; способам соединения сосудов термины – терминальные, термины – латеральные и латеро – латеральные.

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 вакуны и синусоидные расширения в местах впадения вен в более крупные, слепые выпячивания и разнообразные 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 внутривенных вен относится к ширине сосудистого бассейна как 2:1 и 3:1, а в каудо-вентральном слепом мешке рубца как 4:1 и 5:1. Вены характеризуются как лептоареальные (индекс 30-50), они осуществляют быстрый отток венозной крови из небольшой части органа, что соответствует интенсивному обмену веществ. Органные вены в рубце парные и соединяются между собой поперечными анастомозами.

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

Внутривенные 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 крупнопетливую артериальную сеть. Подсерозное сплетение устроено типично.

Проходя через мышечную оболочку, внутривенные 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 внутривенные артерии делятся (в зависимости от возраста) на ветви первого – седьмого порядков.

У телят суточного возраста органические артерии мышечного типа ветвятся до третьего порядка (таблица 25). Каждое последующее звено больше предыдущего в 2,08 и 1,54 раза. В подслизистом сплетении видны межруслые 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 (рисунок 144, 145). 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.



Рисунок 144 – Подслизистое артериальное сплетение сетки. Самка, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

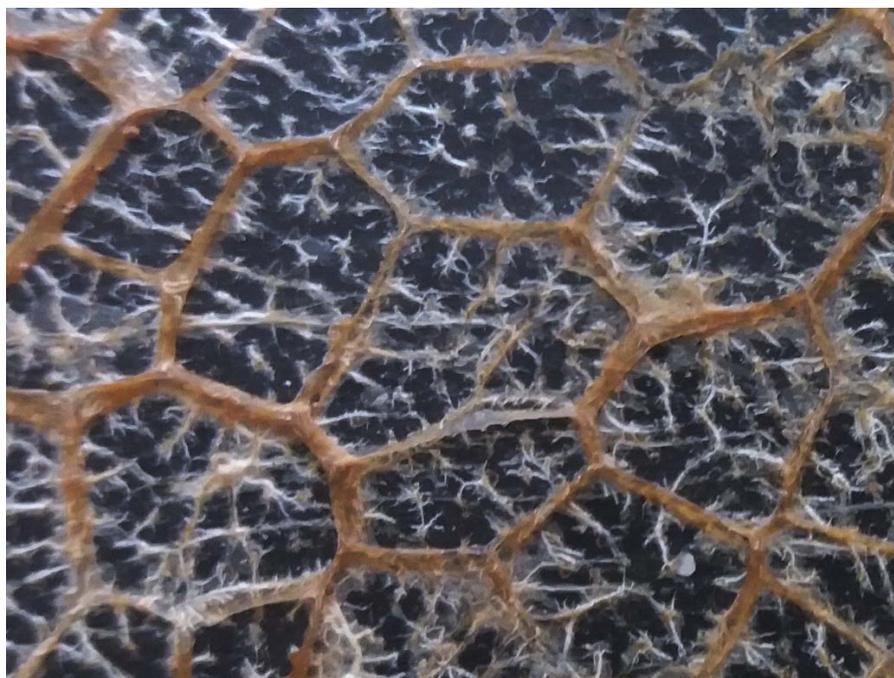


Рисунок 145 – Подслизистое артериальное сплетение ячеек сетки. Самка, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий). Ув. $\times 2$.

Таблица 25 – Динамика диаметров органических артерий мышечного типа сетки в постнатальном онтогенезе (n=70)

Органические артерии	Диаметр сосудов по возрастным группам, мм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
1-го порядка	0,77±0,10	0,89±0,11*	1,16±0,11*	1,53±0,10*	2,21±0,11*	2,32±0,11*	2,44±0,18*
2-го порядка	0,50±0,11	0,67±0,13*	0,87±0,13*	1,19±0,14*	1,54±0,13*	1,61±0,13*	1,72±0,11
3-го порядка	0,24±0,11	0,26±0,11	0,45±0,11*	0,61±0,14*	0,93±0,10*	1,04±0,13*	1,12±0,15*
4-го порядка	-	-	0,23±0,10	0,34±0,11*	0,72±0,14*	0,73±0,13	0,76±0,11
5-го порядка	-	-	-	0,26±0,11	0,61±0,11*	0,61±0,14	0,63±0,15
6-го порядка	-	-	-	-	0,39±0,10	0,43±0,10	0,45±0,11
7-го порядка				-	0,22±0,09	0,23±0,10	0,24±0,11

Примечание: статистически значимые различия с более ранним сроком: * – p<0,05.

У шестимесячных животных порядок ветвления увеличивается до пяти. Диаметры сосудов третьего-четвертого порядков достоверно увеличиваются в 1,31, 1,36, 1,35 и 1,48 раза. Сосуды многоветвистые, симметричные, с большим количеством внутрируслых и междруслых 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, узкополюсные (индекс 20-40), одно и двуствольные, многоветвистые (рисунок 146).



Рисунок 146 – Подслизистое артериальное сплетение диафрагмальной поверхности сетки. Самка, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

Кровоснабжение слизистой оболочки сетки происходит через артерии мышечного типа последнего порядка, подходящие к сосочкам дна и складкам ячеек различной генерации (рисунок 147). 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 (рисунок 148).



Рисунок 147 – Артерии складок первого порядка сетки. Самец, возраст 6 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).

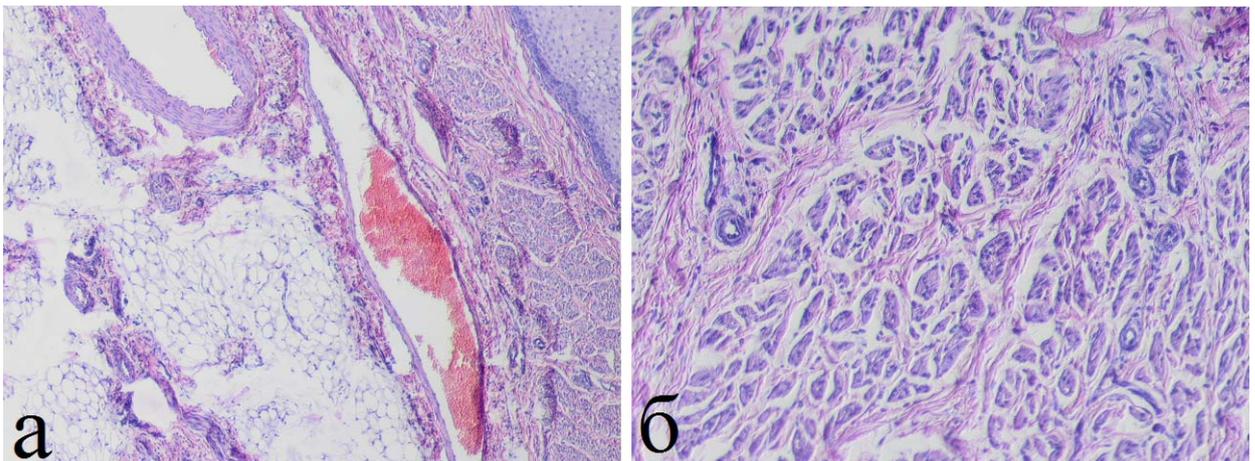


Рисунок 148 – Сосуды желоба сетки: а – ветви первого порядка (Ув. $\times 40$), б – многочисленные сосуды в прослойках соединительной ткани (Ув. $\times 100$). Самец, возраст 1 сутки. Окраска гематоксилином и эозином.

Питание желоба сетки происходит через внутрестеночные 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 свободному краю.

Таким образом, органые 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 (рисунок 149).



Рисунок 149 – Модули в виде многоугольных ячеек подсерозного сосудистого сплетения сетки. Самец, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Инъекция артерий тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.

Основными элементами, формирующими гемомикроциркуляторное русло серозной оболочки, являются анастомозирующие артериолы диаметром от 20 до 40 мкм, отдающие прекапилляры внутрь и наружу модуля. В пределах гемомикроциркуляторного русла модулей серозной оболочки отчетливо выделяются все пять звеньев. Абсолютное большинство сосудов модуля у взрослых животных составляют капилляры. От сосудов 2-6 порядков подслизистого сплетения, направляются возвратные артериолярные ветви 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 семь звеньев (таблица 26, рисунок 150, 151).

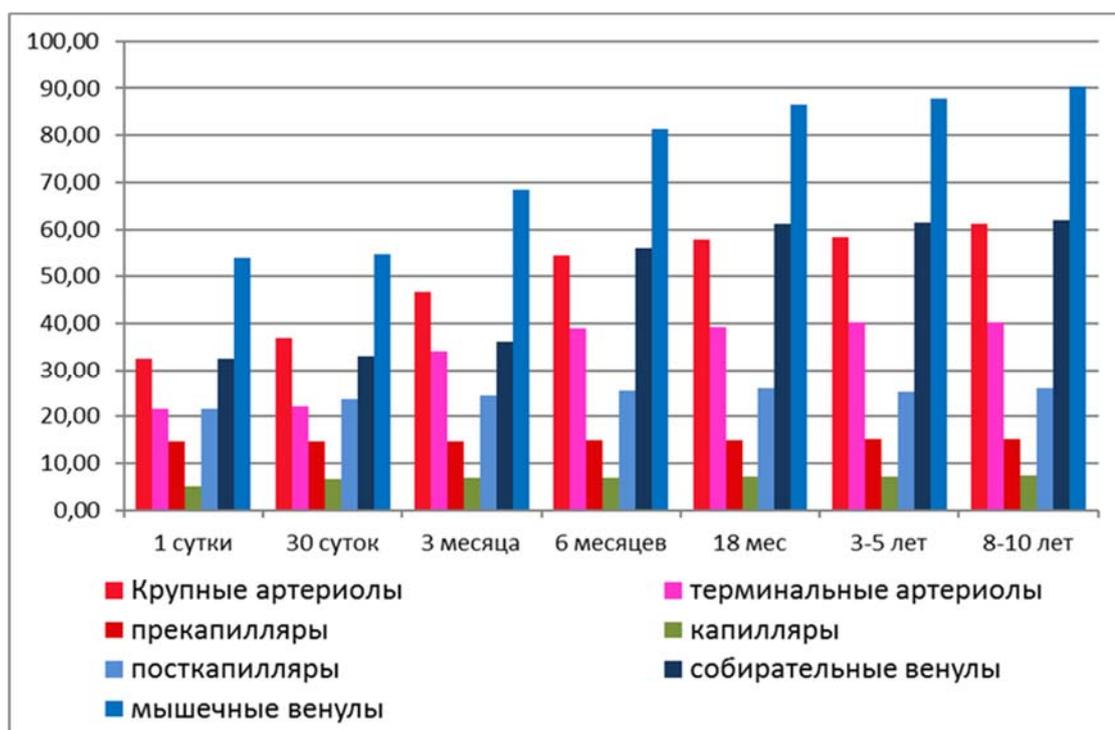


Рисунок 150 – Динамика морфометрических показателей гемомикроциркуляторного русла мышечной оболочки сетки в постнатальном онтогенезе.

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%.

Таблица 26 – Динамика диаметров сосудов гемомикроциркуляторного русла мышечной оболочки сетки в постнатальном онтогенезе (n=70)

Звенья гемомикроциркуляторного русла	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Крупные артериолы	32,53±2,95	36,98±4,41*	46,71±6,87*	54,55±2,17*	58,34±11,14	61,07±10,88	62,39±9,71
Терминальные артериолы	21,69±4,27	22,04±4,00	34,01±7,04*	38,80±6,93*	39,11±4,45	40,10±7,60	43,74±5,13
Прекапиллярные артериолы	14,69±2,84	14,72±2,99	14,74±3,03	14,83±2,08	14,89±2,78	15,02±3,07	15,87±2,54
Капилляры	5,02±1,19	6,84±1,07*	6,80±1,46	6,85±1,36	7,02±1,33	7,18±1,39*	7,36±1,18
Посткапиллярные вены	21,64±3,07	23,70±3,78*	24,38±4,10	25,43±2,78	25,90±3,53	25,29±4,47	26,31±3,84
Собирательные вены	32,47±0,70	32,94±0,65	36,03±4,88*	55,92±4,20*	61,08±5,17*	61,37±5,51	62,28±5,43
Мышечные вены	53,88±7,12	54,79±9,52	68,32±9,13*	81,21±6,74*	86,50±9,61*	87,70±13,23	88,17±11,45

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p <0,05.



Рисунок 151 – Артериальное звено микроциркуляторного русла кольцевого слоя мышечной оболочки сетки крупного рогатого скота: а, б – двойные артериолы, в – артериоло-артериолярный анастомоз. Самец, возраст 1 месяц. Расслоенный препарат. Инъекция артерий тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.

В капиллярном звене достоверная разница отмечается только между новорожденными и месячными 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 1,7 и 1,3 раза.

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 новорожденных суточного возраста и $7,70 \pm 1,29$ мкм у взрослых животных. У основания складок ячеек первого порядка у новорожденных и месячных животных расположены артерии мышечного типа диаметром от 100 до 150 мкм, выявляемые ИГХ-реакцией моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle (рисунок 152, 153, 154).

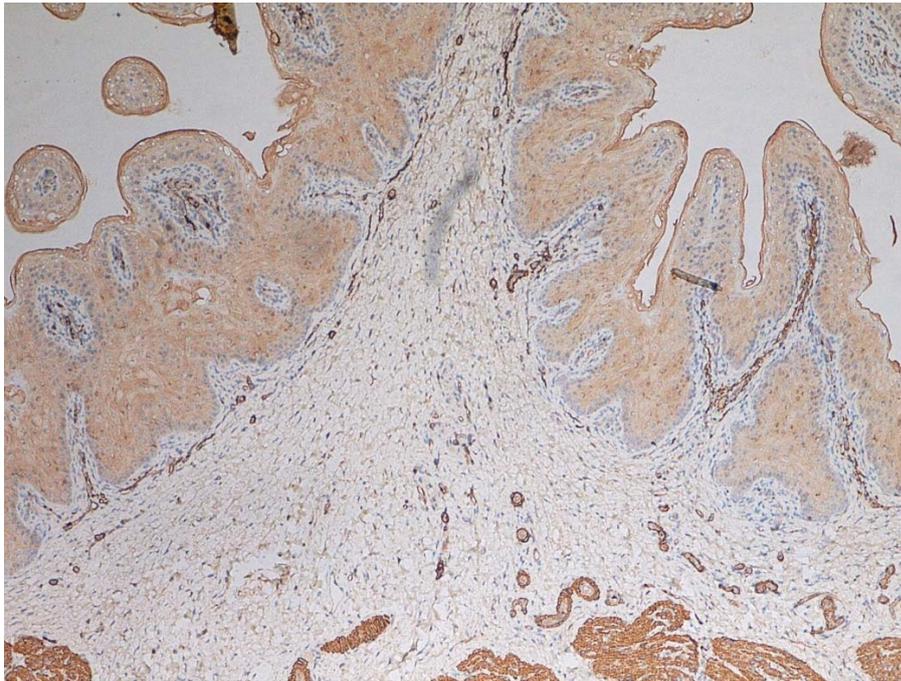


Рисунок 152 – Локализация α -SMA+ клетки в складке ячейки сетки первого порядка ближе к ее основанию и в сосочках дна сетки. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 40$.



Рисунок 153 – Локализация α -SMA+ клетки в складке ячейки сетки первого порядка ближе к свободному краю. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 40$.

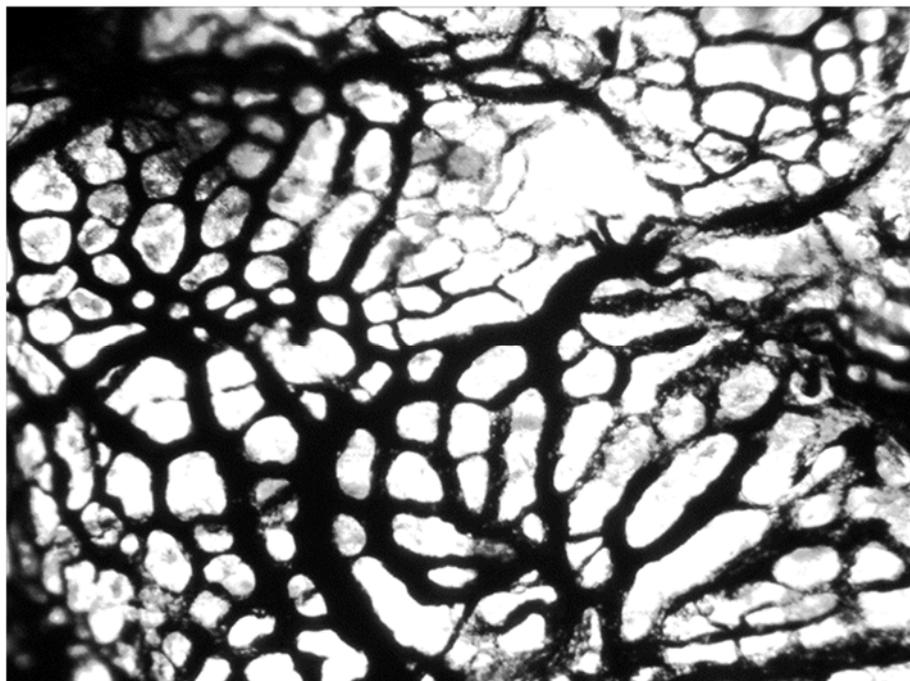


Рисунок 154 – Гемомикроциркуляторное русло дна ячейки сетки крупного рогатого скота. Самец, возраст 1 месяц. Расслоенный препарат. Инъекция артерий тушью с 5% желатиной. Ув. $\times 80$.

У животных в возрасте от шести до восемнадцати месяцев и старше у основания складок ячеек первого порядка проходят артерии мышечного типа диаметром от 300 до 600 мкм. У новорожденных в возрасте 1 сутки ячейки второго порядка питаются от артериол диаметром от 48 до 100 мкм, идущих параллельно друг другу, поперек складок ячеек у их основания.

Капилляры слизистой оболочки сетки имеют иные морфометрические параметры, чем мышечной (рисунок 155, 156). Их диаметр достоверно выше у лактирующих коров, по сравнению с другими возрастными группами.

Как известно, сетка выполняет функцию всасывания питательных веществ в меньшем объеме, чем рубец, возможно с этим связано то, что у лактирующих коров в сосочках собственной пластинки слизистой кроме широких капилляров мы обнаружили посткапиллярные вены диаметром от 14,80 до 27,20 мкм. Субэпителиально в слизистой оболочке при слиянии нескольких капилляров формируются посткапилляры, собирательные вены от 2 до 4 у молодых и от 4 до 10 и более у взрослых животных.

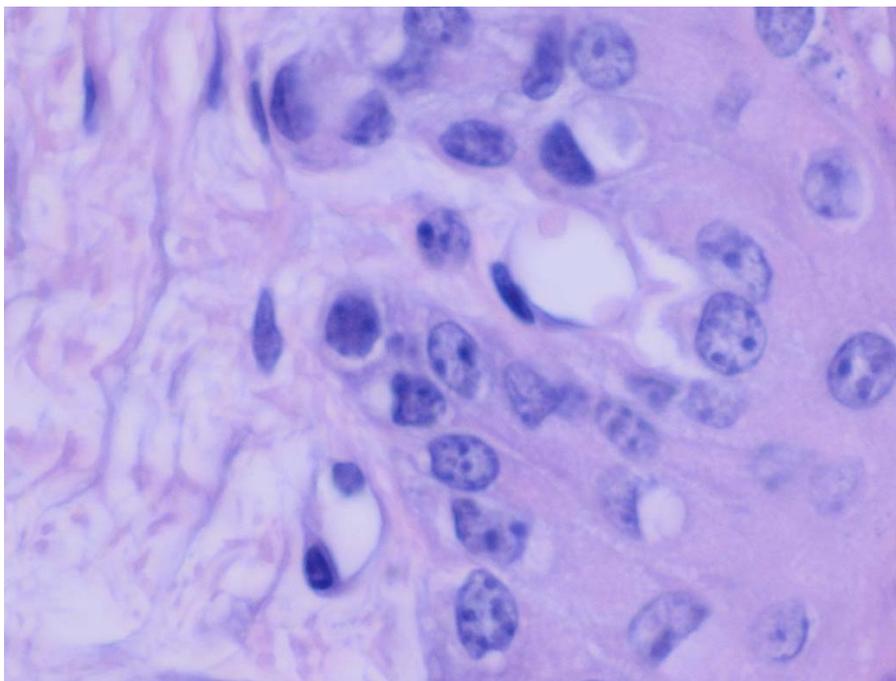


Рисунок 155 – Капилляры и посткапиллярные вены в сосочках собственной пластинки слизистой оболочки сетки. Самка, возраст 5 лет. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 600$.

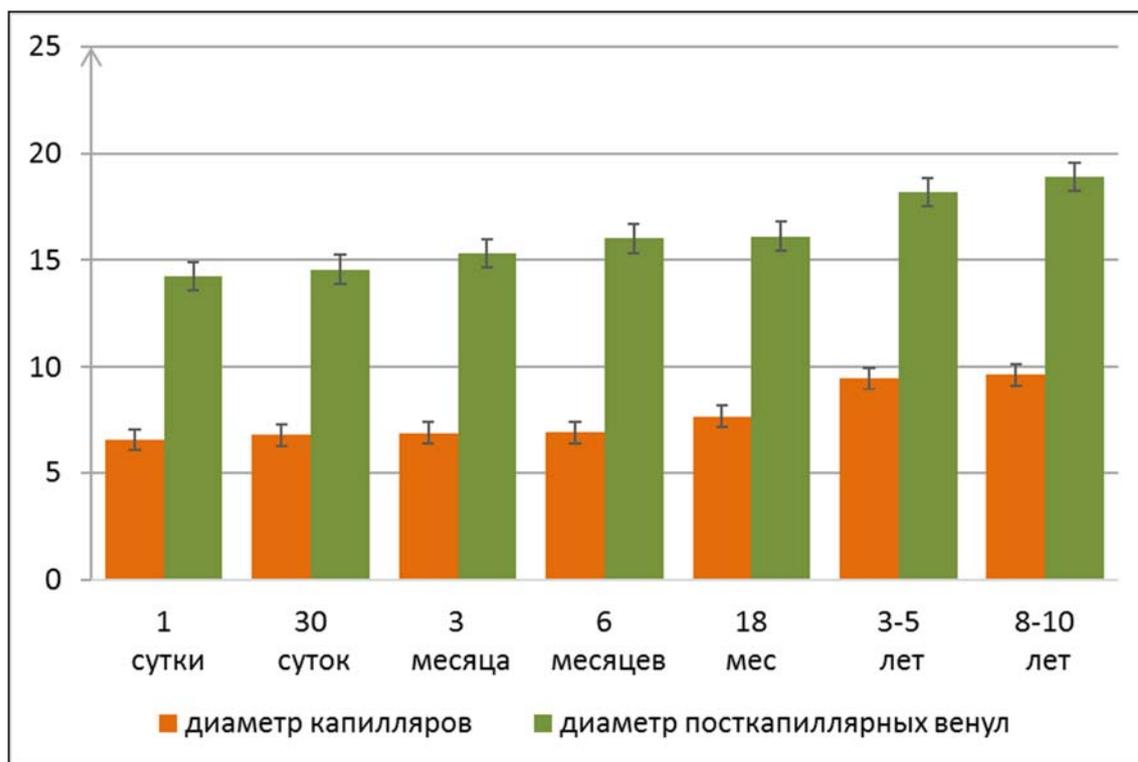


Рисунок 156 – Динамика диаметров капилляров и посткапиллярных венул слизистой оболочки сетки в постнатальном онтогенезе.

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. Эпителиоангионы менее выражены, чем в рубце. Наши данные расходятся с мнением авторов, считающих, что артериолы отдают боковые каналы, или метартериолы, а уже последние распадаются якобы на истинные капилляры. Они согласуются с данными авторов (В. В. Куприянов, Я. Л. Караганов, В. И. Козлов, 1975; А. М. Чернух, П. Н. Александров, О. В. Алексеев, 1975; В. В. Куприянов, 1976), которые считают, что по ходу артериол еще до их ветвления на метартериолы от них отходят метартериолы и капилляры. Сама артериола тоже переходит в метартериолу. Благодаря множеству анастомозов артериол с артериями мышечного типа, метартериолами и капиллярами, создаются такие условия для доставки крови в капиллярный бассейн, при которых нарушение функционирования каждого сосуда может быть компенсировано работой соседних артериол за счет перераспределения крови по анастомозам.

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

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

У телят 2-недельного возраста венозное русло подслизистого сплетения сетки представлено одиночными мелкими венами, асимметричными и малокорневыми по форме. Единичные сосуды первого-второго, редко третьего порядков имеют вен-спутниц 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 (таблица 27).

У тридцатисуточных животных стенке сетки просматриваются симметричные сосуды с немногочисленными внутрисосудистыми и межсосудистыми анастомозами. Диаметры сосудов первого-третьего порядков достоверно увеличиваются в 1,31, 1,43 и 1,13 раза соответственно (рисунок 157).



Рисунок 157 – Подслизистое венозное сплетение диафрагмальной поверхности сетки. Самка, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (серноокислый барий).

У трехмесячных животных преобладают одно- и двукорневые вены лептоареального типа (индекс 40-60). Диаметры сосудов первого-третьего порядков достоверно увеличиваются в 1,31, 1,25 и 1,91 раза соответственно. Большинство сосудов имеют вены-спутницы.

У шестимесячных животных вены формируют большое количество междусловых и внутрисловых анастомозов, одно- и двукорневые, лептоареального типа (индекс 40-60). Диаметры сосудов первого-четвертого порядков достоверно увеличиваются в 1,36, 1,35, 1,39 и 1,51 раза соответственно (рисунок 158).

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

Таблица 27 – Динамика диаметров органных вен мышечного типа сетки в постнатальном онтогенезе (n=70)

Органные вены	Диаметр сосудов по возрастным группам (мм)						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
1-го порядка	1,01±0,18	1,33±0,13*	1,75±0,16*	2,38±0,22*	3,34±0,19*	3,55±0,21*	3,61±0,21
2-го порядка	0,74±0,14	1,06±0,18*	1,32±0,14*	1,79±0,20*	2,32±0,20*	2,32±0,23	2,34±0,23
3-го порядка	0,31±0,10	0,35±0,11*	0,67±0,15*	0,93±0,15*	1,44±0,24*	1,51±0,18	1,53±0,18
4-го порядка	-	-	0,27±0,10	0,41±0,11*	0,82±0,14*	0,84±0,18	0,85±0,18
5-го порядка	-	-	-	0,29±0,10	0,69±0,16*	0,70±0,16	0,71±0,16
6-го порядка		-	-	-	0,47±0,13	0,49±0,11	0,49±0,08
7-го порядка			-	-	0,30±0,08	0,32±0,09	0,32±0,08

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p < 0,05



Рисунок 158 – Подслизистое венозное сплетение диафрагмальной поверхности сетки. Самка, возраст 6 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (серноокислый барий).

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 (рисунок 159).

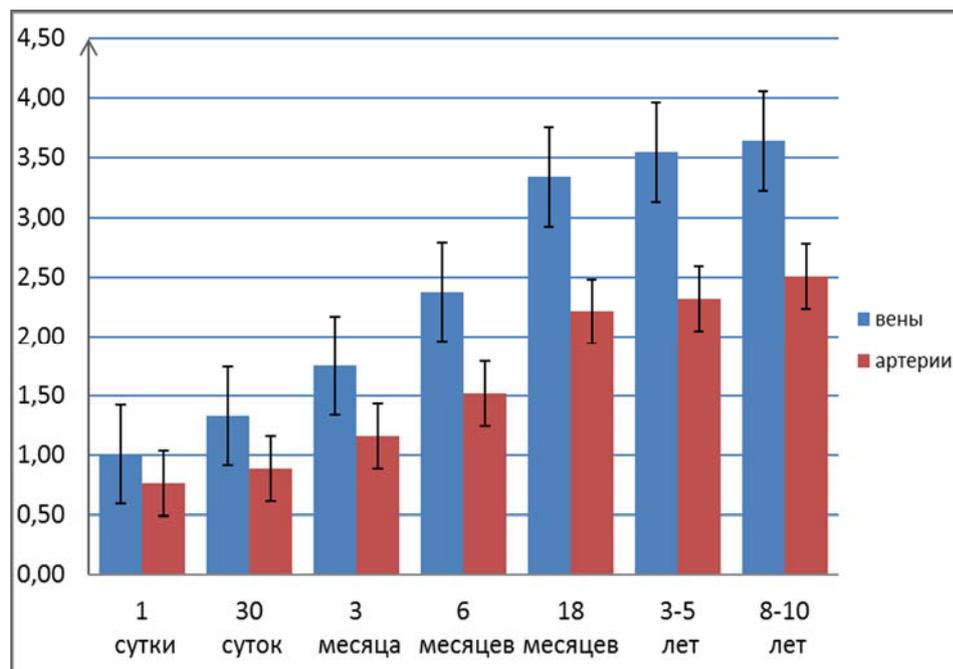


Рисунок 159 – Динамика соотношения диаметров органных артерий и вен мышечного типа первого порядка сетки в постнатальном онтогенезе.

Таким образом, нами получены новые данные о том, что наибольшим изменениям подвержены вены мышечного типа первого порядка. Диаметр сосудов второго порядка достоверно увеличивается только в период с одного месяца до восемнадцати месяцев на 43,0%, 25,0%, 35,0% и 30,0% соответственно, что связано с периодом интенсивного роста животных. Диаметр органных сосудов четвертого и пятого порядков в период от шести до восемнадцати месяцев увеличивается в 1,5, 2,0 и 2,3 раза, что связано в артериях с увеличением гладкомышечных клеток в средней оболочке – меди, а в венах – с возрастанием их депонирующей функции по мере увеличения порядка ветвления. Органные вены сопровождают артерии, часто одну артерию мышечного типа сопровождают две вены-спутницы. Между венами-спутницами формируются поперечные анастомозы. Динамика увеличения диаметра вен происходит с высокой степенью достоверности на 30-40%

2.2.3.7. Постнатальный морфогенез органных 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 внутривисцеральных сосудов, которые в самом начале образуют подсерозное сплетение, устроенное типично.

Пройдя некоторое расстояние под серозной оболочкой, внутривисцеральные артерии направляются в мышечную оболочку, первоначально прободают наружный – продольный, а затем внутренний – кольцевой мышечные слои. В мышечной оболочке сосуды ориентированы по ходу мышечных волокон двух противоположно направленных слоев, формируя характерное сплетение с прямоугольными ячейками (рисунок 160). 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 хорошо развито.



Рисунок 160 – Межмышечное артериальное сплетение книжки. Самец, возраст 1 сутки. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).

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

По конфигурации большой листочек имеет форму полукруга с выпуклым краем в средней части, играющим особую роль при продвижении пищевых масс через книжку. По всему основанию листочка проходит продольный сосуд. От него в направлении свободного края листочка у новорожденных телят суточного возраста отходят длинные, средние и короткие артерии. Длинные артерии ветвятся в листочке до третьего порядка (таблица 28), 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.

Таблица 28 – Динамика диаметров органических артерий мышечного типа книжки в постнатальном онтогенезе (n=70)

Органические артерии	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки	30 суток	3 месяца	6 месяцев	18 месяцев	3-5 лет	8-10 лет
Продольная артерия	439,59±5,52	747,45±4,70*	970,23±5,88*	1110,11±6,05*	1332,77±6,29*	1351,33±6,94	1380,53±12,85
1-го порядка	221,27±3,54	336,22±3,55*	570,43±6,87*	794,26±9,63*	1008,26±10,72*	1028,20±10,63	1045,66±10,73
2-го порядка	113,22±2,38	188,21±3,35*	319,36±4,76*	392,06±6,90*	637,37±9,87*	641,61±7,88	653,67±8,17
3-го порядка	87,37±1,20	128,38±1,34*	161,43±1,98*	228,88±4,60*	337,35±3,97*	346,50±4,57	354,88±4,48
4-го порядка	-	-	101,26±1,87	165,02±5,44*	227,95±4,28*	235,40±6,61	247,49±6,55
5-го порядка	-	-	-	104,99±1,41	153,15±2,51*	158,61±3,91*	164,75±3,44

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p < 0,05

Длинные артерии большого листочка характеризуются преимущественно как узкополюные (индекс 30-40) двуствольные сосуды с юкстаапикальным 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.

У тридцатисуточных животных диаметр продольной артерии, расположенной у основания листочка достоверно увеличивается в 1,70 раза. Порядок ветвления сосудов остается стабильным, достоверно увеличиваются диаметры сосудов по сравнению с предыдущей возрастной группой; каждое последующее звено длинных артерий в большом листочке меньше предыдущего в 2,22, 1,79, и 1,47 раза.

У трехмесячных животных диаметр продольной артерии достоверно увеличивается в 1,30 раза. Длинные артерии в больших листочках ветвятся до четвертого порядка, диаметр каждого последующего звена меньше предыдущего в 1,77, 1,98 и 1,60 раза.

У шестимесячных животных диаметр продольной артерии достоверно увеличится на 14,41%. Длинные артерии ветвятся до пятого порядка, диаметр каждого последующего звена меньше предыдущего в 2,02, 1,71, 1,38 и 1,57 раза.

У животных восемнадцатимесячного возраста диаметр продольного сосуда достоверно увеличивается на 20,10%. Длинные артерии ветвятся до пятого порядка, как и в предыдущей возрастной группе, диаметры всех звеньев достоверно увеличиваются, по мере ветвления диаметр каждого последующего сосуда меньше предыдущего в 1,58, 1,89 и 1,48 раза (рисунок 161). Длинная артерия, расположенная близи сетково-книжкового отверстия имеющая диаметр 1,5–2,0 раза больше, чем другие длинные артерии,

веерообразно делится, формируя, по нашему мнению, «сосудистый центр» листочка. Её сосуды проходят параллельно свободному краю листочка и образуют противоположные анастомозы с ветвями других длинных артерий.

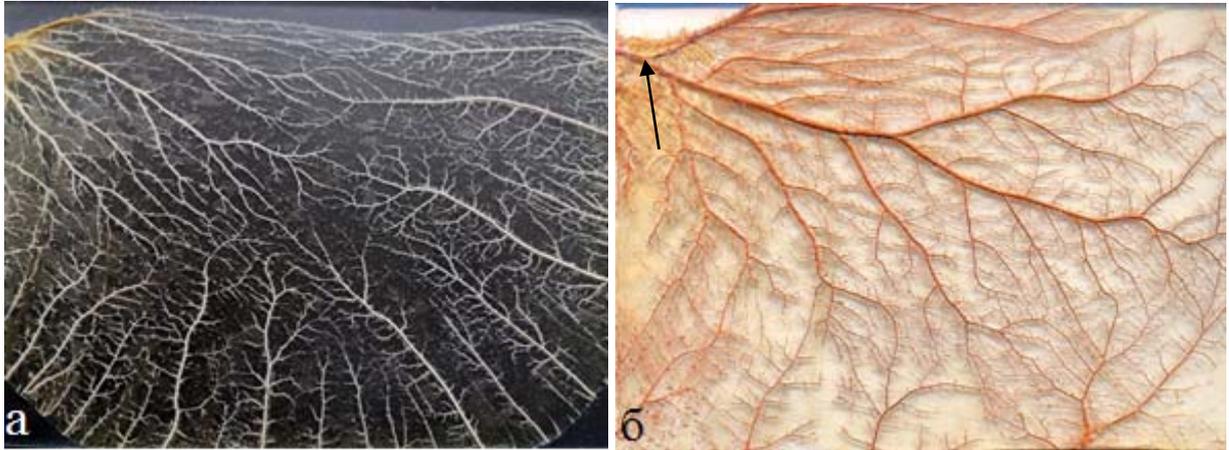


Рисунок 161 – Артериальная васкуляризация большого листочка книжки. А – длинные, средние и короткие артерии. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (серноокислый барий). Б – «сосудистый центр» большого листочка. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).

Все артерии большого листочка характеризуются как узкополюсные с индексом 20-30. По морфологическим признакам преобладают одноствольные артерии, двуствольные встречаются редко.

У животных трех-пяти лет и старше достоверно увеличиваются только диаметры сосудов пятого порядкана 3,60%.

Отмечается также увеличение количества сосудов в больших листочках с возрастом. У новорожденных телят суточного возраста количество длинных артерий составляет $7,20 \pm 0,84$, средних – $11,13 \pm 0,60$, коротких – $23,06 \pm 0,17$. У животных восемнадцатимесячного возраста длинных артерий насчитывается $9,12 \pm 0,24$, средних – $15,23 \pm 0,26$ и коротких – $58,11 \pm 1,06$. У животных трех-пяти лет и старше увеличивается только количество коротких артерий и составляет $65,18 \pm 1,09$.

Архитектоника артериальных сосудов в средних, малых и самых малых листочках имеет свои особенности.

В отличие от больших листочков все длинные артерии достигают свободного края листочка. Они идут параллельно друг другу и часто, не доходя 0,3-0,5 см до свободного края листочков, дихотомически делятся на две равных по диаметру ветви. Анастомозируя с подобными ветвями соседних артерий по типу артериальных дуг, они формируют по свободному краю продольный сосуд (рисунок 162). На всем протяжении длинные артерии у животных первого месяца жизни отдают ветви до третьего порядка, у трехмесячных животных – до четвертого порядка и у животных от шести месяцев и старше – до пятого порядка.

В средних листочках преобладают одно- и двуствольные артерии, последние часто имеют юкстамезальный и юкстаапикальный уровни деления.

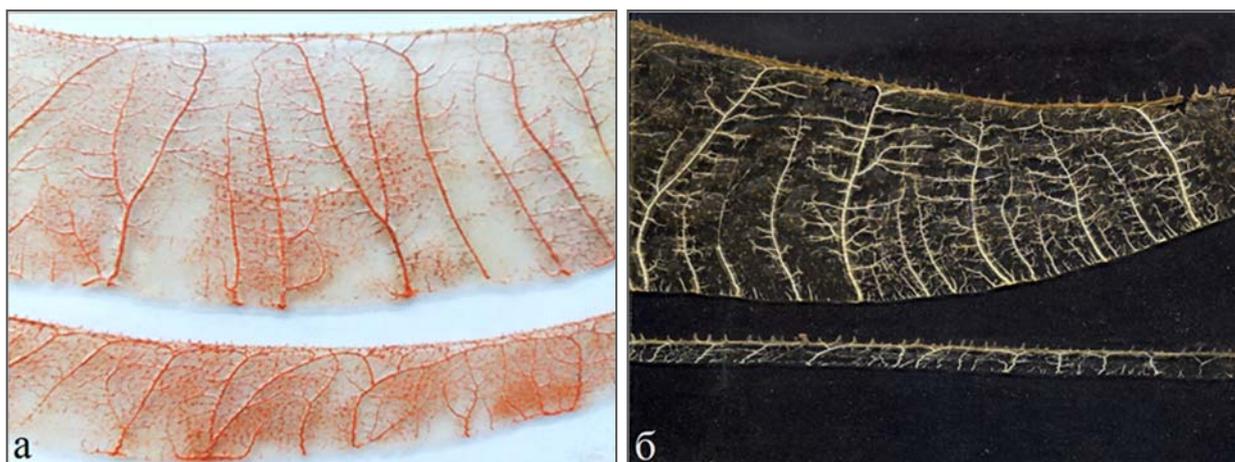


Рисунок 162 – А) артериальная васкуляризация среднего и малого листочков книжки. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик). Б) артериальная васкуляризация среднего и самого малого листочков книжки. Самка, возраст 8 лет. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

Артерии характеризуются как узкопольные 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 узкопольного типа (индекс 15-20).

Архитектоника артериальных сосудов в малых листочках имеет большое сходство со средними, и отличаются они только лишь размерами диаметров сосудов. Артерии в этих видах листочков характеризуются как одно- и двуствольные 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.

У новорожденных телят суточного возраста в средних листочках насчитывается длинных $10,14 \pm 0,24$, средних – $14,20 \pm 0,38$ и коротких $20,32 \pm 0,42$ артерий. У животных восемнадцатимесячного возраста длинных – $11,22 \pm 0,26$, средних – $21,18 \pm 0,36$ и коротких $54,38 \pm 0,39$ артерий. У животных восьми–десяти лет количество длинных сосудов составляет $11,68 \pm 0,26$, средних – $26,20 \pm 0,18$ и коротких – $66,03 \pm 1,13$.

У новорожденных телят суточного возраста в малых листочках количество длинных артерий составляет $11,27 \pm 0,12$, средних – $12,34 \pm 0,19$ и коротких $24,12 \pm 0,64$. У животных восемнадцатимесячного возраста длинных – $11,44 \pm 0,12$, средних – $22,12 \pm 0,42$ и коротких $48,24 \pm 0,32$ артерий. У животных восьми–десяти лет количество длинных сосудов составляет $12,52 \pm 0,14$, средних – $24,30 \pm 0,22$ и коротких – $59,44 \pm 1,28$.

В самых малых листочках количество длинных, средних и коротких артерий не подсчитывали, так как у новорожденных животных суточного возраста они представлены грядой сросшихся сосочков.

Таким образом, отходящие от магистральных артерий в стенку книжки сосуды, образуют три сплетения: подсерозное, межмышечное и подслизистое, последнее наиболее развито и является «основным сосудистым коллектором», что согласуется с данными А. А. Туревского и О. Н. Виноградовой

(1963), В. И Козлова (1965), Л. П. Карповой (1966), М. Г. Привеса (1969), Е. Н. Васиной (1979), Г. Н. Губановой (1984), М. А. Соколовой (1988), В. А. Беляева (1991).

Наши данные согласуются с результатами исследований В. А. Беляева (1991), П. В. Груздева, Е. В. Бондарь (2005), В. А. Порублева, Д. Э. Червякова, А. С. Плетенцовой (2012), В. А. Порублева, Н. В. Агаркова (2017) о том, что в стенке пищеварительного канала жвачных животных преобладают одно- и двуствольные артерии с индексом сосудов 30 – 60.

В подслизистом слое вдоль основания листочков проходят крупные продольные артерии мышечного типа, отдающие длинные, средние и короткие артерии в большие, средние, малые и самые малые листочки. Результаты исследований по особенностям архитектоники артериальных сосудов в различных видах листочков согласуются с данными В. Н. Козлова (1965), П. В. Груздева (1971), В. А. Беляева (1991), Е. В. Бондарь (1995), Г. С. Ершова (1997), П. В. Груздева, Е. В. Бондарь (2005) и дополняют их новыми сведениями, касающимися характера динамики диаметров органических артерий мышечного типа книжки, особенностей ветвления артерий в листочках в постнатальном онтогенезе. Диаметры продольных артерий в течение исследуемого периода увеличиваются в 3,14 раза, с наибольшей интенсивностью от рождения и до трехмесячного возраста в 2,21 раза. В последующие возрастные периоды отмечается равномерное изменение диаметра, с трех месяцев до периода истинной зрелости 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.

2.2.3.8. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла книжки крупного рогатого скота

У новорожденных телят 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 терминальных артериолы, в средней оболочке которых просматривается один слой гладкомышечных клеток. Терминальные артериолы делятся на 2-3 капилляра (рисунок 163).

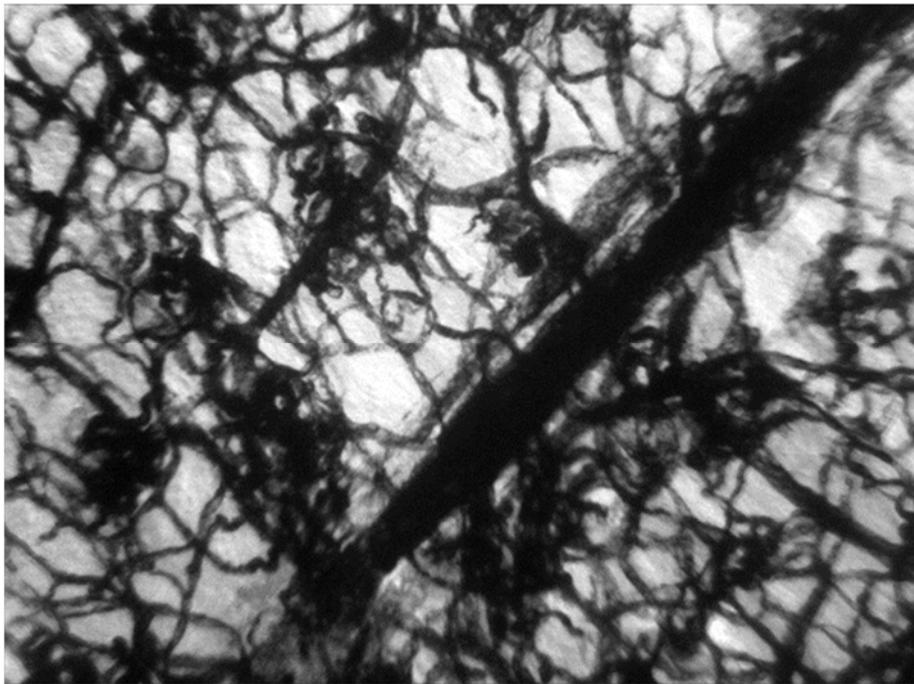


Рисунок 163 – Артериальное звено гемомикроциркуляторного русла большого листочка книжки крупного рогатого скота. Самец, возраст 1 сутки. Инъекция тушью с 5% желатиной. Ув. $\times 80$.

Исследуя листочки книжки, мы обратили внимание на локализацию α -SMA⁺ клеток в собственной пластинке слизистой оболочки и сосочках листочков (рисунки 164, 165, 166).

Кроме особенностей в строении стенок сосудов, мы обратили внимание на динамику изменений диаметров этих типов сосудов в семи возрастных периодах постнатального онтогенеза. Начальные концы капилляров имеют диаметр $5,73 \pm 1,13$ мкм, конечные – $10,07 \pm 1,78$ мкм (таблица 29).

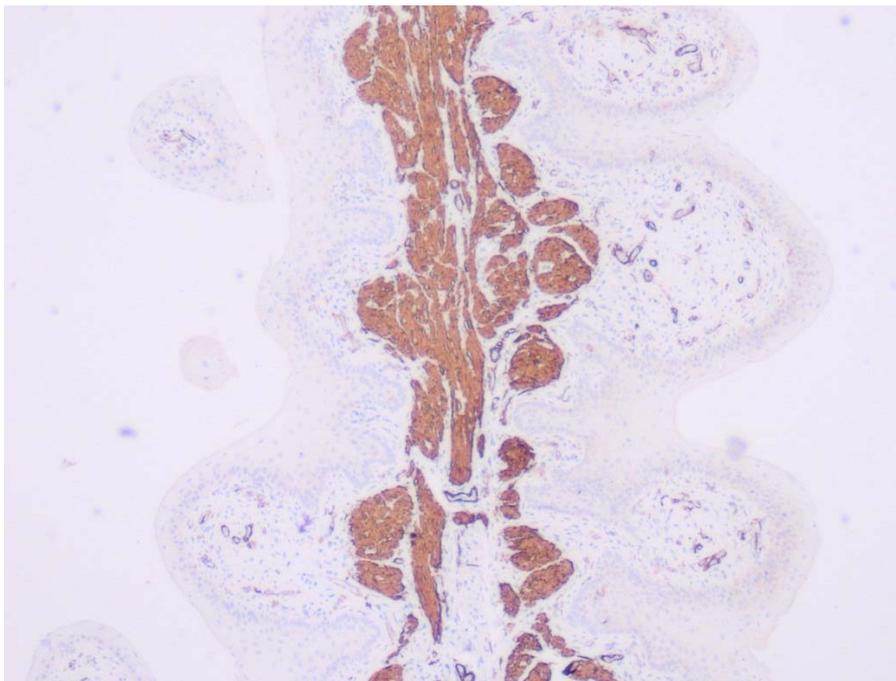


Рисунок 164– α -SMA+ клетки в большом листочке книжки. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 40$.

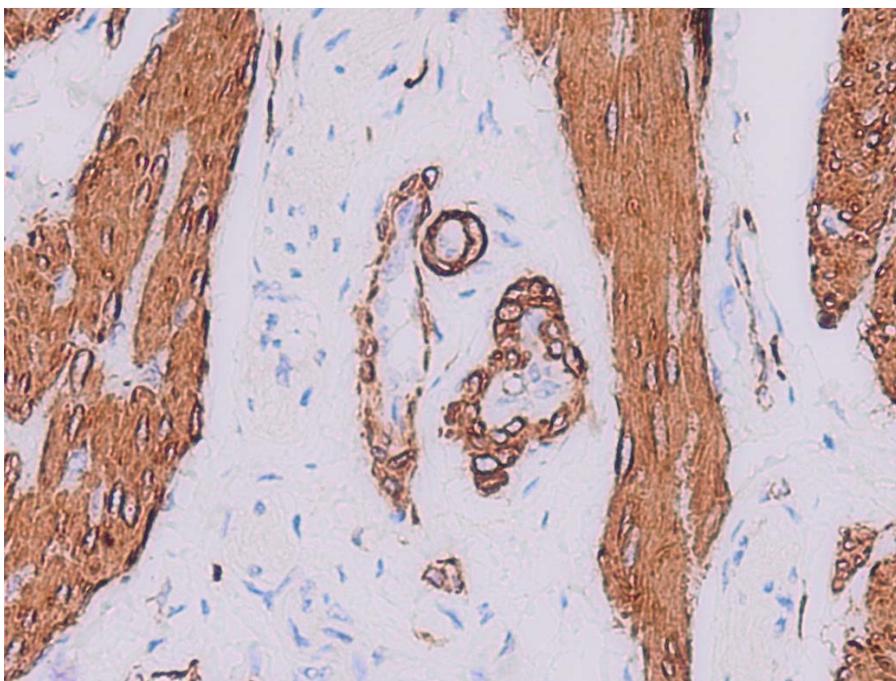


Рисунок 165 – Локализация α -SMA+ клетки в рыхлой соединительной ткани. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 200$.

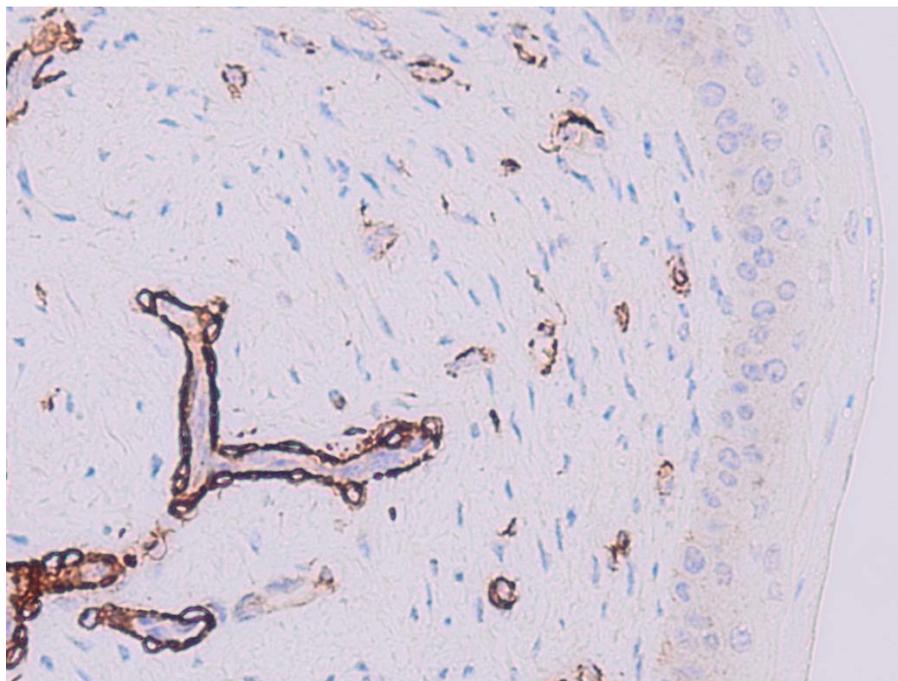


Рисунок 166 – Локализация α -SMA+ клетки в собственной пластинке слизистой оболочки сосочка большого листочка книжки. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 200$.

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 возрос в 1,4 раза. Прекапиллярные артериолы во всех возрастных группах имели диаметр от 12,0 до 18,0 мкм.

У новорожденных животных преобладали сосуды с более мелким диаметром, однако, во всех возрастных группах отмечались прекапилляры с диаметрами всего вариационного ряда.

Таблица 29 – Динамика диаметров сосудов гемомикроциркуляторного русла слизистой оболочки книжки в постнатальном онтогенезе (n=70)

Звенья гемомикроциркуляторного русла	Диаметр сосудов по возрастным группам (мкм)						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3 5 лет M±m	8-10 лет M±m
Крупные артериолы	32,88±5,86	35,21±6,48	37,82±7,18	40,37±7,77	45,49±9,50*	45,72±8,18	46,14±7,12
Терминальные артериолы	21,88±1,78	22,71±2,95	25,32±3,72*	26,85±8,58	30,01±5,61*	30,44±6,33	31,28±4,31
Прекапиллярные артериолы	14,39±2,80	14,71±2,99	14,89±3,17	15,67±3,12	15,84±2,85	15,87±2,39	16,01±1,37
Капилляры (артериальный конец)	5,73±1,13	6,12±1,24	6,64±1,17*	6,68±1,05	6,72±1,34	6,73±1,36	6,88±1,24
Капилляры (венозный конец)	10,07±1,78	10,13±0,82	10,16±1,02	10,23±1,09	10,29±1,05	10,38±0,91	10,81±1,56
Посткапиллярные вены	22,35±4,72	22,63±4,04	22,75±4,55	23,79±4,58	24,39±4,64	24,59±4,53	24,87±3,84
Собирательные вены	33,92±7,17	35,31±6,95	40,37±0,52*	41,31±0,57	49,81±6,21*	50,36±7,10	50,71±5,06
Мышечные вены	48,34±8,80	50,48±9,81	57,48±4,00*	58,49±5,97	65,30±9,84*	67,69±8,59	68,43±4,72

Примечание:; статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

Субэпителиально в шаровидных сосочках и межсосочковых пространствах капилляры формируют полигональные сети с различными диаметрами сторон от 3,0 до 11,0 мкм (рисунок 167, 168).

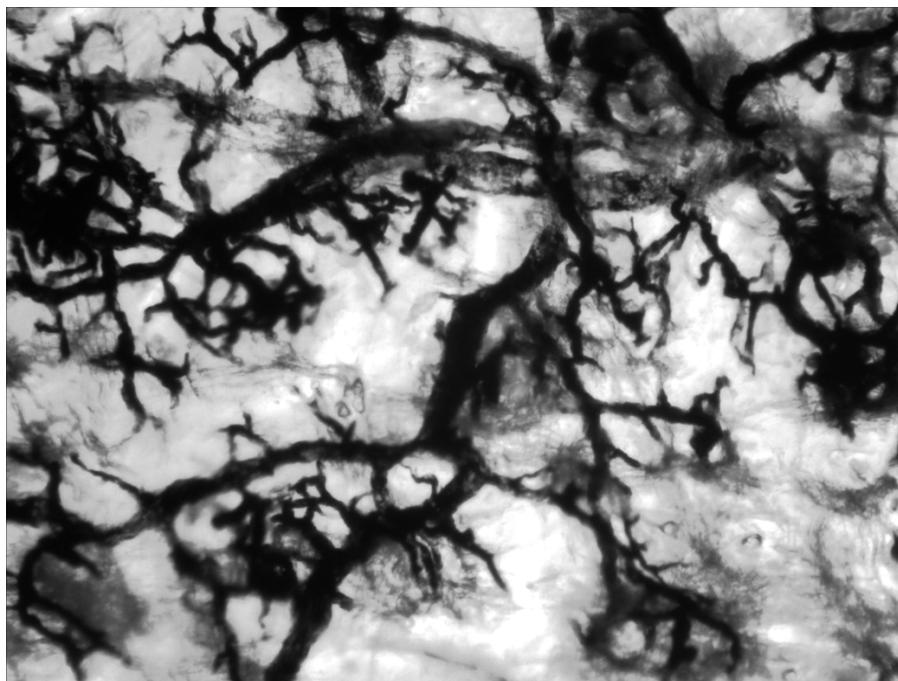


Рисунок 167 – Венозное звено гемомикроциркуляторного русла большого листочка книжки крупного рогатого скота. Самка, возраст 1 сутки. Расслоенный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.

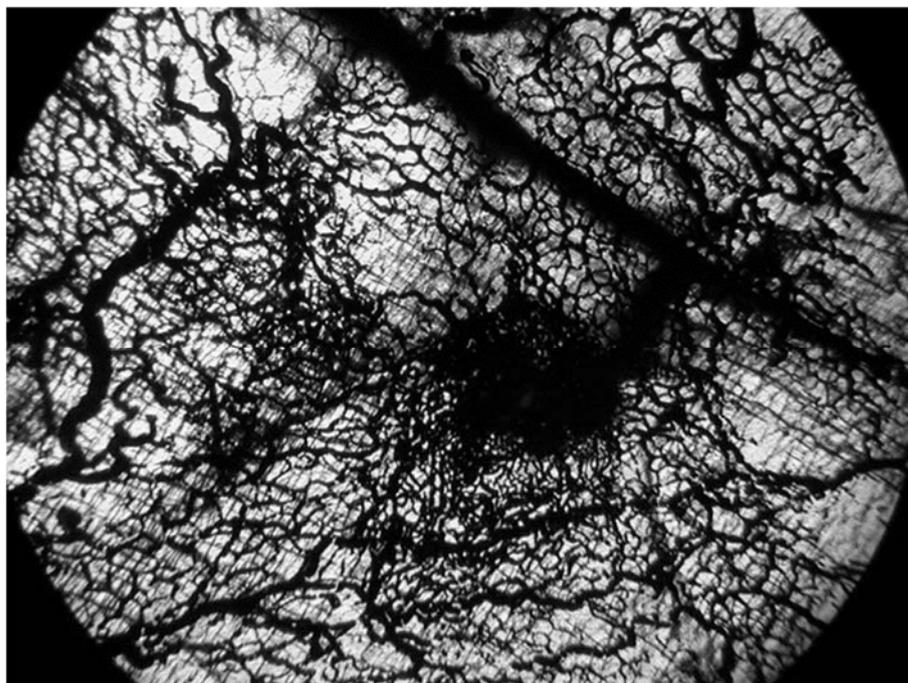


Рисунок 168 – Венозное звено гемомикроциркуляторного русла большого листочка книжки крупного рогатого скота. Самка, возраст 5 лет. Расслоенный препарат. Инъекция тушью с 5% желатиной. Ув. $\times 40$

Узкий конец капилляров прилегал к прекапиллярной артериоле, широкий – к посткапиллярной венуле, поэтому они были измерены отдельно. Капилляры сливаясь, формируют посткапиллярные венулы, последние, сливаясь, формируют 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 1,5 раза.

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.

Таким образом, характерной особенностью гемомикроциркуляторного русла слизистой оболочки книжки является наличие в первом – приносящем звене сосудов двух типов: крупных и терминальных артериол, что согласуется с данными Н. Е. Чернеховской с соавт. (2013) по этому вопросу. Диаметр их увеличивается от периода новорожденности до трехлетнего возраста в 1,4 раза. В резистивном звене (прекапилляры и посткапилляры) с возрастом достоверных количественных изменений не происходит, но отмечается увеличение количества сосудов с более крупным диаметром. В обменном звене достоверно увеличивается количество капилляров с более широким диаметром артериальных концов у животных в течение первых трех месяцев жизни, то есть переходного этапа онтогенеза. Капилляры в шаровидных сосочках и межсосочковых пространствах формируют сети гетерогенной формы с различными диаметрами сторон. В депонирующем звене диаметр сосудов увеличивается в 1,4-1,5 раза в течение исследуемого периода. 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 также 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, отражают корни до третьего порядка. Диаметр каждого последующего звена больше предыдущего (по току крови) в 1,26, 1,93, 2,64 раза (таблица 30). Вены характеризуются как малокорневые. Длинные вены, как правило, имеют вены-спутницы диаметром $68,72 \pm 1,27$ мкм.

У животных тридцатисуточного возраста достоверно увеличиваются диаметры всех звеньев венозного русла, порядок слияния остается стабильным по отношению к предыдущей возрастной группе. Диаметр каждого последующего звена больше предыдущего в 1,53, 1,86, 2,15 раза. Диаметр вен-спутниц достоверно увеличивается до $74,46 \pm 1,34$ мкм (рисунок 169). Диаметр продольного сосуда достоверно возрастает на 33,11%.

У животных трехмесячного возраста диаметры сосудов первого-четвертого порядка достоверно увеличиваются в 2,12, 1,60 и 1,88 раза. Диаметр вен-спутниц достоверно увеличивается до $115,76 \pm 2,87$ мкм. Диаметр продольного сосуда достоверно увеличился на 39,18%.

Таблица 30 – Динамика диаметров органных вен мышечного типа книжки в постнатальном онтогенезе (n=70)

Орган- ные вены	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Продоль- ная вена	760,19±10,27	1011,90±6,42*	1408,40±22,02*	1636,28±15,41*	2397,94±24,74*	2442,94±26,72	2475,14±35,07
1-го по- рядка	287,59±3,54	470,50±3,55*	865,28±6,87*	1192,11±9,63*	1518,75±11,04*	1565,54±18,31	1595,71±15,76
2-го по- рядка	148,90±2,38	252,59±3,35*	460,03±4,76*	662,45±6,90*	1078,75±9,87*	1094,93±9,62	1109,27±9,54
3-го по- рядка	117,53±1,60	164,61±1,58*	287,25±3,22*	429,00±5,19*	657,37±4,29*	665,67±5,70	669,67±5,65
4-го по- рядка	-	-	135,78±1,86	265,93±5,52*	451,69±3,97*	459,69±3,90	470,43±3,79
5-го по- рядка	-	-	-	171,00±1,37	231,47±3,06*	237,79±2,78	245,73±2,80

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

У животных шестимесячного возраста происходит достоверное увеличение диаметров сосудов первого пятого в 1,56, 1,61, 1,54, и 1,80 раза. Диаметр вен-спутниц достоверно увеличивается до $203,19 \pm 3,15$ мкм Диаметр продольного сосуда достоверно увеличился на 16,18%.



Рисунок 169 – Венозная васкуляризация большого листочка книжки. Самец, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

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 3-5 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 (рисунок 170). В самом начале они образуют дугообразные анастомозы и продольный сосуд, идущий по свободному краю. По пути в длинные сосуды и 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).



Рисунок 170 – Венозная васкуляризация среднего листочка книжки. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Инъекция тушью с 5% желатином.

В средних листочках также, 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 мышечное сплетение с мелкими прямоугольными ячейками. Ход сосудов в нем соответствует мышечным пучкам глубокого – кольцевого и наружного – продольного мышечных слоев. Под

серозной оболочкой вены образуют подсерозное сплетение, а в самой оболочке – крупнопетлистую сеть.

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

Как известно, кровоснабжение сычуга происходит через левую и правую желудочные, левую и правую желудочносальниковые артерии. Внутривисцеральные сосуды, отходящие от левой желудочной и левой желудочносальниковой артерий, снабжают кровью большую часть сычуга, его кардиальную, донную и, частично, пилорическую части. Правая желудочная и правая желудочносальниковая артерии питают пилорическую часть сычуга, пилорус и начальный участок двенадцатиперстной кишки. Экстраорганные артерии расположены в области малой и большой кривизны сычуга.

Внутривисцеральные 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, внутривисцеральные 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.

Органические 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 оболочки.

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 (рисунок 171).

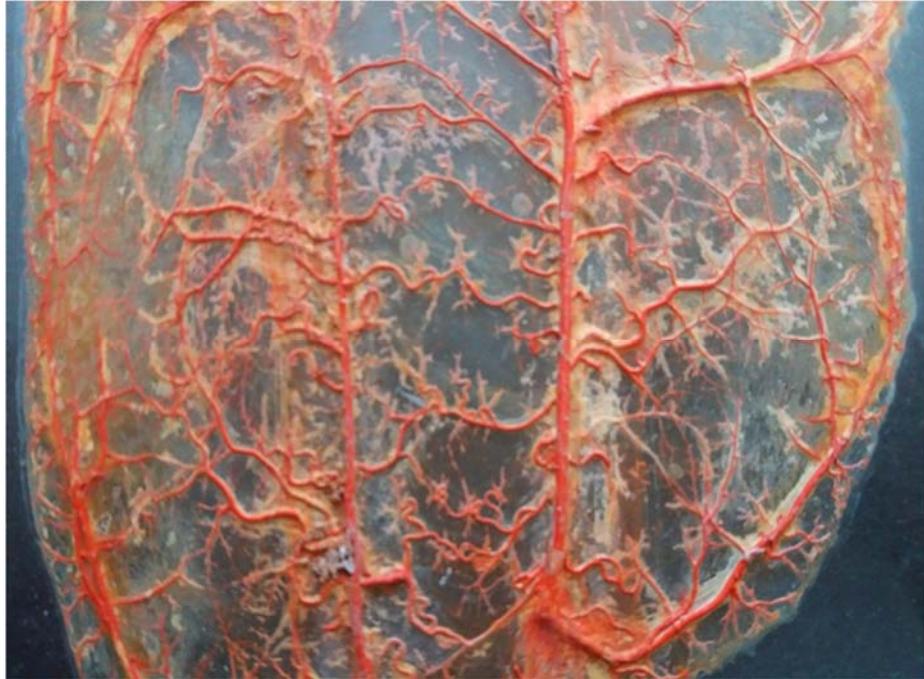


Рисунок 171 – Подслизистое сплетение донной части сычуга. Самец, возраст 3 месяца. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).

Слизистая оболочка сычуга представлена продольными спиральными складками, межскладковыми пространствами и поперечными складками (в пилорической области). Кровоснабжение складок сычуга имеет свои особенности. От продольных артерий у основания складок в сторону их свободного края идут длинные, средние и короткие артерии. Длинные складковые артерии доходят до свободного края складок, средние артерии доходят до половины складок, расположены между длинными артериями. Короткие артерии располагаются в области основания складок. Их многочисленные ветви и веточки образуют внутрисосудистые и межсосудистые анастомозы, формируя артериальное сплетение складки. Артериальная васкуляризация складок двусторонняя: сосуды правой стороны складки часто соответствуют левосторонней, то

есть расположены симметрично. В области свободного края складок артерии двух противоположных сторон, анастомозируя между собой, образуют густое сетевидное сплетение.

У новорожденных 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 (таблица 31). 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 юктаапикальным уровнем ветвления.

У тридцатисуточных животных диаметр продольных артерий достоверно увеличивается на 7,71%. Порядок ветвления остается стабильным. Диаметры артерий достоверно увеличиваются по отношению к предыдущей возрастной группе. При ветвлении длинных артерий каждое последующее звено меньше предыдущего в 1,80, 1,83 и 2,60 раза. Количество длинных, средних и коротких артерий остается стабильным. Характеристики сосудов не изменяются.

У трехмесячных животных диаметр продольных артерий достоверно увеличивается на 7,10%. Порядок ветвления длинных артерий увеличивается до пятого, средних – до четвертого и коротких – до третьего. При ветвлении длинных артерий диаметр каждого последующего звена меньше предыдущего в 2,01, 2,02, 2,15 и 1,37 раза. Количество длинных, средних и коротких артерий остается стабильным.

У шестимесячных животных диаметр продольных артерий достоверно увеличивается на 21,52%. При ветвлении длинных артерий диаметры всех звеньев достоверно увеличиваются по отношению к предыдущей возрастной группе, а внутри русла диаметр каждого последующего звена меньше предыдущего в 1,94, 2,00, 2,10, 1,63 раза. Количество длинных, средних и коротких

Таблица 31 – Динамика диаметров органных артерий мышечного типа большой складки сычуга в постнатальном онтогенезе (n=70)

Органные артерии	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Продольная артерия	1224,33±25,10	1318,72±21,50*	1412,40±22,90*	1716,28±26,17*	2177,94±47,39*	2231,14±46,78	2247,23±43,14
1-го порядка	847,19±8,19	886,59±3,56*	1184,72±9,51*	1297,90±10,40*	1542,75±13,64*	1577,54±20,22	1581,71±17,43
2-го порядка	452,92±9,53	492,09±9,71*	588,35±9,74*	670,45±7,16*	758,50±9,19*	772,73±9,65	781,28±9,55
3-го порядка	246,19±1,36	268,22±1,51*	291,25±4,70*	334,41±5,63*	377,99±4,31*	386,65±6,36	391,50±4,45
4-го порядка	98,29±1,07	103,68±1,38*	135,44±1,86*	166,34±2,14*	186,77±2,20*	191,41±3,14	192,20±2,15
5-го порядка	-	-	98,57±1,28	101,61±1,62	104,95±1,49	107,66±1,56	109,25±1,62

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

артерий в больших складках сычуга достоверно не изменяется и равно соответственно $10,01 \pm 0,14$, $12,02 \pm 0,11$ и $13,73 \pm 0,46$.

У животных восемнадцатилетнего возраста диаметр продольных артерий достоверно увеличивается на 26,90%. В больших складках достоверно увеличивается количество длинных, средних и коротких артерий, которых насчитывается $12,68 \pm 0,43$, $14,51 \pm 0,12$ и $16,20 \pm 0,11$ соответственно. Порядок ветвления остается стабильным (рисунок 176). Диаметры всех звеньев ветвления длинной артерии достоверно увеличиваются по отношению к предыдущей возрастной группе, а внутри русла каждое последующее звено меньше предыдущего в 2,03, 2,01, 2,02, 1,78 раза.

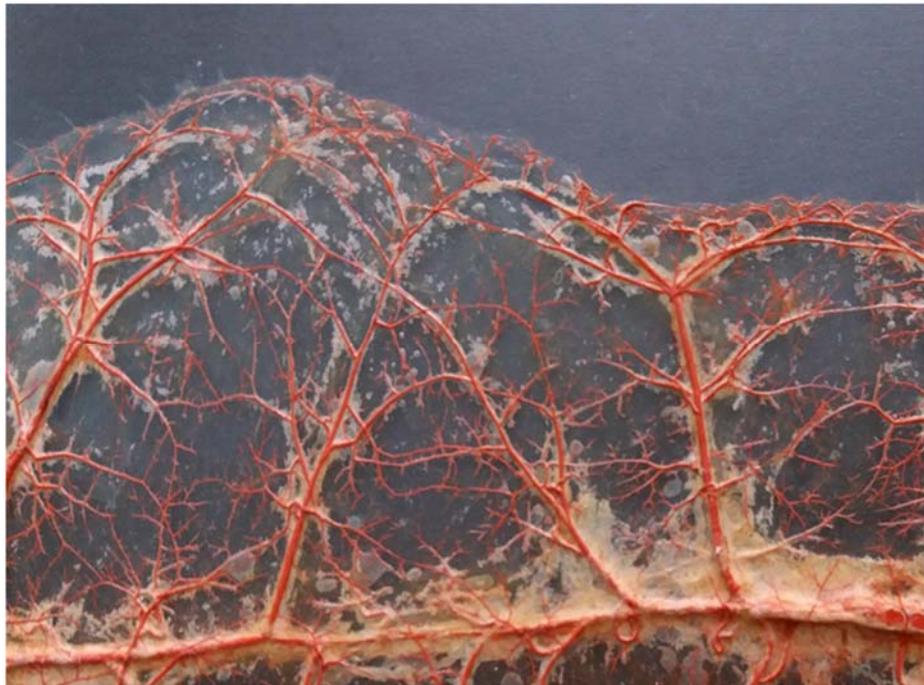


Рисунок 176 – Артериальная васкуляризация большой складки сычуга. Самка, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).

У животных трех-пяти лет и старше разница по количеству длинных, средних и коротких сосудов и их диаметру по отношению к животным восемнадцатилетнего возраста не достоверна ($0,05 < P$).

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

В пилорической части сычуга, где отсутствуют продольные складки, внутриваночные сосуды имеют различные направления с хорошо выраженной сетью анастомозов (рисунок 172–175).

Артерии подслизистого сплетения пилорической части сычуга имеют вентральное направление, они отходят от правой желудочной артерии, хорошо просматриваются анастомозы. В центре рисунка 174 нитевидный продольный анастомоз соединяет две внутриваночные артерии, в верхней части – дугообразные и противоположные анастомозы по типу «конец в конец».



Рисунок 172 – Подслизистое артериальное сплетение пилорической части сычуга. Самец, возраст 1сутки. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

В пилорической части сычуга подслизистая основа характеризуется богатством сосудов, густой сетью анастомозов и сплетениями. В самом пилорусе расположена многорядовая густая сеть сосудов, а в толщине его мышечного слоя – густое артериальное сплетение.

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



Рисунок 173 – Подслизистое артериальное сплетение пилорической части сычуга. Самка, возраст 30 суток. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 174 – Подслизистое артериальное сплетение пилорической части сычуга. Самка, возраст 6 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).



Рисунок 175 – Подслизистое артериальное сплетение пилорической части сычуга. Самка, возраст 8 лет. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

Таким образом, в связи с возрастом 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 новорожденных телят суточного возраста до $109,25 \pm 1,62$ мкм у животных восьми–десяти 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 двуствольные артерии узкопольного типа (индекс 30-60), последние с юкстамезальным и юктаапикальным уровнем ветвления.

2.2.3.11. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сычуга крупного рогатого скота

В результате исследований установлено, что у новорожденных телят суточного возраста α -SMA+ клетки в большом количестве локализируются в рыхлой соединительной ткани собственной пластинки слизистой оболочки, вокруг желудочных ямок сычуга и мышечной пластинки (рисунки 177, 178, 179).

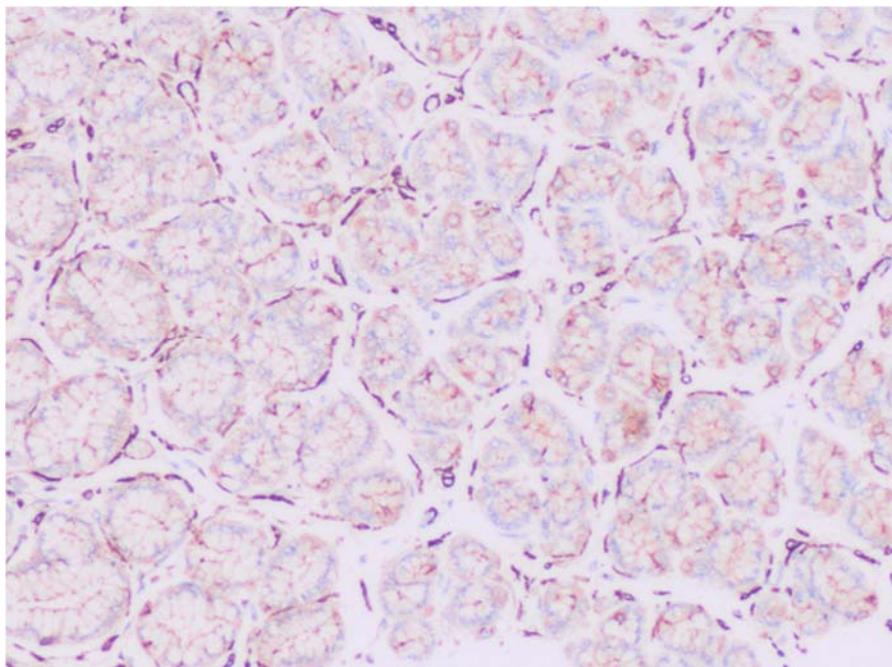


Рисунок 177 – Локализация α -SMA+ клеток в собственной пластинке слизистой оболочки сычуга. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 100$.

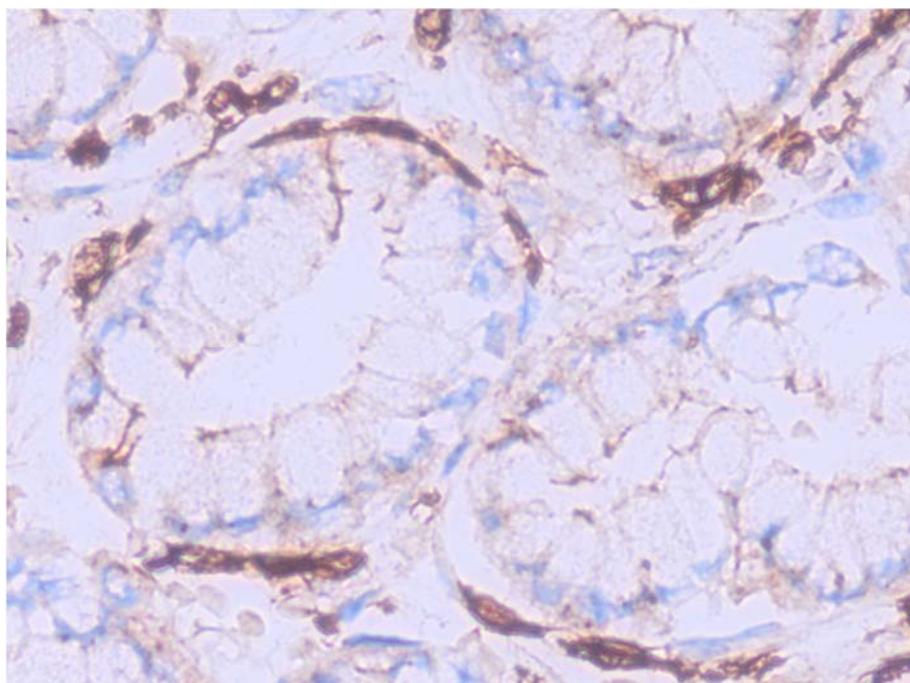


Рисунок 178 – Локализация α -SMA+ клеток в собственной пластинке слизистой оболочки сычуга. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета. Ув. $\times 600$.

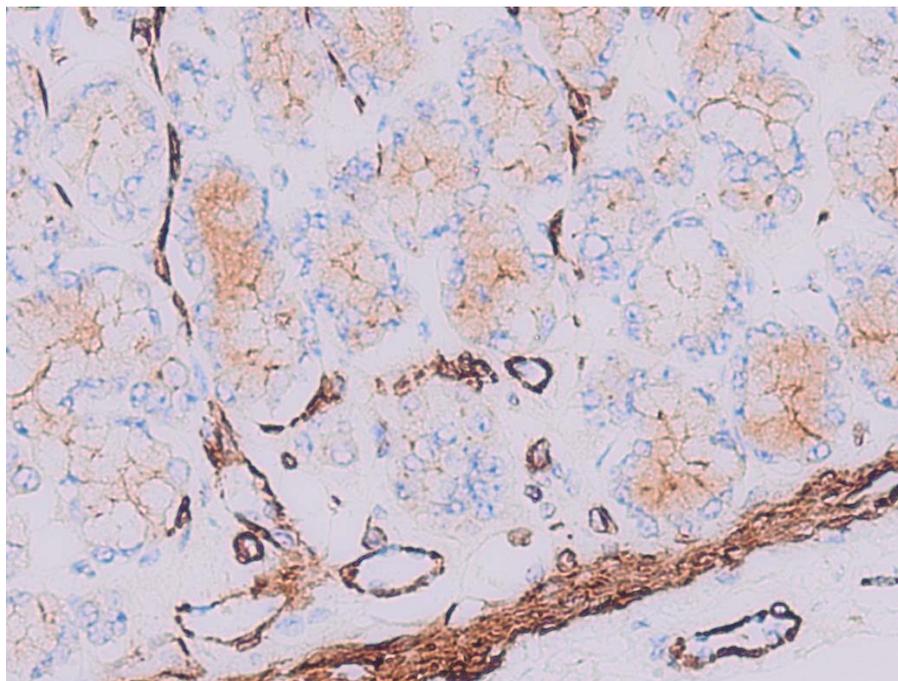


Рисунок 179 – Продольный срез большой складки сычуга. Локализация α -SMA+ клеток в собственной и мышечной пластинках слизистой оболочки сычуга. Самка, возраст 1 сутки. ИГХ-реакция моноклональных мышечных антител к α -Actin-Smooth Muscle. Продукт реакции коричневого цвета.
Ув. $\times 200$.

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 (рисунок 180, 181). Рядом с артериолярными проходят веноулярные 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 веноулы. Кроме того, они сообщаются посредством артериоло-веноулярных анастомозов шунтового и полшунтового типов. Параметры гемомикроциркуляторного русла сычуга представлены в таблице 32.

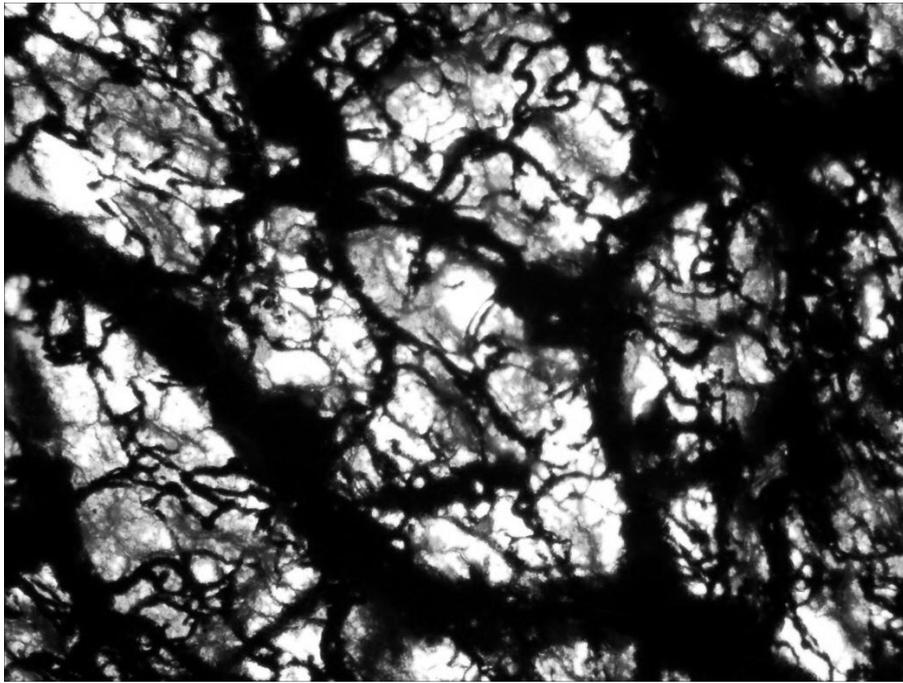


Рисунок 180 – Артериальное звено гемомикроциркуляторного русла большого листочка сычуга крупного рогатого скота. Самец, возраст 7 суток. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.



Рисунок 181 – Венозное звено гемомикроциркуляторного русла большого листочка сычуга крупного рогатого скота. Самец, возраст 7 суток. Инъекция тушью с 5% желатином. Ув. $\times 80$.

Таблица 32 – Динамика диаметров сосудов гемомикроциркуляторного русла слизистой оболочки сычуга в постнатальном онтогенезе (n=70)

Звенья гемомикроциркуляторного русла	Диаметр сосудов по возрастным группам (мкм)						
	1 сутки	30 суток	3 месяца	6 месяцев	18 месяцев	3-5 лет	8-10 лет
Крупные артериолы	83,45±3,49	86,43±2,67	95,97±2,01*	105,57±4,08*	107,81±2,47	109,97±2,76	110,78±2,97
Терминальные артериолы	28,78±2,04	31,13±2,74	31,16±2,74	31,33±2,84	31,42±2,81	31,52±2,71	31,87±3,16
Прекапиллярные артериолы	15,23±1,45	15,64±1,23	15,97±1,61	16,02±1,42	16,38±1,53	16,36±1,73	16,354±1,28
Капилляры (артериальный конец)	6,46±0,72	6,64±0,54	6,68±0,54	6,72±0,58	6,76±0,47	6,75±0,59	6,82±0,38
Капилляры (венозный конец)	9,21±1,85	10,12±2,09*	10,53±1,99	10,68±1,31	10,72±1,53	10,79±2,03	10,88±1,15
Посткапиллярные вены	20,88±4,33	23,47±5,34*	24,07±5,08	24,66±4,57	24,96±5,30	25,09±5,82	25,36±3,52
Собирательные вены	61,31±5,12	65,55±7,15	68,98±5,47*	69,67±7,12	70,11±5,23	70,72±6,24	71,06±4,31
Мышечные вены	137,50±2,84	142,39±2,17	168,71±4,41	183,73±3,28*	189,10±2,71	196,76±3,90	206,44±2,31

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: * – p < 0,05.

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, что согласуется с данными ряда авторов. 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 венулы. 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 венулы) 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 органных вен мышечного типа сычуга крупного рогатого скота

Сычуг как истинный желудок, начинает усиленно функционировать с первых дней жизни животного, – все это накладывает определенный отпечаток и на архитектонику венозного русла этого органа. Вены идут рядом с артериями, повторяют их ход, и также как артерии, подразделяются на длинные, средние и короткие. В отличие от других камер желудка в сычуге органные 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 новорожденных телят суточного возраста отмечается густая венозная васкуляризация всех частей сычуга, развиты венозные сплетения и сети, что вероятно связано с ранней функцией этого органа (рисунок 182). Длинные вены больших складок образуют четыре порядка слияния, диаметр каждого последующего звена больше предыдущего в 2,01, 1,86, и 1,71 раза (таблица 33).



Рисунок 182 – Венозная васкуляризация большой складки и межскладкового пространства сычуга. Самец, возраст 1 сутки. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (свинцовый сурик).

Таблица 33 – Динамика диаметров органных вен мышечного типа большой складки сычуга в постнатальном онтогенезе (n=70)

Орган- ные вены	Диаметр сосудов по возрастным группам, мкм						
	1 сутки M±m	30 суток M±m	3 месяца M±m	6 месяцев M±m	18 месяцев M±m	3-5 лет M±m	8-10 лет M±m
Про- дольная вена	1904,12±25,10	2125,49±20,91*	2298,66±22,96*	2719,65±25,49*	3203,96±47,25*	3214,30±47,78	3246,57±47,21
1-го по- рядка	1179,50±8,16	1320,30±3,72*	1778,34±9,35*	1931,81±10,31*	2234,81±14,14*	2263,63±14,83	2287,23±15,58
2-го по- рядка	690,46±10,01	736,17±11,09*	882,16±10,84*	1014,96±8,81*	1138,78±10,08*	1162,93±9,93	1191,95±10,36
3-го по- рядка	369,95±3,08	405,52±2,73*	439,78±4,66*	503,52±5,63*	566,85±4,29*	578,02±6,72	586,90±4,42
4-го по- рядка	184,37±2,73	191,24±1,94	267,86±3,79*	329,13±4,61*	369,31±5,02*	378,50±5,99	379,96±5,03
5-го по- рядка	-	-	182,70±1,85	192,18±3,27	212,61±3,48*	219,05±3,71	225,02±4,60

Примечание: статистически значимые различия с более ранним возрастом: *– p <0,05

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.

У тридцатисуточных животных порядок слияния корней остается стабильным. Диаметры вен первого-третьего порядков достоверно увеличиваются по отношению к предыдущей возрастной группе. При формировании длинных вен каждое последующее звено больше предыдущего в 2,12, 1,81 и 1,79 раза. Диаметры продольных вен достоверно увеличиваются на 11,63%.

У трехмесячных животных порядок слияния корней при формировании длинных вен увеличивается до пяти, средних – до четырех и коротких – до трех. В русле длинных вен каждое последующее звено больше предыдущего в 1,47, 1,64, 2,01 и 2,02 раза. Диаметры продольных вен достоверно увеличиваются на 8,14%.

У шестимесячных животных порядок слияния корней при формировании длинных вен остается стабильным. Достоверно увеличиваются диаметры корней первого-четвертого порядков по отношению к предыдущему возрасту. Внутри русла длинных вен каждое последующее звено больше предыдущего в 1,71, 1,53, 2,02 и 1,90 раза. Диаметры продольных вен достоверно увеличиваются на 18,31%.

У восемнадцатимесячных животных и старше достоверно увеличиваются диаметры корней первого-пятого порядков по отношению к предыдущему возрасту. 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%.

Органные вены характеризуются как вены мышечного типа, одно-, дву- и редко трехкорневые, преимущественно узкополюсного типа с индексом менее

60 и углами слияния от 30° до 100°. Выявлен юкстаапикальный и юкстамезальный уровни слияния вен, юкстабазальный отмечался в единичных случаях. По свободному краю длинные вены формируют противоположные дугообразные, углообразные и сетевидные анастомозы равнокалиберные, разнокалиберные и нитевидные. В стенке складки между длинными, средними и короткими венами формируются смежные анастомозы преимущественно углообразной и сетевидной формы.

Архитектоника венозных сосудов в средних и малых складках имеет сходство с большими складками (рисунок 183).



Рисунок 183 – Венозная васкуляризация средней складки сычуга. Самец, возраст 18 месяцев. Расслоенный препарат. Наливка контрастным веществом (сернокислый барий).

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 одиночные.

Проходя через мышечную оболочку, они принимают сосуды из межмышечного сплетения, ориентированные по ходу мышечных пучков глубокого – кольцевого и наружного – продольного мышечных слоев.

Проходя в серозной оболочке, внутривеночные 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 узкополюсного типа с индексом сосудов 30–60; отмечается типологическое соответствие артерий и вен, отражающее функциональное соответствие в притоке и оттоке. Наши данные по этому вопросу согласуются со сведениями Л. П. Карповой (1969), П. В. Груздева, Е. В. Бондарь (2005) и В. А. Мещерякова (2009). Результаты наших исследований не согласуются с мнением С. Н. Касаткина (1960, 1963) о том, что у фитофагов преобладающими по всему ходу пищеварительной трубки являются широкополюсные сосуды (эвриареальные).

Наши данные дополняют имеющиеся в литературе сведения о динамике порядков слияния и морфометрических показателей органических вен мышечного типа сычуга в постнатальном онтогенезе. Установлено у телят первого месяца жизни, количество корней слияния зависит от возраста что диаметры каждого последующего звена больше предыдущего между венами пятого–четвертого порядков в 1,40 у трехмесячных животных и в 1,71–1,73 у более старших возрастных групп. Вены третьего порядка превышают диаметр вен четвертого в 2,01 у животных первого месяца жизни, и в 1,52–1,64 раза в более старших возрастных группах. Вены второго порядка превышают диаметр вен третьего порядка в 1,87–1,82 раза у телят первого года жизни и в 2,01 раза у животных более старших возрастных групп.

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 эпителиосоединительнотканые образования 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 соединительнотканых сосочков 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 (лактлирующих 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. Доказано, 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 отличаются 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 медики 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 раз меньше, чем в одноименных артериях. Морфометрические параметры миоцитов медики 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 (α -SMA) происхождения и оценена их цитоархитектоника в стенке внеорганных сосудов и эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки желудка у 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 сутки 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. Пролиферативная 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, медиа 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-медия, 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. Изменения 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 г.) и «Способ иммуногистохимического выявления антигенов в препаратах длительно хранившихся в фиксаторах» (патент № 2627448 от 08.08.2017 г.) 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.

4. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Автандилов, Г. Г. Медицинская морфометрия / Г. Г. Автандилов. – М.: Медицина, 1990. – 384 с.
2. Адыширин-заде, Э. А. Структурные основы регуляции органной гемодинамики / Э. А. Адыширин-заде // Морфологические аспекты регуляции органного кровотока. – Куйбышев, 1986. – С.5–14.
3. Алехин, Ю. Н. Влияние современных технологий на развитие и здоровье телят / Ю. Н. Алехин, С. Р. Ужахов // Молочная промышленность. – 2015. – № 10. – С. 67–68.
4. Андреева, С. А. Морфометрические закономерности возрастных изменений в артериальном звене малого круга кровообращения крыс / С. А. Андреева // Вестник новых медицинских технологий. – 2011 – Т. 18, № 2 – С. 137–138.
5. Андрианова, Е. Н. Гемоциркуляция и гемореология: характеристика, клиническое значение, методы исследования /Е. Н. Андрианова, А. И. Рывкин // Вестник Ивановской медицинской академии. – 2008. – Т. 13. – № 1-2. – С. 80–85.
6. Анненкова, О. М. Артериальное русло многокамерного желудка северного оленя / О. М. Анненкова // Ветеринарная практика. – 2007. – № 1(36). – С. 52 – 58.
7. Анненкова, О. М. Морфология ворсинок рубца северного оленя / О. М. Анненкова // Актуальные проблемы ветеринарной медицины: сб. науч. тр. / СПбГАВМ. – СПб, 1999. – № 131. – С 16–18.
8. Анненкова, О. М. Особенности морфологии и васкуляризации многокамерного желудка оленя северного (*rangifer tarandus*) и лося европейского (*alces alces*): дис. ... канд. вет. наук: 16.00.02 / Анненкова Ольга Мстиславовна. – СПб., 2007. – 185 с.

9. Анненкова, О. М. Особенности строения рубца северного оленя / О. М. Анненкова // Международный вестник ветеринарии. – 2006. – №2. – С. 46–51.
10. Анненкова, О. М. Сравнительные морфологические исследования камер сложного желудка северного оленя / О. М. Анненкова // Актуальные проблемы ветеринарной медицины: сб. науч. тр. СПбГАВМ – СПб, 1999. – № 131. – С 14–16.
11. Артериальные магистрали большого круга кровообращения у маралов / Ю. М. Малофеев, Л. Ю. Майдорова, Н. И. Рядинская, С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2007. – № 9 (35). – С. 40–45.
12. Бабиченко, И. И. Новые методы иммуногистохимической диагностики опухолевого роста: учеб. пособие / И. И. Бабиченко, В. А. Ковязин. – М.: РУДН, 2008. – 109 с.
13. Бавыкин, Д. В. Экспрессия маркера клеточной пролиферации Ki-67 при тупой травме различной давности / Д. В. Бавыкин, В. И. Бахметьев // Научно-медицинский вестник Центрального Черноземья. – 2013. – № 53. – С. 58–62.
14. Багаев, С.Н. Законы ветвления кровеносных сосудов / С.Н. Багаев, В.Н. Захаров, В.А. Орлов // Российский журнал биомеханики. – 2002. – Т. 6, № 4. – 13–29.
15. Баландина, О. А. О функциональной мобильности капилляров / О. А. Баландина // Бюл. эксперимент. биологии и медицины. – 1952. – № 6. – С. 27.
16. Безбородов, П. Н. К вопросу о классификации заболеваний сычуга у коров / П. Н. Безбородов // Российский ветеринарный журнал. Сельскохозяйственные животные. – 2008. – Ч. 2 – С. 22–23.
17. Безбородов, П. Н. О заболеваниях сычуга крупного рогатого скота, не связанных с проведением хирургической репозиции при лечении / П. Н. Безбородов // Вестник ОрелГау. – 2011. – № 6 (33). – С. 82–87.

18. Белобороденко, А. М. Возрастная и сравнительная физиология пищеварения в многокамерном желудке у овец и крупного рогатого скота / А. М. Белобороденко, Т. А. Белобороденко, М. А. Белобороденко. – Тюмень: Изд-во ГАУСЗ, 2015. – 140 с.

19. Беляев В. А. Артериальная васкуляризация листочков книжки яков / Беляев В. А. // Морфофункциональные показатели продуктивных животных : Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1991. – С. 91–95.

20. Беляев, В. А. Внутрстеночные артерии сетки яка / В. А. Беляев // Морфофункциональные показатели продуктивных животных : Сб. науч. тр. – Ставрополь, 1991. – С. 95–100.

21. Беляев, В. А. Возрастные особенности экстраорганных сосудов сычуга яков / В. А. Беляев // Морфофункциональные показатели продуктивных животных : сб. науч. тр. – Ставрополь, 1993. – С. 19–21.

22. Беляев, В. А. Морфофункциональная характеристика артериальной системы рубца взрослого яка / В. А. Беляев // Морфофункциональные показатели продуктивных животных : сб. науч. тр. – Ставрополь, 1993. – С. 16–19.

23. Беляев, В. А. Экстраорганные артерии желудка яков / В. А. Беляев // Проблемы эволюционной, сравнительной и функциональной морфологии домашних и пушных зверей клеточного содержания : Республ. Науч. конф. вет. морфологов. – 1993. – С. 159–160.

24. Биология развития и законы индивидуального развития человека и животных / Л. П. Тельцов, И. Р. Шашанов, В. А. Здоровинин, В. А. Столяров // Морфологические ведомости. – 2007. – Т. 10, № 1-2. – С. 284–287.

25. Бондарь, Е. В. Артерии книжки и сычуга косуль/ Е. В. Бондарь // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных: сб. науч. тр. – Ставрополь, 1995. – С. 64–67.

26. Бондарь, Е. В. Венозное русло рубца косуль в постнатальном онтогенезе/ Е. В. Бондарь// Диагностика, лечение и профилактика заболеваний

сельскохозяйственных животных: сб. науч. тр. – Ставрополь, 1998. – С. 97–102.

27. Бондарь, Е. В. Внутривеночные вены желудка косуль / Е. В. Бондарь // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных: сб. науч. тр. – Ставрополь, 1995. – С. 72–75.

28. Бондарь, Е. В. Интраорганные венозные сосуды рубца косуль / Бондарь Е. В. // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных: сб. науч. тр. – Ставрополь, 1998. – С. 111–114.

29. Бондарь, Е. В. Микроморфологические особенности артерий желудка европейской косули в начальном периоде постнатального развития / Е. В. Бондарь // Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных : сб. науч. тр. по материалам V Всерос. науч. конф. – Казань, 2014. – С. 39–41.

30. Бондарь, Е. В. Морфометрическая характеристика сычуга косуль / Е. В. Бондарь // Вестник ветеринарии. – 2013. – № 1 (64). – С. 57–59.

31. Бондарь, Е. В. Сравнительный анализ клапанного аппарата венозных сосудов многокамерного желудка представителей семейства оленей (*cervidae*) / Е. В. Бондарь // Ученый XXI века. – 2016. – № 7 (20). – С. 3–5.

32. Бондарь, Е. В. Эколого-возрастная детерминированность морфологии рубца косуль / Е. В. Бондарь // Вестник ветеринарии. – 2005. – № 1 (32). – С. 50–53.

33. Бондарь, Е. В. Экстра- и интраорганные артерии рубца и сетки косуль / Е. В. Бондарь // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч.тр. – Ставрополь, 1995. – С. 68–72.

34. Буркова, Н. Ф. Особенности конструкции микроциркуляторного русла париетальных листков плевры и брюшины у новорожденных / Н. Ф. Буркова // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1977. – Т. 73, № 12. С.

35. Буряков, Н. П. Влияние некоторых показателей на уровень жевательной активности у коров / Н. П. Буряков, М. А. Бурякова // Современное состояние, перспективы развития молочного животноводства и переработки сельскохозяйственной продукции : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.- практ. конф. / ОГАУ им. П.А. Столыпина. – Омск, 2016. – С. 61–63.
36. Бушукина, О. С. Постнатальный гистогенез интрамуральных ганглиев желудка в зависимости от типов питания в эксперименте / О. С. Бушукина, Н. А. Вечканова, Д. М. Коробков // Огарёв-Online. – 2017. – № 1 (90). – С. 3.
37. Быков, В. Л. Защитные механизмы покровного эпителия слизистой оболочки пищевода человека / В. Л. Быков, Е. А. Исеева // Морфология. – 2006. – Т. 130, № 6. – С. 12–24.
38. Быков, В. Л. Функциональная морфология покровного эпителия слизистой оболочки пищевода / В. Л. Быков, Е. А. Исаева // Морфология. – 2006. – Т. 129, № 3. – С. 7–21.
39. Валькова, В. В. Морфология многокамерного желудка овец эдильбаевской породы при искусственном выращивании / В. В. Валькова, О. С. Бушукина, В. А. Здоровинин // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. – 2014. – Т. 218, № 2. – С. 33 – 37.
40. Ванков, В. Н. Строение вен / В. Н. Ванков. – М. : Медицина, 1974. – 208 с.
41. Васильева, В. А. Развитие слизистой оболочки пищеводного желоба желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе / В. А. Васильева, Т. Е. Зимина // Фундаментальные исследования. – 2008. – № 4. – С. 49–50.
42. Васина, Е. Н. Подслизистый слой как сосудистая оболочка стенки желудочно-кишечного тракта / Е. Н. Васина // Вопросы морфологии кровеносной системы. – Куйбышев, 1979. – С. 38–41.

43. Вечканова, Н. А. Адаптационно-компенсаторная перестройка нервной ткани многокамерного желудка / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. – 2015. – Т. 9, № 1. – С. 2–5.

44. Вечканова, Н. А. Постнатальный морфогенез межмышечных ганглиев желудка овец при искусственном выращивании / Н. А. Вечканова, О. С. Бушукина, В. А. Здоровинин // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана. – 2014. – № 3. – С. 79–83.

45. Визуализация летучих жирных кислот в слизистой рубца овец при использовании методов электронной гистохимии / Н. С. Шевелев, И. А. Морозов, А. Г. Грушкин и др. // Докл. ТСХА. – 2001. – Т. 273, № 2. – С. 43–46.

46. Вишневская, Н. Д. Закономерности роста желудочно-кишечного тракта в онтогенезе крупного рогатого скота / Н. Д. Вишневская // Животноводство. – 1960. – № 7. – С. 56–57.

47. Вишневская Т. Я. Особенности экстра- и интраорганной васкуляризации селезёнки разных таксонов животных // Т. Я. Вишневская // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 1 (23). – С. 43–48.

48. Вишневская, Т. Я. Селезёнка, её кровоснабжение у животных разных таксономических групп / Т. Я. Вишневская // Современные экологические проблемы динамика развития и пути их решения : Сб. науч. тр. по материалам Всерос. науч.-практ. семинара. – Оренбург, 2016. – С. 140–150.

49. Влияние гемодинамики на пространственную организацию атеросклеротических поражений аорты человека. Бляшки в местах ветвления артерий / В. А. Колпаков, Р. С. Полищук, П. Б. Соловьев и др. // Архив патологии. – 1993. – Т. 55, вып. 3. – С. 39–42.

50. Влияние гемодинамики на пространственную организацию атеросклеротических поражений аорты человека. Топические отличия в липидных полосах, липофиброзных и фиброзных бляшках / В. А. Колпаков, Р.

С. Полищук, П. Б. Соловьев и др. // Архив патологии. – 1993. – № 3. – С. 30–34.

51. Вракин, В. Ф. Артерии и вены рубца / В. Ф. Вракин, А. К. Бобылев // Доклады ТСХА. – 1964. – Вып. 78. – С. 84–87.

52. Гаджиева, Г. М. Морфофункциональные изменения отделов желудочно-кишечного тракта у ягнят и молодняка овец в связи с возрастом / Г. М. Гаджиева, А. И. Абдулнатилов // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. – 2015. – № 1 (30). – С. 35–39.

53. Гансбургский, А. Н. Строение артерий и особенности гемодинамики в области устьев отходящих сосудов / А. Н. Гансбургский // Морфология. – 1996. – Т. 109, № 1. – С. 82–91.

54. Гистогенез в аспекте онтогенетического развития организма / В. В. Семченко, Л. П. Тельцов, Г. А. Хонин и др. // Науковий вісник НУБіП України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. – 2013. – № 188 (2). – С. 145–157.

55. Гистологическая техника / В. В. Семченко, С. А. Барашкова, В. И. Ноздрин, В. Н. Артемьев // Омск–Орел, 2006. – 288 с.

56. Голубев, А. Г. Биология продолжительности жизни и старения / А. Г. Голубев. – СПб: Н–Л, 2009. – 287 с.

57. Горчаков, В. Н. Морфологические методы исследования сосудистого русла / В. Н. Горчаков // Новосибирск : Изд-во СО РАМН. – 1997. – 440 с.

58. Гришина, И. И. Морфология основных сосудистых магистралей у марала в плодном периоде: Автореф. дисс. ... канд. вет. наук: 16.00.02 / Гришина Ирина Ильинична ; ИВМ АГАУ. – Барнаул, 2006. – 19 с.

59. Груздев, П. В. Артерии и вены многокамерного желудка домашних и некоторых диких жвачных животных: дис. ... д-ра биол. наук: / Груздев Павел Васильевич. – Кострома, 1971. – 485 с.

60. 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.

61. Груздев, П. В. Ветвление чревной артерии у домашних животных / П. В. Груздев // Сб. науч. тр. по материалам межвуз. науч. конф. – Кострома, 1970. – С. 48–49.

62. Груздев, П. В. Возрастные особенности микроструктуры стенки сосудов желудка жвачных животных / П. В. Груздев, В. М. Шпыгова // Морфология. – 1996. – Т. 109, № 2. – С. 46.

63. Груздев, П. В. Гистологическое строение правой рубцовой артерии и вены крупного рогатого скота / П. В. Груздев // Диагностика, лечение, профилактика заболеваний с.-х. животных : сб. науч. тр. по материалам науч.-практ. конф. – Ставрополь. – 1982. – Вып. 45, Т.5. – С. 114–117.

64. Груздев, П. В. Звенья терминального артериального русла эпителиосоединительнотканых образований рубца яка в постнатальном онтогенезе / П. В. Груздев, В. А. Беляев // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. – Ставрополь, 1997. – С. 73–77.

65. Груздев, П. В. К морфологии воротной вены жвачных животных / П. В. Груздев // Сб. науч. тр. по материалам науч.-метод. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов с/х вузов. – М., 1963. – Вып. I. – С. 57–58.

66. Груздев, П. В. К морфологии слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота и овец / П. В. Груздев // Труды ВСХИЗО. – 1975. – Вып.103. – С. 55–57.

67. Груздев, П. В. Коэффициент кровоснабжения многокамерного желудка зебувидного скота и пятнистых оленей / П. В. Груздев, В. М. Шпыгова // Актуальные проблемы ветеринарной медицины и биологии : сб. науч. тр. по

материалам Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 150-летию ветеринарной службы Оренбуржья. – Оренбург, 2003. – С. 224–225.

68. 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.

69. 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.

70. Груздев, П. В. Способ приготовления гистологического препарата сосудистой сети желудочно-кишечного тракта / П. В. Груздев, Г. Н. Губанова, В. М. Шпыгова // А.с. № 1291839 (СССР). – Ставроп. СХИ, авт. изобрет. – Заявл. 16.05.84 № 3740519 ; опубл. в Б.И., 1987, № 7.

71. Груздев, П. В. Сравнительная и возрастная макроанатомия сосудистого русла желудка диких жвачных животных : монография / П. В. Груздев, Е. В. Бондарь. – Невинномысск: Изд-во НГГТИ, 2005. – 231 с.

72. 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.

73. Груздев, П. В. Характеристика сосудистого русла эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки преджелудка домашних и диких жвачных животных / П. В. Груздев, Г. Н. Губанова, В. М. Шпыгова и др. // Актуальные проблемы ветеринарии : сб. науч. тр. – Барнаул, 1995. – С. 48–52.

74. Груздев, П. В. Экстраорганные венозные сосуды желудка овец с учетом клапанного аппарата / П. В. Груздев // Сб. науч. тр. Костром. СХИ. – Караваево, 1968. – Вып. 10. – С. 152–156.
75. Губанова, Г. Н. Ветвление чревной артерии овец / Г. Н. Губанова // Физиологические, морфологические и биохимические показатели у продуктивных животных : Сб. науч. тр. / Ставроп. СХИ. – Ставрополь, 1985. – С. 72–78.
76. Губанова, Г. Н. Морфология и кровоснабжение сосочков сетки и книжки желудка овец ставропольской породы / Г. Н. Губанова. – Ростов-на-Дону, 1986. – С. 31–32.
77. Губанова, Г. Н. Сравнительная морфология слизистой оболочки желудка овец и сайгаков / Г. Н. Губанова // Физиологические, морфологические и биохимические показатели у продуктивных животных : Сб. науч. тр. / Ставроп. СХИ. – Ставрополь, 1984. – С. 74–77.
78. Губанова, Г. Н. Экстраорганные артерии желудка овец и сайгаков / Г. Н. Губанова // Физиологические, морфологические и биохимические показатели у продуктивных животных : Сб. науч. тр. / Ставроп. СХИ. – Ставрополь, 1985. – С. 72–78.
79. Гугушвили, Д. Л. Анатомия внутриорганной кровеносной системы и сегментарное строение желудка / Д. Л. Гугушвили, Г. В. Воронкин, А. Е. Подольский // Тез. докл. IX Междунар. конгресса анатомов. – Л., 1970. – С. 134.
80. Гуревич, М. И. Функциональная характеристика сосудов гладких мышц / М. И. Гуревич, С. А. Берштейн // Успехи современной биологии. – 1969. – Вып. 1. – С. 53–57.
81. Гусаров, А. А. Морфологические основы регуляции кровотока в желудочно-кишечном тракте / А. А. Гусаров, С. В. Шалаев, И. И. Марков // Морфологические ведомости. – 2006. – № 1-2. – С. 175–178.
82. Гусаров, А. В. Морфофункциональные особенности гематолимфатических отношений в желудочно-кишечном тракте человека и

лабораторных животных /А. В. Гусаров, И. И. Марков, И. Л. Сопова //Морфологические ведомости. – 2005. – № 3/4. – С. 24–26.

83. Давлетова, Л. В. Биология развития органов пищеварения жвачных и всеядных животных / Л. В. Давлетова. – М. : Наука, 1974. – 136 с.

84. Диденко, И. Ю. Структурно-функциональная организация слизистой оболочки полости рта у человека в норме / И. Ю. Диденко, А. В. Петров, В. В. Спицин // Журнал анатомии и гистопатологии. – 2012. – Т. 1, № 4. – С. 9–24.

85. Дилекова О. В. Гистологическая характеристика стенки сычуга плодов овец ставропольской породы /О. В. Дилекова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам науч.-практ. конф. – Ставрополь. – 2005. – С. 12–13.

86. Дилекова, О. В. Гистологическое строение преджелудка плодов овец ставропольской породы /О. В. Дилекова // Актуальные проблемы охраны здоровья животных : сб. науч. тр. по материалам II междунар. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 2004. – С. 43–46.

87. Дилекова, О. В. Морфология развития стенки сычуга овец ставропольской породы в пренатальном онтогенезе / О. В. Дилекова // Сборник научных трудов Ставропольского научно-исследовательского института животноводства и кормопроизводства. – 2007. – Т. 3, № 3-3. – С. 58–62.

88. Дилекова, О. В. Морфофункциональная характеристика стенки книжки овец в пренатальном онтогенезе / О. В. Дилекова // Актуальные проблемы ветеринарного акушерства, гинекологии и биотехники размножения животных : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 2007. – С. 90–92.

89. Драпкина, О. М. Сосудистый возраст. Механизмы старения сосудистой стенки. Методы оценки сосудистого возраста / О. М. Драпкина, Б. А. Манджиева // Кардиоваскулярная терапия и профилактика. – 2014. – № 13(5). – С. 74–82.

90. Ершов, Г. С. Артериальная система желудка домашних и диких жвачных животных / Г. С. Ершов // Актуальные проблемы охраны здоровья животных: сб. науч. тр. по материалам II междунар. науч.-практ. конф. – 2004. – С. 346–349.

91. Ершов, Г. С. Морфология и кровоснабжение желудка пятнистых оленей в различные возрастные периоды : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 16.00.02 / Ершов Геннадий Станиславович ; Ставропольская ГСХА. – Ставрополь, 1997. – 23 с.

92. Ефимов, А. А. Толщина стенки крупных артерий человека как микрометрический биомаркер возрастных изменений артериальной системы для определения возраста в судебно-медицинской практике / А. А. Ефимов // Морфология. – 2008. – Т. 133, вып. 2. – С. 46.

93. Жданов, Д. А. Общая анатомия и физиология лимфатической системы / Д. А. Жданов. – Л. : Медгиз, 1952. – 335 с.

94. Жеденов, В. Н. К типовой анатомии артериальной системы некоторых внутренних органов каракульской овцы / В. Н. Жеденов // Тр. Всесоюз. ин-та каракулеводства. – 1960. – Вып.4. – С. 112–117.

95. Жердин, И. В. Распределение артерий внутри стенок желудка / И. В. Жердин // Строение, кровоснабжение и иннервация внутренних органов. – Сталинград, 1960. – Ч. 1. – С. 152–162.

96. Жесткость периферических артерий и ремоделирование миокарда при различных вариантах артериальной гипертонии / К. В. Протасов, А. А. Дзизинский, Д. А. Синкевич и др. // Вестник Санкт-Петербургской гос. мед. академии им. И. И. Мечникова. – 2007. – Т. 2, №2 (прил.). – С. 140–141.

97. Заболотько, Л. А. Интрамуральные вены желудка человека в постнатальном онтогенезе и структурные механизмы, регулирующие по ним ток крови : автореф. дис. ... д-ра мед. наук: 14.00.02 / Заболотько Людмила Алексеевна. – Новосибирск, 1992. – 34 с.

98. Заболотько, Л. А. Особенности флебоархитектоники стенок желудка человека / Л. А. Заболотько // Морфология. – 1992. – 102, № 1. – С. 65–73.
99. Завалишина, С. Ю. Антиагрегационные возможности стенок сосудов у телят молочно-растительного питания / С. Ю. Завалишина, И. Н. Медведев // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2012. – № 1. – С. 156–159.
100. Закономерности соединительнотканного комплекса кровеносных сосудов подвздошной кишки мужчин старческого возраста / В. В. Никель, П. А. Самотесов, А. А. Касимцев и др. // Медицина и образование в Сибири. – 2014. – № 6. – С. 11.
101. Захаров, К. В. Сходство и различие организации кровеносных терминальных конструкций в идентичных слоях стенки органов пищеварительного тракта / К. В. Захаров, Б. Б. Галахов // Труды IX Всесоюз. съезда АГЭ. – Минск, 1981. – С. 158.
102. Захарченко, Т. К. Артериальные сосуды сычуга у овец / Т. К. Захарченко // Матер. внутривуз. конф. / Ставроп. СХИ. – Ставрополь, 1967. – Вып. 24. – С. 145.
103. Зимина, Т. Е. Микроморфология пищевода и желудка крупного рогатого скота в постнатальном онтогенезе : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 16.00.02 / Зимина Татьяна Евгеньевна. – Саранск, 2005. – 18 с.
104. Ильин, П. А. Возрастная морфология и гистохимия органов переднего отдела пищеварительного канала крупного рогатого скота / П. А. Ильин // Труды Омского ветеринарного института. – 1964. – Т. 22, вып. 1. – С. 43–49.
105. Ильин, П. А. Возрастные особенности морфологии и гистохимии эпителия органов ротоглотки и пищевода и сложного желудка у плодов крупного рогатого скота / П. А. Ильин // Морфогенез и регенерация: сб. науч. тр. – Тюмень, 1970. – С. 522–525.

106. Ильин, П. А. К вопросу о ранней морфогистохимической дифференциации сложного желудка крупного рогатого скота / П. А. Ильин // Труды Омского ветеринарного института. – Омск, 1970. – Т. 27, вып. 1. – С. 56–61.

107. Ильин, П. А. Морфология и гистохимия преджелудков крупного рогатого скота / П. А. Ильин // Труды Омского ветеринарного института. – Омск, 1978. – С. 74–76.

108. Ильин, П. А. Синтез гликогена в слизистой оболочке органов ротоглотки, пищевода и сложного желудка в связи с эмбриональным пищеварением у плодов крупного рогатого скота / П. А. Ильин // Труды Омского ветеринарного института. – Омск, 1970. – Т. 27, вып. 1. – С. 50–55.

109. Источники артериального кровоснабжения отделов многокамерного желудка телят чёрно-пёстрой породы / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский, М. В. Щипакин и др. // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 3 (25). – С. 92–95.

110. К вопросу о клапанном аппарате кровеносных сосудов // Вестник неотложной и восстановительной хирургии / Н. П. Барсуков, Л. Н. Барсуков, О. В. Остапенко, Г. А. Юней. – 2017. – Том 2, № 4. – С. 367–370.

111. Казначеев, В. П. Перспективы в исследовании проблемы трофической функции соединительной ткани. Функционально-структурная единица тканей и органов – «микрорайон» / В. П. Казначеев // Трофическая функция гистогематических барьеров в физиологии и патологии. – Новосибирск, 1971. – С. 3–10.

112. Калнциема, В. Х. Возрастные особенности в гистологической структуре преджелудков у плодов коровы и новорожденных / В. Х. Калнциема // Известия АН Латвийской ССР. – 1970. – № 5. – С. 3–6.

113. Караганов, Я. Л. Топологический принцип в изучении структурно-функциональных единиц микроциркуляции / Я. Л. Караганов, В. В. Банин // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1978. – Т. LXXV, № 11. – С. 5–21.

114. Карпова, Л. П. Интрамуральная васкуляризация желудка позвоночных животных / Л. П. Карпова // Материалы IV Поволжской конф. физиологов, фармакологов и биохимиков с участием морфологов и клиницистов. – Саратов, 1966. – Т. 2. – С. 193–294.

115. Карпова, Л. П. Кровоснабжение желудков некоторых млекопитающих животных / Л. П. Карпова // Строение, кровоснабжение и иннервация внутренних органов. – Сталинград, 1960. – Ч. 1. – С. 139–152.

116. Карпова, Л. П. Морфологические особенности интрамуральной васкуляризации желудка в различные возрастные периоды / Л. П. Карпова // Матер. VII-й науч. конф. по вопросам возрастной морфологии, физиологии и биохимии. – М., 1965. – С. 61.

117. Карпова, Л. П. Функциональная анатомия желудочных вен / Л. П. Карпова // Функциональная и прикладная анатомия венозной системы : тр. по материалам всерос. конф. – М.: Медицина, 1969 – С. 151–153.

118. Касаткин, С. Н. Анатомия кровеносной системы пищеварительного тракта домашних и некоторых промысловых животных в связи с физиологией питания / С. Н. Касаткин // Материалы научно-метод. конф. АГЭ с.-х. вузов. – М., 1963. – Вып.1. – С. 53.

119. Касаткин, С. Н. Возрастная анатомия внутривенечных сосудов пищеварительного тракта / С. Н. Касаткин // Тр. первой науч. конф. АГЭ Средней Азии и Казахстана. – Алма-Ата, 1961. – С. 109–112.

120. Касаткин, С. Н. Морфофункциональная классификация кровеносных сосудов органов человека и позвоночных животных / С. Н. Касаткин, В. Я. Липченко, Р. П. Самсцев // Тез. докл. по матер. IX Междунар. конгресса анатомов. – Л., 1970. – С. 31.

121. Касаткин, С. Н. Новые данные по анатомии кровеносных сосудов пищеварительного тракта человека и позвоночных животных / С. Н. Касаткин // Строение, кровоснабжение и иннервация внутренних органов. – Сталинград, 1960. – Ч.1. – С. 5–38.

122. Касаткин, С. Н. Об анастомозах экстраорганных и интрамуральных кровеносных сосудов пищеварительного тракта человека и позвоночных животных / С. Н. Касаткин // Строение, кровоснабжение и иннервация внутренних органов. – Сталинград, 1960. – Ч.1. – С. 39–78.
123. Кауфман, О. Я. Гипертрофия и регенерация гладких мышц / О. Я. Кауфман. – М. : Наука, 1979. – 184 с.
124. Кирик, О. В. Маркеры пролиферации, применяемые в гистологических исследованиях/ О. В. Кирик, Г. В. Безнин, Д. Э. Коржевский // Морфология. – 2009. – Т. 136, № 6. – С. 95–100.
125. Кисель-Рябцева, З. М. Клапанный аппарат вен нижней конечности / З. М. Кисель-Рябцева // Анатомия внутриорганных сосудов. – Л., 1948. – С. 27.
126. Клочков, Н. Д. Гистион как элементарная морфофункциональная единица / Н. Д. Клочков // Морфология. – 1997. – Т. 112, № 5. – С. 87–88.
127. Кованов, В. В. Фасциально-клетчаточные влагалища верхней брыжеечной артерии и ее ветвей / В. В. Кованов, Т. И. Аникина, И. Т. Расулова // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – Т. LXXII, № 4. – 1977. – С. 18–23.
128. Козлов, В. И. Анализ структурных параметров путей кровотока в системе микроциркуляции / В. И. Козлов, В. В. Банин // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1975. – Т. 69, Вып. 9. – С. 39–42.
129. Козлов, В. И. Васкуляризация слизистой оболочки рубца / В. И. Козлов // Ветеринария. – 1965. – № 7. – С. 26.
130. Козлов, В. И. Миоангион как структурно-функциональная единица микроциркуляторного русла / В. И. Козлов // Морфология. – 2002. – Т. 121, № 2-3. – С.73.
131. Козлов, В. И. Модель гемодинамических отношений в микроциркуляторном русле брыжейки тонкой кишки морской свинки / В. И. Козлов // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1970. – Т. 58, вып. 5. – С. 61–69.

132. Козлов, В. И. Модульная организация микроциркуляторного русла и её гистофизиологическое значение / В. И. Козлов, К. Т. Зайцев, О. А. Гурова // Морфология. – 2000. – Т. 117, № 3. – С. 59.

133. Козлов, В. Н. Васкуляризация слизистой оболочки книжки крупного рогатого скота / В. Н. Козлов // Наука и технический прогресс в мясной и птицеперерабатывающей промышленности : сб. науч. тр. по материалам конф. – М., 1965. – С. 39–41.

134. Козлов, В. Н. Васкуляризация слизистой оболочки рубца // Ветеринария. – 1965. – № 7. – С. 94–95.

135. Козлов, В.И. Ремоделирование системы микроциркуляции в онтогенезе /В. И. Козлов // Астраханский медицинский журнал. – 2012. – Т. 7, № 4. – С. 151–154.

136. Коннов, М. Г. Развитие желудка у плодов крупного рогатого скота / М. Г. Коннов // Тр. ТСХА. – 1944. – Вып. 31. – С. 205–207.

137. Коррекция микроциркуляции в клинической практике: монография / Н. Е. Чернеховская, В. К. Шишло, А. В. Поваляев, З. А. Шевхужев. – М. : БИНОМ, 2013. – 208 с.

138. Красовская, Т. Л. Морфофизиологические и продуктивные показатели ягнят при скармливании гумивала / Т. Л. Красовская // Научный журнал КубГАУ. – 2012. – № 81. – С. 486–496.

139. Куприянов, В. В. Микроциркуляторное русло / В. В. Куприянов, Я. Л. Караганов, В. И. Козлов. – М. : Медицина, 1975. – 216 с.

140. Куприянов, В. В. Теоретические проблемы микроциркуляции и системный подход к их разработке / В. В. Куприянов // Актуальные проблемы общей патологии и патофизиологии. – М. : Медицина, 1976. – С. 249 – 262.

141. Кушин, В. В. Особенности морфологии стенки камер желудка у суточных ягнят / В. В. Кушин, В. В. Лемещенко // Научные труды Южного филиала Национального университета биоресурсов и природопользования Украины. Крымский агротехнологический университет. Серия : Ветеринарные науки. – 2012. – № 144. – С. 90–94.

142. Лапина, Т. И. Микроморфологические показатели стенки вен желудка овец ставропольской породы / Т. И. Лапина, В. А. Мещеряков // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2008. – № 3. – С. 60–61.

143. Лапина, Т. И. Морфогенез стенки сетки овец в пренатальном онтогенезе / Т. И. Лапина, О. В. Дилекова // Животноводство-продовольственная безопасность страны : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – Ставрополь, 2006. – С. 118–121.

144. Лихачев, А. И. Структура слизистой рубца в связи с жиरोобразованием и жиромолочностью у жвачных / А. И. Лихачев // Докл. науч. конф. – Новосибирск, 1957. – С. 23–25.

145. Лихачев, А. И. Структура слизистой рубца у с.-х. животных с различной интенсивностью развития / А. И. Лихачев // Закономерности инд. развития с.-х. животных. – М., 1962. – Вып. 2. – С. 65–67.

146. Максименков, А. Н. Итоги и перспективы в изучении венозной системы / А. Н. Максименков // Функциональная и прикладная анатомия венозной системы : тр. всероссийской конф. – М., 1969. – С. 5–8.

147. Малашко, В. В. Морфология многокамерного желудка телят: монография / В. В. Малашко, Г. А. Тумилович. – Гродно : ГГАУ, 2011. – 174 с.

148. Малявский, А. В. Особенности строения рубца северного оленя / А. В. Малявский, О. М. Анненкова // Актуальные проблемы ветеринарной медицины: сб. науч. тр. СПбГАВМ – СПб, 2004. – № 136. – С. 79–81.

149. Маркизов, Ф. П. О структурах терминальных кровеносных сосудов в некоторых тканях и органах человека / Ф. П. Маркизов // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1964. – № 9. – С. 113.

150. Марков, И. И. Морфофункциональные особенности шунтового кровотока в стенке желудка / И. И. Марков, В. И. Кошев, Е. Н. Васина // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1981. – Т. LXXX, № 1. – С. 48–51.

151. Маркова, В. И. Гистоструктура стенки большой подкожной вены человека в норме и при варикозной трансформации / В. И. Маркова, А. В. Баров, И. И. Марков // Морфологические ведомости. – 2015. – № 4. – С. 15–20.
152. Медведев, А. Е. О рациональной структуре кровеносных сосудов / А. Е. Медведев, В. И. Самсонов, В. М. Фомин // Прикладная механика и техническая физика. – 2006. – Т. 47, №3. – С. 24–36.
153. Медведев, Ю. А. Чревная артерия у овец типа советский меринос / Ю. А. Медведев // Тр. Ставроп. СХИ. – 1962. – Вып. II. – С. 93–95.
154. Механизмы функционирования гомеостаза у биологических объектов / И. Н. Медведев, С. Ю. Завалишина, Е. Г. Краснова, Т. А. Белова // Международный вестник ветеринарии. – 2010. – № 1. – С. 52–55.
155. Мещеряков, В. А. Видовые особенности морфометрических параметров венозного звена терминального русла желудка мелких жвачных животных / В. А. Мещеряков // Актуальные проблемы и перспективы развития ветеринарной медицины, зоотехнии и аквакультуры : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – Саратов. – 2016. – С. 113–116.
156. Мещеряков, В. А. Диаметр микрососудов различных камер желудка овец, коз и сайгаков / В. А. Мещеряков // Инновации и современные технологии в производстве и переработке сельскохозяйственной продукции : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – 2016. – С. 600–601.
157. Мещеряков, В. А. Макро- и микроморфология венозной системы желудка овец, коз и сайгаков : монография / В. А. Мещеряков. – Ставрополь : АГРУС, 2009. – 176 с.
158. Мещеряков, В. А. Морфологические особенности воротной вены и внеорганных вен желудка овец, коз и сайгаков / В. А. Мещеряков // Вестник ветеринарии. – 2012. – № 4 (63). – С. 109–110.
159. Мещеряков, В. А. Особенности клапанного аппарата венозных сосудов рубца желудка коз ангорской породы / В. А. Мещеряков // Производственные, инновационные и информационные проблемы развития региона. – Ставрополь, 2014. – С. 168–170.

160. Мещеряков, В. А. Сравнительная оценка строения некоторых вен желудка жвачных животных / В. А. Мещеряков // Инновационные подходы в ветеринарной и зоотехнической науке и практике : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – 2016. – С. 96–98.

161. Мещеряков, В. А. Сравнительная оценка строения некоторых вен желудка жвачных животных / В. А. Мещеряков // Актуальные вопросы ветеринарной и зоотехнической науки и практики: сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – 2015. – С. 97–99.

162. Мещеряков, Ф. А. Морфология и сортировочно-эвакуаторная функция сетки многокамерного желудка овец / Ф. А. Мещеряков, В. И. Трухачев // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2008. – № 3. – С. 64–67.

163. Модульная организация микроциркуляторного русла и её гистофизиологическое значение / В. И. Козлов, К. Т. Зайцев, О. А. Гурова и др. // Морфология. – 2000. – Т. 117, № 3. – С. 59.

164. 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.

165. 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.

166. Морфогенез сосудистого русла желудка жвачных в постнатальном онтогенезе / П. В. Груздев, Г. Н. Губанова, В. М. Шпыгова и др. / Морфология. – 1993. – Т. 105, № 9-10. – С. 39–40.

167. Морфометрический анализ состояния внутриорганных кровеносных сосудов / В. Ш. Белкин, А. А. Дорофеев, В. С. Машков, М. У. Усманов // Архив анатомов, гистологов, эмбриологов. – 1980. – № 7. – С. 88–93.

168. Морфофункциональное состояние артериальных сосудов полых и паренхиматозных органов / В. В. Никель, П. А. Самотесов, В. П. Ефремова и др. // Медицина и образование в Сибири. – 2015. – № 3. – С. 76–83.

169. Морфофункциональные изменения артерий в зависимости от возраста и курения у мужчин и женщин / Е. А. Улубиева, А. Г. Автандилов, Н. Х. Габитова, К. В. Чельдиев // Вестник новых медицинских технологий [Электронный ресурс]. – 2017. – № 4. – С. 136–150.

170. Мчедлишвили, Г. И. Микроциркуляция крови / Г. И. Мчедлишвили. – Л. : Наука, 1989. – 295 с.

171. Мякина, З. М. Развитие и строение сетки крупного рогатого скота / З. М. Мякина // Тр. Чкаловского СХИ. – 1952. – Т.5. – С. 21–24.

172. Нарзиев, Д. Х. К вопросу васкуляризации желудка и кишечника каракульской овцы / Д. Х. Нарзиев // Сб. науч. тр. Узбек. СХИ. – 1956. – С. 41–45.

173. Никель, В. В. Возрастные изменения индекса Керногана венозных сосудов полых и паренхиматозных органов на этапах постнатального онтогенеза [Электронный ресурс] / В. В. Никель, В. П. Ефремова // Успехи геронтологии. – 2016. – № 5. – С. 53–57. – Режим доступа: <https://rucont.ru/efd/578368>.

174. Никель, В. В. Возрастные изменения соединительнотканых структур желудка / В. В. Никель, В. П. Ефремова // Успехи геронтологии. – 2017. – Т. 30, № 5. – С. 665–670.

175. Никель, В. В. Возрастные особенности морфофункциональных показателей кровеносных сосудов желудка / В. В. Никель, В. П. Ефремова // Сибирское медицинское обозрение. – 2018. – № 6 (114). – С. 58–62.

176. Никель, В. В. Межсосудистая соединительная ткань желудка мужчин на этапах постнатального онтогенеза / В. В. Никель, А. А. Касимцев, В. П. Ефремова // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 4. – С. 261.

177. Никель, В. В. Особенности компонентного состава межсосудистой соединительной ткани желудка в первом периоде зрелого возраста / В. В. Никель // Наука и образование: инновации, интеграция и развитие : сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. : в 2-х частях. – Уфа, 2014. – С. 76–78.

178. Никель, В. В. Структурная организация межсосудистой соединительной ткани подвздошной кишки в пожилом возрасте / В. В. Никель // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 6. – С. 1028.

179. Никитин, Ю. П. Жесткость сосудистой стенки и атеросклероз / Ю. П. Никитин, И. В. Лапицкая // Атеросклероз. – 2005. – Т. 1, № 1. – С. 3–17.

180. Новопашина, С. И. Влияние гумивала на морфогистологические показатели многокамерных желудков молодняка овец / С. И. Новопашина, Т. Л. Красовская // Сборник научных трудов Ставропольского научно-исследовательского института животноводства и кормопроизводства. – 2013. – Т. 1, № 6-1. – С. 98–102.

181. Новопашина, С. И. Морфофизиологические и продуктивные показатели козлят при скармливании гумивала / С. И. Новопашина, Т. Л. Красовская // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. – 2012. – Т. 3, № 1-1. – С. 133–136.

182. Овчинников, Д. К. Морфологические аспекты артериальной васкуляризации пищеварительного канала пушных зверей клеточного содержания / Д. К. Овчинников, С. И. Шведов // Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных : сб. науч. тр. по материалам матер. V Всероссийской науч. конф. – Казань, 2014. – С. 140–146.

183. Овчинников, Д. К. Сравнительная морфология экстра- и интраорганных артерий толстой кишки у пушных зверей клеточного содержания / Д. К. Овчинников, С. И. Шведов, Е. Н. Кулинич // Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных : сб. науч. тр. по материалам VI Всероссийской науч. конф. – Казань, 2015. – С. 63–67.

184. Онтогенез и критические фазы развития человека и животных /Л. П. Тельцов, Т. А. Романова, И. В. Добрынина и др. // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2008. – Т. 4, № 20-1. – С. 73–75.
185. Основные направления в изучении общебиологических и функционально-морфологических основ системы микроциркуляции // В. И. Козлов, И. И. Новиков, Я. Л. Караганов и др. // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1981. – Т. LXXXI, № 12. – С. 7–20.
186. Особенности маркеров KI-67, PCNA, P53 и активности неоангиогенеза в прогнозе рака желудка / А. Ф. Лазарев, В. В. Климачев, В. Т. Зорькин и др. // Российский биотерапевтический журнал. – 2010. – Т. 9, № 4. – С.117–122.
187. Особенности маркеров KI-67, PCNA, P53 и активности неоангиогенеза в прогнозе рака желудка / А. Ф. Лазарев, В. В. Климачев, В. Т. Зорькин и др. // Российский биотерапевтический журнал. – 2010. – Т. 9, № 4. – С.117–122.
188. Особенности строения и топографии камер многокамерного желудка телят чёрно-пёстрой породы / Н. В. Зеленовский, А. В. Прусаков, М. В. Щипакин и др. // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 2 (24). – С. 34–37.
189. Особенности строения многокамерного желудка телят чёрно-пёстрой породы (сообщение второе) / М. В. Щипакин, Н. В. Зеленовский, А. В. Прусаков и др. // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 3 (25). – С. 103–107.
190. Особенности экспрессии белка Ki-67 при лейкоплакии и плоскоклеточном раке слизистой оболочки полости рта / В. А. Ковязин, А. С. Григорьян, А. А. Катушкина, И.И. Бабиченко // Стоматология. – 2010. – № 6. – С. 4–6.
191. Петренко, В. М. Ангиоархитектоника гемомикроциркуляторного русла в брыжейке тонкой кишки собаки / В. М. Петренко // Фундаментальные исследования. – 2009. – № 8. – С. 43–46.
192. Петренко, В. М. Закольцовывание микрососудов на разных уровнях структурной организации микроциркуляции и его значение / В. М.

Петренко // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2009. – № 5 – С. 90–91.

193. Петренко, В. М. Микроциркуляторное русло в стенке и в брыжейке тонкой кишки / В. М. Петренко // Международный журнал экспериментального образования. – 2016. – № 5-2. – С. 226.

194. Петренко, В.М. О функциональной морфологии организма: сегментация и компартиментализация биосистемы / В.М. Петренко // Бюллетень науки и практики. – 2017. – № 4 (17). – С. 84–91.

195. Петренко, В.М. Сетевидная конструкция микроциркуляторного русла / В. М. Петренко // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Медицинские науки. – 2010. – № 1 (13). – С. 37–46.

196. Повещенко, А. Ф. Механизмы и факторы ангиогенеза / А. Ф. Повещенко, В. И. Коненков // Успехи физиологических наук. – 2010. – Т. 41, № 2. – С. 68–89.

197. Подгорный, В. И. Морфологическая специфика вен при различных условиях гемодинамики / В. И. Подгорный // Функциональная макро-микроморфология органов и систем животных. – М. : Наука, 1980. – С. 70–72.

198. Подковыров, Я. Т. Внутривенное ветвление воротной вены домашних млекопитающих животных / Я. Т. Подковыров // Тр. Чкаловского СХИ. – 1953. – Т. VI. – С. 88–91.

199. Попович, Ф. А. Микроангиоархитектоника и микротопография кровеносных сосудов желудка человека / Ф. А. Попович // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1978. – Т. LXXV, № 11. – С. 53–61.

200. Порублев, В. А. Внутривенные артерии слепой кишки новорожденных ягнят / В. А. Порублев, Д. Э. Червяков, А. С. Плетенцова // Вестник АПК Ставрополя. – 2012. – № 4 (8). – С. 124–126.

201. Порублев, В. А. Возрастные изменения микроморфометрических показателей подвздошнослепой артерии овец северокавказской породы в постнатальном онтогенезе / В. А. Порублев, О. В. Дилекова, Н. В. Агарков // Традиционная и инновационная наука: история, современное состояние,

перспективы : сб. науч. тр. Междунар. науч.-практ. конф. : в 5 ч. – Уфа, 2018. – С. 44–49.

202. Порублев, В. А. Возрастные микроморфологические особенности тощекишечного ствола овец северокавказской породы / В. А. Порублев, В. С. Боташева, Т. И. Боташева // Иппология и ветеринария. – 2019. – № 2 (32). – С. 85–89.

203. Порублев, В. А. Макроморфология интрамурального артериального русла слепой кишки овец северокавказской породы в постнатальном онтогенезе / В. А. Порублев, Н. В. Агарков // Вестник АПК Ставрополя. – 2017. – № 4 (28). – С. 33–39.

204. Порублев, В. А. Микроморфологические особенности подвздошнослепой артерии овец ставропольской породы в постнатальном онтогенезе / В. А. Порублев // Вестник АПК Ставрополя. – 2015. – № 1 (17). – С. 111–115.

205. Порублев, В. А. Микроморфология тощекишечного ствола коз зааненской породы в постнатальном периоде онтогенеза / В. А. Порублев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2015. – № 2 (52). – С. 187–189.

206. Порублев, В. А. Морфология внеорганного артериального русла тощей кишки овец северокавказской породы в постнатальном периоде онтогенеза / В. А. Порублев, Т. И. Боташева // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2017. – № 4 (66). – С. 147–150.

207. Порублев, В. А. Морфология внеорганного венозного русла слепой кишки овец северокавказской породы в постнатальный период онтогенеза / В. А. Порублев, Н. В. Агарков // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2017. – № 3 (65). – С. 111–114.

208. Порублев, В. А. Морфология и кровоснабжение тощей кишки 18-месячных коз зааненской породы / В. А. Порублев // Вестник АПК Ставрополя. – 2011. – № 4 (4). – С. 35–37.

209. Порублев, В. А. Морфометрические показатели внеорганного венозного русла тощей кишки овец северокавказской породы в постнатальном онтогенезе / В. А. Порублев, Т. И. Боташева // Актуальные вопросы патологии, морфологии и терапии животных : материалы 19-й Междунар. науч.-метод. конф. по патологической анатомии животных. – 2018. – С. 350–358.

210. Постнатальный и адаптационный морфогенез соединительнотканного компонента сосудистой стенки / А. Н. Гансбургский, А. В. Павлов, Н. Н. Часова, Е. Ф. Гирс // Морфология. – 2002. – № 2-3. – С. 37.

211. Привес, М. Г. Закономерности распределения внутриорганных сосудов / М. Г. Привес // Вопросы регуляции регионарного кровообращения: сб. науч. тр. – Л. : Наука, 1969. – С. 29–33.

212. Приходько, В. И. Этапы филогенеза и трофического адаптациогенеза кабарговых (*moschidae*, *artiodactyla*, *mammalia*) / В. И. Приходько // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 1. – С. 95–107.

213. Пшеничный, Н. Ф. Функциональное значение спиралевидной формы кровеносных сосудов и ее моделирование / Н. Ф. Пшеничный, А. Н. Пшеничная // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1981. – Т. LXX. – № 6. – С. 33–38.

214. Рябиков, А. Я. Физиология и биохимия пищеварения в многокамерном желудке овец и крупного рогатого скота : монография / А. Я. Рябиков, А. М. Белобороденко, А. Д. Ромащенко. – Тюмень-Омск, 2013. – 237 с.

215. Рядинская, Н. И. Анатомо-гистологические особенности и васкуляризация поджелудочной железы маралов и крупного рогатого скота черно-пестрых голштинских помесей в постнатальном онтогенезе : дис. ... канд. биол. наук: 16.00.02 / Рядинская Нина Ильинична; Алтайская ГСХА. – г. Барнаул, 1999. – 128 с.

216. Савенкова, Е. Н. К вопросу о синхронности возрастных изменений эластических свойств сосудов артериальной системы / Е. Н. Савенкова, А. А. Ефимов // Морфология. – 2008. – Т. 133, № 2. – С. 116 с.

217. Савостьянов, Г. А. Возникновение элементарных единиц многоклеточности и формирование пространственной организации клеточных пластов / Г. А. Савостьянов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2012. – № 2. – с. 164–174.

218. Савостьянов, Г. А. Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев / Г. А. Савостьянов // – СПб.: Наука, 2005. – 375 с.

219. Савостьянов, Г. А. Тканевые модули как основа теоретической гистологии / Г. А. Савостьянов // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». – 2008. – Вып. 9. – С. 234–246.

220. Самусев, Р. П. Морфология внутривенечного кровеносного русла тонкой кишки человека в раннем постнатальном онтогенезе / Р. П. Самусев // Российские морфологические ведомости. – 1994. – № 2. – С. 61.

221. Свидинский, А. А. Рост пищеварительного желоба у овец породы прекос в онтогенезе / А. А. Свидинский // Биохимия, морфология, физиология с.-х. животных и пушных зверей. – Омск, 1980. – С. 56–59.

222. Сивова, П. А. Возрастные изменения кровеносных сосудов / П. А. Сивова // Актуальные вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения : сб. науч. тр. по материалам 10 Междунар. науч.-практ. конф. – Тюмень, 2016. – С. 559–563.

223. Силантьева, Н. Т. Ветвление печёночной артерии у маралов в плодный период / Н. Т. Силантьева, С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2018. – № 12 (170). – С. 67–70.

224. Силиня, З. А. Анатомические исследования развития слизистой оболочки желудка крупного рогатого скота в фетальный период / З. А. Силиня // Труды Латвийской сельскохозяйственной академии. – 1958. – Вып. 7. – С. 38–40.

225. Силиня, З. А. Некоторые подробные особенности в фетальном морфогенезе желудка местного крупного рогатого скота Латвийской ССР / З.

А. Силиня // Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных: Тез. докл. – М., 1963. – Вып. 1. – С. 37.

226. Силиня, З. А. Рост плодов Латвийского бурого скота / З. А. Силиня // Сб. материалов научно - метод. конф. АГЭ с.-х. – М., 1963. – С. 83.

227. Синкевич, Д. А. Концепция «сосудистого возраста» как новый подход к оценке сердечно-сосудистого риска / Д. А. Синкевич, К. В. Протасов, А. А. Дзизинский // Сибирский медицинский журнал. – 2011. – Т. 105, № 6 – С. 9–13.

228. Соколова, М. А. Возрастные структурные изменения внутриорганного сосудистого русла животных, содержащихся в промышленных комплексах/ М. А. Соколова // Тез. докл. II Всероссийского съезда АГЭ. – М., 1988. – С. 30.

229. Соколовская, Е. А. Микроструктура стенки и внутривеночных артерий тонкого отдела кишечника новорожденных козлят зааненской породы / Е. А. Соколовская, Т. И. Лапина // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. – 2010. – Т. 201. – С. 330–335.

230. Сосудистый возраст как интегральный показатель ремоделирования сердца и сосудов у больных артериальной гипертензией / К. В. Протасов, Д. А. Синкевич, О. В. Федоришина, А. А. Дзизинский // Сибирский медицинский журнал. – 2011. – Т. 105, № 6. – С. 37–40.

231. Способ иммуногистохимического выявления антигенов в препаратах органов продуктивных и непродуктивных животных длительного хранения в фиксаторах. Пат. 2627448 Российская Федерация, МПК, G01N 33/5 заявитель и патентообладатель ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет». – № 2016113045 ; заявл. 05.04.2016 ; опубл. 08.08.2017, Бюл. № 22. – Трухачев В. И., Дилекова О. В., Шахова В. Н., Криворучко А. Ю., Скрипкин В. С., Шпыгова В. М., Мещеряков В. А., Михайленко В.В.

232. 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.

233. 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. – Улан-Удэ: БГСХА, 1998. – С. 77–79.

234. Структурная организация соединительнотканного комплекса кровеносных сосудов подвздошной кишки в первом периоде зрелого возраста / А. А. Касимцев, П. А. Самотесов, В. В. Никель, В. П. Ефремова // Журнал анатомии и гистопатологии. – 2014. – Т. 3, № 3 (11). – С. 48–50.

235. Ташке, К. Введение в количественную цито-гистологическую морфологию / К. Ташке. – Румыния : Изд. Акад. соц. респ. – 1980. – 176 с.

236. Тельцов, Л. П. Механизмы и закономерности индивидуального развития крупного рогатого скота / Л. П. Тельцов, В. А. Здравинин // Основные итоги и приоритеты научного обеспечения АПК Евро-Северо-Востока : Матер. междунар. науч.-практ. конф. – Ч. 2. – Киров, 2005. – С. 337–340.

237. Тельцов, Л. П. Периодизация развития крупного рогатого скота в онтогенезе / Л. П. Тельцов // Сельскохозяйственная биология. – 2000. – № 4. – С. 13–19.

238. Тельцов, Л. П. Этапы развития соединительной ткани стенки тонкой кишки в эмбриогенезе / Л. П. Тельцов, В. А. Столяров, И. В. Добрынина // Морфология. – 2000. – №3. – С. 119–120.

239. Теоретические основы и практическое применение методов иммуногистохимии: руководство / Д. Э. Коржевский, О. В. Кирик. М. Н. Карпенко [и др.]; под ред. Д. Э. Коржевского. – СПб. : СпецЛит, 2012. – С. 110.

240. Техвер, Ю. Т. Гистология пищеварительных органов домашних животных / Ю. Т. Техвер. – Тарту: Эстонская сельскохозяйственная академия, 1974. – Т. 2. – С. 129–238.

241. Трофимов, А. В. Функциональная морфология старения / А. В. Трофимов // Успехи геронтологии. – 2009. – Т. 22, № 3. – С. 401–408.

242. Трушель, Н. А. Возрастные изменения стенки сосудов виллизиева круга / Н. А. Трушель, П. Г. Пивченко, Е. И. Бельчиков // Судебно-медицинская экспертиза. – 2013. – № 2. – С. 27–29.

243. Трушель, Н. А. Особенности строения стенки сосудов артериального круга большого мозга в области бифуркации у людей различного возраста / Н. А. Трушель, П. Г. Пивченко, И. А. Мельников // Морфология. – 2012. – Т. 142, № 5. – С. 39–43.

244. Тумилович, Г. А. Структурно-функциональная организация преджелудка телят при использовании препарата «Гепавекс 200» / Г. А. Тумилович // Ученые записки учреждения образования "Витебская ордена "Знак почета" государственная академия ветеринарной медицины". – 2013. – Т. 49, № 1-2. – С. 186–189.

245. Тумилович, Г.А. Структурно-функциональная организация пищеварительного тракта телят : монография / Г. А. Тумилович, Д. Н. Харитоник. – Гродно : ГГАУ, 2015. – 275 с.

246. Тумилович, Г.А. Ультраструктурная и гистохимическая организация эпителия рубца крупного рогатого скота / Г. А. Тумилович, Д. В. Воронов, Д. Н. Харитоник // Аграрная наука – сельскому хозяйству : сб. науч.

тр. по материалам XIII Междунар. науч.-практ. конф. : в 2 кн. / ФГБОУ ВО «Алтайский государственный аграрный университет». – 2018. – С. 437–439.

247. Туревский, А. А. К вопросу о васкуляризации и иннервации преджелудков жвачных животных / А. А. Туревский, О. Н. Виноградова // Материалы науч.-метод. конф. АГЭ с.-х. вузов. – М., 1963. – Вып. 2. – С. 107.

248. Туревский, А. А. Морфологические и гистохимические данные о функциональной деятельности преджелудков крупного рогатого скота / А. А. Туревский // Материалы научно-метод. конф. АГЭ с.-х. вузов. – М., 1963. – Вып. 2. – С. 93–95.

249. Туревский, А. А. О кровоснабжении преджелудков крупного рогатого скота / А. А. Туревский // Докл. АН УССР. – 1963. – № 11. – С. 105–109.

250. Удовин, Г. М. Изучение сосудистой системы животных в кафедре анатомии и гистологии Оренбургского СХИ за 42 года / Г. М. Удовин // Матер. Всесоюз. науч. конф. посвящ. 100-летию Казанского ветеринарного института : сб. науч. тр. – Казань, 1974. – Т.11. – С. 369–370.

251. Удовин, Г. М. Проблемы изучения венозной системы у домашних животных / Г. М. Удовин // Функциональная и прикладная анатомия венозной системы: тр. Всероссийской конф. – М. : Медицина, 1969. – С. 25–28.

252. Успенский, В. Д. Артериальная система желудочно-кишечного тракта овец прекоз / В. Д. Успенский, К. А. Румянцева // Сб. науч. тр. Саратов. зоовет. ин-та. – 1949. – Т. 3. – С. 125–129.

253. Устройство для наливки кровеносных сосудов: пат. 2157247 Российская Федерация: МПК 7 А 61 М 1/00 / П. В. Груздев, Г. Н. Губанова, В. М. Шпыгова, В. А. Мещеряков, В. А. Беляев, В. А. Порублев; заявители и патентообладатели: Груздев Павел Васильевич, Губанова Галина Николаевна, Шпыгова Валентина Михайловна, Мещеряков Владимир Анатольевич, Беляев Валерий Анатольевич, Порублев Владислав Анатольевич. – № 98102293/14; заявл. 30.01.98; опубл. 10.10. 00, Бюл. № 28.

254. Фокин, И. М. К вопросу онтогенеза желудка крупного рогатого скота / И. М. Фокин // Тр. Московского технологического института мясной промышленности. – М., 1956. – Вып. 6. – С. 117–121.

255. Фрунташ, М. Н. Гистометрические данные о строении аорты человека на ранних стадиях онтогенеза / М. Н. Фрунташ // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1981. – Т. LXXX, № 6. – С. 44–47.

256. Хайнацкий, Ю. Я. Артериальное кровоснабжение сычуга крупного рогатого скота / Ю. Я. Хайнацкий // Материалы науч.-метод. конф. АГЭ с.-х. вузов. – М., 1963. – Вып. 1. – С. 251–252.

257. Хацаева, Р. М. Морфологические особенности желудка жвачных копытных в связи с пищевой специализацией / Р. М. Хацаева // Актуальные аспекты экологической, сравнительно-видовой, возрастной и экспериментальной морфологии: сб. науч. тр. междунар. науч.-практ. конф. / ФГОУ ВПО БГСХА. – г. Улан-Удэ, 2004. – С. 201–203.

258. Хацаева, Р. М. Морфофункциональные критерии желудка и его камер для классификации представителей саргинае по типам питания / Р. М. Хацаева // Sciences of Europe. – 2016. – № 2-2 (2). – С. 106–112.

259. Хацаева, Р. М. Морфофункциональные особенности камер желудка жвачных / Р. М. Хацаева // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 12. – С. 1508–1516.

260. Хацаева, Р. М. Особенности морфологии и симбиоценозов поверхности эпителия камер желудка дагестанских диких козлов / Р. М. Хацаева // Евразийский союз ученых. – 2014. – № 8-5. – С. 120–123.

261. Хацаева, Р. М. Применение сканирующей электронной микроскопии для изучения роли эндосимбиоза в адаптации жвачных животных / Р. М. Хацаева // Применение сканирующей электронной микроскопии для изучения роли эндосимбиоза в адаптации жвачных животных: сб. науч. тр. по материалам Междунар. науч.-практ. конф. – Черноголовка, 2003. – С. 192.

262. Хацаева, Р. М. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика желудка сайгака, архара и домашней овцы / Р. М. Хацаева, Б. Д. Абатуров, А. Е. Субботин // Зоологический журнал. – 2006. – Т. 85, № 4. – С. 523–532.

263. Хацаева, Р. М. Эколого-морфологическая характеристика желудка диких и домашних жвачных / Р. М. Хацаева // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 10. – С. 1265–1270.

264. Хацаева, Р. М. Электронно-микроскопические исследования сосочков сетки и книжки дагестанских диких козлов в связи с особенностями питания / Р. М. Хацаева // Наука и образование в жизни современного общества: Сб. науч. тр. – г. Тамбов, 2015. – № 6. – С. 143–146.

265. Хацаева, Р. М. Этапы развития морфофункциональных механизмов трофических адаптаций сайгаков в онтогенезе / Р. М. Хацаева // Современные проблемы анатомии, гистологии и эмбриологии животных : сб. науч. тр. по материалам VI Всерос. науч. Интернет-конф. с междунар. участием. – Казань, 2015. – С. 89–94.

266. Хлопин, Н. Г. Тканевое строение задней полой вены макака (*Macacus rhesus*) / Н. Г. Хлопин // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1961. – Т. XL, № 1. – С. 52–60.

267. Хэм, А. Гистология: в 5 т.: пер. с англ. / А. Хэм, Д. Кормак. – М.: Мир, 1983. – Т. 2. – 254 с.

268. Хэм, А. Гистология: в 5 т.: пер. с англ. / А. Хэм, Д. Кормак. – М.: Мир, 1983. – Т. 4. – 245 с.

269. Чебаков, С. Н. Артериальное кровоснабжение желудочно-кишечного тракта у маралов / С.Н. Чебаков // Морфология. – 2008. – Т. 133, № 4. – С. 101.

270. Чебаков, С. Н. Возрастная архитектоника вен, образующих портальную систему у маралов в постнатальном онтогенезе / С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2011. – № 2 (76). – С. 77–80.

271. Чебаков, С. Н. Морфология и кровоснабжение сетки у маралов в постнатальном онтогенезе / С. Н. Чебаков // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. – 2013. – № 1 (26). – С. 93–98.

272. Чебаков, С. Н. Об анастомозах между чревной и краниальной брыжеечными артериями у маралов / С. Н. Чебаков, Н. И. Рядинская // Научное обеспечение устойчивого развития АПК в Сибири : сб. науч. тр. по материалам конф. молодых ученых Сибирского федерального округа. – Улан-Удэ, 2004. – С. 256–257.

273. Чебаков, С. Н. Особенности кровоснабжения желудка у маралов / С. Н. Чебаков, В. С. Шилов, О. Г. Дутова // Актуальные проблемы патологии животных: сб. науч. тр. по материалам междунар. съезда терапевтов, диагностов. – Барнаул, 2005. – С. 193–194.

274. Чебаков, С. Н. Особенности морфологии и кровоснабжения книжки у маралов в постнатальном онтогенезе / С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2012. – № 8 (94). – С. 112–115.

275. Чебаков, С. Н. Особенности морфологии и кровоснабжения сычуга у маралов / С. Н. Чебаков, Ю. М. Малофеев, О. Г. Дутова // Аграрная наука – сельскому хозяйству: материалы V междунар. науч.-практ. конф.: в 3-х т. – Барнаул: Изд-во Алтайский ГАУ, 2010. – С. 411–414.

276. Чебаков, С. Н. Особенности пупочного и портального кровоснабжения у маралов в пренатальном развитии / С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2015. – № 1 (123). – С. 129–131.

277. Чебаков, С. Н. Особенности топографии и макро-, микроморфологии рубца у маралов в постнатальном онтогенезе / С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2012. – № 1 (87). – С. 63–68.

278. Чебаков, С. Н. Особенности топографии и развития желудка у плодов маралов / С. Н. Чебаков // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2013. – № 3 (101). – С. 66–69.

279. Чебаков, С. Н. Экстраорганные источники кровоснабжения ободочной кишки у маралов / С. Н. Чебаков // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2006. – Т. 4, № 12–1. – С. 36–37.

280. Чебаков, С.Н. К вопросу гемомикроциркуляторного русла тонкого кишечника у маралов / С.Н. Чебаков // Вестник КрасГАУ. – 2012. – № 3. – С. 149–152.

281. Чернух, А. М. Микроциркуляция / А. М. Чернух, П. Н. Александров, О. В. Алексеев. – М. : Медицина, 1975 – С. 152–238.

282. Чумаков, П. М. Белок р53 и его универсальные функции в многоклеточном организме / П. М. Чумаков // Успехи биологической химии. – 2007. – Т.47. – Р. 3–53.

283. Шевелев, Н. С. Особенности метаболизма и морфофункциональной структуры слизистой оболочки рубца жвачных животных / Н. С. Шевелев, А. Г. Грушкин // Сельскохозяйственная биология. – 2003. – № 6. – С. 15–21.

284. Шевченко, Е. А. Этапы развития гемомикроциркуляторного русла человека в пренатальном онтогенезе / Е. А. Шевченко // Морфология. – 1993. – Т. 9-10. – С.176.

285. Шорманов, С. В. Структурная организация артериальных разветвлений / С. В. Шорманов, А. В. Яльцев // Морфология. – 1997. – Т. 111, № 2. – С. 50–55.

286. Шорманов, С. В. Структурные особенности полиповидных подушек артерий и их значимость в регуляции регионарной гемодинамики / С. В. Шорманов, А. В. Яльцев, И. С. Шорманов, С. В. Куликов // Морфология. – 2012. – Т. 142, № 5. – С. 39–43.

287. Шошенко, К. А. Кровеносные капилляры / К. А. Шошенко. – Новосибирск: Наука, 1975. — 374 с.

288. Шпыгова, В. М. Артериальная микроваскуляризация слизистой оболочки книжки желудка новорожденных телят / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2014. – Т. 145, № 3. – С. 227.

289. 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.

290. 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.

291. 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.

292. Шпыгова, В. М. Васкуляризация эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки рубца крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Вестник КрасГАУ. – 2017. – № 11 (134). – С. 88–94.

293. 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.

294. 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.

295. 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.

296. Шпыгова, В. М. Вены эпителиосоединительнотканых образований слизистой оболочки книжки крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова, Д. Р. Арзуманян, Э. В. Дахкюрян // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : сб. науч. тр. по материалам 77-й науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2013. – С. 68–70.

297. Шпыгова, В. М. Внутривеночные артерии рубца желудка телят черно-пестрой породы месячного возраста / В. М. Шпыгова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2009. – № 1– 2. – С. 93–94.

298. Шпыгова, В. М. Внутривеночные 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.

299. 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.

300. Шпыгова, В. М. Возрастные особенности венозного русла слизистой оболочки рубца желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2010. – Т. 137, № 4. – С. 224.

301. 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.

302. 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.

303. 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.

304. Шпыгова, В. М. Динамика морфометрических параметров листочков книжки телят черно-пестрой породы / В. М. Шпыгова // Вестник АПК Ставрополя. – 2015. – № S1. – С. 40–43.

305. 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.

306. 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.

307. 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.

308. 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

Международ. науч.-практ. конф., посвящ. 60-летию ф-та вет. мед. Ульяновской ГСХА. – Ульяновск, 2003. – Т.1. – С. 27–28.

309. 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.

310. 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 Международ. науч.-практ. конф., посв. 80-летию кафедры анатомии и гистологии с.-х. животных, 110-летию со дня рождения профессора Н. И. Акаевского / УГАВМ. – Троицк, 2009. – С.125–127.

311. 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 Международ. науч.-практ. конф. / СтГАУ. – Ставрополь, 2016. – С. 658–659.

312. 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.).

313. 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.)

314. 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.

315. 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.

316. 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.

317. 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.

318. 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.

319. 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.

320. Шпыгова, В. М. Постнатальный морфогенез гемомикроциркуляторного русла сетки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2012. – Т. 141, № 3. – С. 181.
321. 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.
322. 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.
323. Шпыгова, В. М. Постнатальный морфогенез эпителия слизистой оболочки сетки желудка крупного рогатого скота / В. М. Шпыгова // Морфология. – 2018. – Т. 153, № 3. – С. 323–324.
324. 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.
325. Щелкунов, С. И. «Периферическое сердце» и микроциркуляция / С. И. Щелкунов // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1972. – Т. LXII, № 3. С. 32–50.
326. Щелкунов, С. И. К морфологии клеточных элементов интимы мелких артерий / С. И. Щелкунов // Труды Первой гистологической конф. – М., 1935. – С.71.
327. Щетинов, Л. А. Брюшная аорта, ее ветвление и возрастные изменения у эмбрионов крупного рогатого скота / Л. А. Щетинов, А. Ф. Валевская // Тр. Омского СХИ. – Омск, 1962. – Т.48. – С. 28–32.
328. Щетинов, Л. А. Гистогенез желоба сетки овец породы прекос в условиях племзавода Омской области / Л. А. Щетинов, А. А. Свидинский // Влияние экологических факторов на морфофункциональное состояние внутренних органов животных. – М., 1986. – С. 81–83.

329. Ярыгин, Н. Е. Конструкция системы гемомикроциркуляции ее моделирование и ремоделирование в условиях патологии / Н. Е. Ярыгин, А. В. Кораблев, Т. Н. Николаева. – М. : Изд-во РГМУ. – 2001. – 248 с.
330. A high-grain diet alters the omasal epithelial structure and expression of tight junction proteins in a goat model / J.-H. Liu, T.-T. Xu, W.-Y. Zhu, S.-Y. Mao // *The Veterinary Journal*. – 2014. – Vol. 201, № 1. – P. 95–100.
331. A monoclonal antibody against alpha-smooth muscle actin: a new probe for smooth muscle differentiation / O. Skalli, P. Ropraz, A. Trzeciak et al. // *The Journal of Cell Biology*. – 1986. – Vol. 103(6). – P. 2787–2796.
332. African wild ungulates compete with or facilitate cattle depending on season / W. O. Odadi, M. K. Karachi, S. A. Abdulrazak, T. P. Young // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – P. 1753–1755.
333. Alpha-smooth muscle actin, a differentiation marker of smooth muscle cells, is present in microfilamentous bundles of pericytes / O. Skalli, M. F. Pelte, M. C. Pelet et al. // *Journal of histochemistry & cytochemistry*. – 1989. – Vol. 37, №3. – P. 315–321.
334. Amasaki, H. Distribution of cytokeratin polypeptides detected by monoclonal antibodies K8.13 and K8.12 in the fetal bovine ruminal epithelium / H. Amasaki, M. Takanosu, T. Mawatari // *Journal of Veterinary Medical Science*. – 1999. – Vol. 61, №3. – P. 261–265.
335. Amasaki, H. Morphogenesis of the epithelium and the lamina propria of the rumen in bovine fetuses and neonates / H. Amasaki, M. Daigo // *Anatomia, histologia, embryologia*. – 1988. – Vol. 17, № 1. – P. 1–6.
336. Amasaki, H. Prenatal development of subepithelial vasculature related to appearance of ruminal papillae in bovine rumen / H. Amasaki, M. Daigo // *Anatomischer Anzeiger*. – 1987. – Vol. 164. – P. 139–147.
337. Angiotensin II induces smooth muscle cell proliferation in the normal and injured rat arterial wall / M. J. A. P. Daemen, D. M. Lombardi, F. T. Bosman, S. M. Schwartz // *Circulation research*. – 1991. – Vol. 68, N 2. – P. 450–456.

338. Barros, S. S. Rumen papillae keratinization, cell glycogen and chemical composition of the meat from young bulls fed different levels of concentrate and babassu mesocarp bran / S. S. Barros, R. S. da Cruz, L. M. de Melo Junior, D. P. M. de Souza // *Semina: Ciências Agrárias*. – 2015. – Vol. 36, № 3. – P. 1671–1684.
339. Baumont, R. Mélange et propulsion du contenu du réticulo-rumen / R. Baumont, A. G. Deswysen // *Reproduction Nutrition Development*. – 1991. – Vol. 31. – P. 335–359.
340. Becker, R. B. Anatomy, development, and functions of the bovine Omasum / R. B. Becker, S. P. Marshall, P. T. Dix Arnold // *Journal of Dairy Science*. – 1963. – Vol. 46, № 8. – P. 835–839.
341. Bergman, E. N. Energy contributions of volatile fatty acids from the gastrointestinal tract in various species / E. N. Bergman // *Physiological Reviews*. – 1990. – Vol. 70, № 2. – P. 567–590.
342. Bjercknes, M. Gastrointestinal stem cells. II Intestinal stem cells / M. Bjercknes, H. Cheng // *Gastrointestinal and Liver Physiology*. – 2005. – Vol. 289. – P. 381–387.
343. Brooks, D. J. Measures of tumor proliferative activity / D. J. Brooks, H.S. Garewal // *International Journal of Clinical & Laboratory Research*. – 1992. – Vol. 22, № 4. – P. 196–200.
344. Burton, A. Relation of structure to function of the tissues of the wall of blood vessels / A. Burton // *Biological Reviews*. – 1954. – P. 344.
345. Changes in ruminal volatile fatty acid production and absorption rate during the dry period and early lactation as affected by rate of increase of concentrate allowance / K. Dieho, J. Dijkstra, J. T. Schonewille, A. Bannink // *Journal of dairy science*. – 2016. – Vol. 99, №7. – P. 1–15.
346. Characterization and application of the newly developed rabbit monoclonal antibody to cytokeratin 7 (CK7) for immunohistochemistry / W. Qi, J. Chu, D. Zhou, D. Tacha // *Applied immunohistochemistry and molecular morphology*. – 2009 – Vol. 17, № 3. – P. 233–238.

347. Clauss, M. Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems / M. Clauss, I. D. Hume, J. Hummel // *The International Journal of Animal Biosciences*. – 2010. – Vol. 4, № 7. – P. 979–992.
348. Clauss, M. Old world ruminant morphophysiology, life history, and fossil record: exploring key innovations of a diversification sequence / M. Clauss, G. E. Rössner // *Annales Zoologici Fennici*. – 2014. – Vol. 51. – P. 80–94.
349. Clauss, M. Physiological adaptations of ruminants and their potential relevance for production systems // M. Clauss, J. Hummel // *Revista Brasileira de Zootecnia*. – 2017. – Vol. 46, № 7. – P. 606–613.
350. Clauss, M. Ruminant diversification as an adaptation to the physico-mechanical characteristics of forage. A reevaluation of an old debate and a new hypothesis / M. Clauss, M. Lechner-Doll, W. J. Streich // *Oikos*. – 2003. – Vol. 102, № 2. – P. 253–262.
351. Connor, E. E. Gene expression in the digestive tissues of ruminants and their relationships with feeding and digestive processes / E. E. Connor, R. W. Li, R. L. Baldwin, C. Li // *Animal: an international journal of animal bioscience*. – 2010. – Vol. 4, № 7. – P. 993–1007.
352. Convergence in the macroscopic anatomy of the reticulum in wild ruminant species of different feeding types and a new resulting hypothesis on reticular function / M. Clauss, R. R. Hofmann, W. J. Streich et al. // *Journal of Zoology*. – 2010. – Vol. 281, № 1. – P.26–38.
353. Correlation between MIB-1 and other proliferation markers: clinical implication of the MIB-1 cutoff value / F. Spyrtatos, M. Ferrero-Pous, M. Trassard et al. // *Cancer*. – 2002. – Vol. 94. – P. 215I–2159.
354. Crosnier, C. Organizing cell renewal in the intestine: stem cells, signals and combinatorial contr / C. Crosnier, D. Stamataki, J. Lewis // *Nature Reviews Genetic*. – 2006. – № 7. – P. 349–359.
355. Desenvolvimento do abomaso de bovinos no período pré-natal / G. M. do Nascimento, S. H. V. Perri, R. G. de Carvalho, C. M. R. Monteiro // *Brazilian*

Journal of Veterinary Research and Animal Science. – 2013. – Vol. 50, N. 4. – P. 279–285.

356. Detection of the Ki-67 antigen in fixed and wax-embedded sections with the monoclonal antibody MIB1 / D. McCormick, H. Chong, C. Hobbs et al. // *Histopathology*. – 1993. – Vol. 22, № 4. – P. 355–360.

357. Development and growth of normal, metaplastic and dysplastic oesophageal mucosa, biological markers of neoplasia / J. Jankowski, D. Hopwood, R. Dover, K. G. Wormsley // *European Journal of Gastroenterology and Hepatology*. – 1993. – Vol. 5. – P. 235–246.

358. Development of ruminal and fecal microbiomes are affected by weaning but not weaning strategy in dairy calves / S. J. Meale, S. Li, P. Azevedo et al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2016. – Vol. 3, № 7. – P. 582.

359. Dieho, K. The effect of supplemental concentrate fed during the dry period on morphological and functional aspects of rumen adaptation in dairy cattle during the dry period and early lactation / K. Dieho, J. van Baal, L. Kruijt et al. // *Journal of Dairy Science*. – 2017. – Vol. 100, № 1. – P. 1–14.

360. Diet induced ruminal papillae development in neonatal calves not correlating with rumen butyrate / R. Zitnan, S. Kuhla, P. Sanftleben et al. // *Veterinary medicine*. – Czech. – 2005. – Vol. 50, № 11. – P. 472–479.

361. Effect of balanced supplementary feeding in winter on qualitative and quantitative changes in the population of microbes colonizing the rumen of red deer / S. Gnat, R. Dziedzic, A. Nowakiewicz et al. // *Medycyna Weterynaryjna*. – 2018. – Vol. 74 (2). – P. 119–124.

362. Effect of milk allowance on concentrate intake, ruminal environment, and ruminal development in milk-fed Holstein calves / N. B. Kristensen, J. Sehested, S. K. Jensen, M. Vestergaard // *Journal of Dairy Science*. – 2007. – Vol. 90. – 4346–4355.

363. Effect of roughage source and roughage to concentrate ratio on animal performance and rumen development in veal calves / B. J. Suarez, C. G. Van Reenen, N. Stockhofe et al. // *Journal of Dairy Science*. – 2007. – Vol. 90, № 5. – 2390–2403.

364. Effect of various levels of forage and form of diet on rumen development and growth in calves / J. A. Coverdale, H. D. Tyler, J. D. Quigley, J. A. Brumm // *Journal of Dairy Science*. – 2004. – Vol. 87, № 8. – P. 2554–2562.
365. Effects of rumen-escape starch and coarseness of ingredients in pelleted concentrates on performance and rumen wall characteristics of rosé veal calves / M. Vestergaard, T. C. Jarltoft, N. B. Kristensen, C. F. Borsting // *Animal*. – 2013. – Vol. 7, N 8. – P. 1298–1306.
366. Effects of *saccharomyces cerevisiae* fermentation products on dairy calves: ruminal fermentation, gastrointestinal morphology, and microbial community / J.X. Xiao, G.M. Alugongo, R. Chung et al. // *Journal of Dairy Science*. – 2016. – Vol. 99, № 7/1. – P. 5401–5412.
367. Effects of the feeding system and breed on the growth performance, biometric features, and ruminal development of feedlot goat kids / P. P. S. de Souza, H. F. B. Gomes, R. O. Marques et al. // *Semina: Ciências Agrárias*. – 2016. – Vol. 37, №. 4. – P. 2111–2122.
368. El-Gendy, S. A. A. Macroscopic and microscopic anatomy of the omasum of the Baladi goat / S. A. A. El-Gendy, A. Derbalah // *The Journal of Biological Sciences*. – 2010. – Vol. 10, № 7. – P. 596-607.
369. Emam, M. A. Distribution of Ki-67, alpha smooth muscle actin and vimentin in the reticulum and omasum of Baladi goat / M. A. Emam // *European Journal of Anatomy*. – 2015. – Vol. 19, № 4. – P. 323–330.
370. Establishment and characterization of an omasal epithelial cell model derived from dairy calves for the study of small peptide absorption / X. Qingbiao, W. Yueming, L. Hongyun et al. // *PloS one*. – 2014. – Vol. 9, № 3. – P. 1–8.
371. 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.
372. Feeding colostrum, its composition and feeding duration variably modify proliferation and morphology of the intestine and digestive enzyme activities of

neonatal calves / U. Blättler, H. M. Hammon, C. Morel et al. // *Journal of Nutrition*. – 2001. – Vol. 131. – P. 1256–1263.

373. Feeding management for early rumen development in calves / K. Govil, D. S. Yadav, A. K. Patil et al. // *Journal of Entomology and Zoology Studies*. – 2017. – Vol. 5, № 3. – P. 1132–1139.

374. Finn, A. V. Correlation between carotid intimal/ medial thickness and atherosclerosis: A point of view from pathology / A. V. Finn, F. D. Kolodgie, R. Virmani // *Arterioscler Thromb Vasc Biol*. – 2010. – № 30. – P. 177–181.

375. Fluid and particle retention in captive okapi (*Okapia johnstoni*) / J. Hummel, M. Clauss, W. Zimmermann et al. // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2005. – Vol. 140. – P. 436–444.

376. Forage fermentation patterns and their implications for herbivore ingesta retention times / J. Hummel, K.-H. Südekum, W. J. Streich, M. Clauss // *Functional Ecology*. – 2006. – Vol. 20. – P. 989–1002.

377. Ford, C.M. Angiotensin II stimulates collagen synthesis in human vascular smooth muscle cells. Involvement of the AT (1) receptor, transforming growth factor-beta, and tyrosine phosphorylation / C. M. Ford, S. Li, J. G. Pickering // *Arteriosclerosis, thrombosis, and vascular biology*. – 1999. – Vol. 19, № 8. – P. 1843–1851.

378. Franco, A.J. Morphometric and immunohistochemical study of the reticulum of red deer during prenatal development / A.J. Franco, E. Redondo, A.J. Masot // *Journal of Anatomy*. – 2004. – Vol. 205. – P. 277–289.

379. Gastrointestinal tract mucosal histomorphometry and epithelial cell proliferation and apoptosis in neonatal and adult dogs / C. D. Conto, A. Oevermann, I. A. Burgener et al. // *Journal of Animal Science*. – 2010. – Vol. 88. – P. 2255–2264.

380. Geoboes, K. Histology of the oesophagus/ K. Geoboes, V. Desment // *Frontiers of Gastrointestinal Research*. – 1978. – Vol. 3. – P. 1–17.

381. Gerlach, C. Ki-67 immunoexpression is a robust marker of proliferative cells in the rat / C. Gerlach, M. Golding, L. Larue et al. // *Laboratory investigation*. – 1997. – Vol. 77, № 6. – P. 697–698.
382. Graham, C. Functional organization of the bovine rumen epithelium / C. Graham, N. L. Simmons // *Regulatory, integrative and comparative physiology*. – 2005. – Vol. 288, №1. – P. 173–181.
383. Gross anatomy of the stomach of the dorcas gazelle (*gazella dorcas*, linnaeus, 1758) / H. Jerbi, M. Bayouth, M. Clauss, W. Pérez // *International Journal of Morphology*. – 2016. – Vol. 34, № 4. – P. 1266–1270.
384. Histogenetic evolution of bovine gastric compartments during the prenatal period / J. M. Vivo, A. Robina, S. Regodón et al. // *Histology and Histopathology*. – 1990 – Vol. 5, №. 4. – P. 461–476.
385. Histomorphometric analysis of the omasum of sheep during development / A. J. Franco, A. Robina, S. Regodón et al. // *American Journal of Veterinary Research*. – 1993. – Vol. 54, N. 8. – P. 1221–1229.
386. Histomorphometric analysis of the rumen of sheep during development / A. J. Franco, S. Regodón, A. Robina, E. Redondo // *American Journal of Veterinary Research*. – 1992. Vol. 53, N. 7. – P. 1209–1217.
387. Histomorphometric and immunohistochemical study of the goat rumen during prenatal development / A. Garcia, J. Masot, A. Franco et al. // *Anatomical record (Hoboken)*. – 2012. – Vol. 295, №5. – P. 776–785.
388. Histomorphometric characterization of forestomach of yak (*bos grunniens*) in the Qinghai-Tibetan Plateau / J. Wang, H. Li, L. Zhang, Y. Zhang et al. // *International Journal of Morphology*. – 2014. – Vol. 32, №3 – P. 871–881.
389. Hofmann, R. R. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system / R. R. Hofmann // *Oecologia*. – 1989. – Vol. 78. – P. 443–457.
390. Holtenius, K. Effects of short-chain fatty acids on the rumen mucosa and on the plasma level of insulin and glucagon / K. Holtenius, Y. Ridderstrale, S. Ecmán // *Journal of agricultural research*. – 1994. – Vol. 24, № 2. – P. 85–93.

391. Hoover, W.H. Chemical factors involved in ruminal fiber digestion / W. H. Hoover // *Journal of Dairy Science*. – 1986. – Vol. 69, № 10. – P. 2755–2766.
392. Immunobiochemical and molecular biologic characterization of the cell proliferation-associated nuclear antigen that is defined by monoclonal antibody Ki-67 / J. Gerdes, L. Li, C. Schlueter et al. // *The American journal of pathology*. – 1991. – Vol. 138. – P. 867–873.
393. Immunohistochemical evaluation of the goat forestomach during prenatal development / A. Garcia, J. Masot, A. Franco et al. // *Journal of Veterinary Science*. – 2014 – Vol. 15, № 1 – P. 35–43.
394. Immunohistochemical evaluation of the muscularis mucosae in the ruminant forestomach / N. Kitamura, A. Yoshiki, M. Sasaki et al. // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2003. – Vol. 32, № 3. – P. 175–178.
395. Induction of subacute ruminal acidosis affects the ruminal microbiome and epithelium/ J. C. McCann, S. Luan, F. C. Cardoso et. al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2016. – Vol. 7. – P. 1–18.
396. Influence of the diet on the morphology of ruminal and intestinal mucosa and on intestinal carbohydrase levels in cattle / R. Zitnan, S. Kuhla, K. Nürnberg et al. // *Veterinary medicine*. – Czech. – 2003. – Vol. 48, № 7. – P. 177–182.
397. Is Lamina muscularis mucosae present in the ruminal mucosa of cattle? Immunohistochemical and ultrastructural approaches / T. Ikemizu, N. Kitamura, J. Yamada, T. Yamashita // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 1994. – Vol. 23(2). – P. 177–186.
398. Jacob, M. Regulation of blood flow and volume exchange across the microcirculation / M. Jacob, D. Chappell, B. F. Becker // *Critical Care Medicine*. – 2016. – № 20. – P. 319–332.
399. Jerbi, H. Gross anatomy of the stomach of the cervus elaphus barbarous / H. Jerbi, W. Pérez // *International Journal of Morphology*. – 2013. – Vol. 31(2). – P. 388–391.

400. Karakoç, Z. Mucin profiles of the abomasum in bulls and rams: a comparative study / Z. Karakoç, H. Sağsöz, M. A. Ketani // *Microscopy Research and Technique*. – 2016 – Vol. 79, № 9. – P. 856–868.
401. Karmona, K. Variability of the celiac artery and its branches in sheep / K. Karmona, G. Kovachev // *Vet. Med. Nauki*. – 1985. – Vol. 22(4). – P. 31–37.
402. Kehoe, S. I. Effects of weaning age and milk feeding frequency on dairy calf growth, health and rumen parameters / S. I. Kehoe, C. D. Dechow, A. J. Heinrichs // *Livestock Science*. – 2007. – Vol. 110, № 3. – P. 267–272.
403. Ki-67 expression during rat liver regeneration after partial hepatectomy / C. Gerlach, D. Y. Sakkab, T. Scholzen et al. // *Hepatology*. – 1997. – Vol. 26, №3. – P. 573–578.
404. Klotz, J. L. A vascular contractility bioassay using bovine right ruminal artery and vein / J. L. Klotz, L. P. Bush, J. R. Strickland // *Journal of Animal Science*. – 2011. – Vol. 89(6). – P. 1944–1951.
405. Knott, K. K. Growth in arctic ungulates: postnatal development and organ maturation in rangifer tarandus and ovibos moschatus / K. K. Knott, P. S. Barboza, R. Terrybowyer // *Journal of Mammalogy*. – 2005. – Vol. 86, № 1. – P. 121–130.
406. König, H. E. Anatomie der Haussäugetiere / H. E. König, H.-G. Liebich. – Stuttgart-New York: Schattauer, 2005. – 765 s.
407. Kühn, H. Beitrag zur makroskopischen Anatomie der V. Portal des Schafes (ovis aries) / H. Kühn, R. Rothkegel // *Anatomischer Anzeiger Zentralblatt*. Bd. – 1962. – Heft 4. – S. 62–69.
408. Lakatta, E. G. Arterial and cardiac aging: major shareholders in cardiovascular disease enterprises: part I: aging arteries: a «set up» for vascular disease/ E. G. Lakatta, D. Levy // *Circulation*. – 2003. – Vol. 107. – P. 139–146.
409. Landberg, G. Flow cytometric multiparameter analysis of proliferating cell nuclear antigen/cyclin and Ki-67 antigen: a new view of the cell cycle / G. Landberg, E. M. Tan, G. Roos // *Experimental cell research*. – 1990. – Vol. 187, № 1. – P. 111–118.

410. Laurent, S. Hypertension and macrovascular disease / S. Laurent // *ESH Newsletter*. – 2007. – Vol. 8. – P. 31.
411. LeadeR-Williams, N. Seasonal and sexual patterns of growth and condition of reindeer introduced into South Georgia / N. LeadeR-Williams, C. Ricketts // *Oikos*. – 1981. – Vol. 38. – 27–39.
412. Lentle, R. G. A multivariate analysis of rumen papillary size in red deer (*Cervus elaphus*) / R. G. Lentle, I. M. Henderson, K. J. Stafford // *Canadian Journal of Zoology*. – 1996. – Vol. 74. – P. 2089–2094.
413. Liu, Y. Flap endonuclease 1: a central component of DNA metabolism / Y. Liu, H.-I. Kao, R. A. Bambara // *Annual Review of Biochemistry*. – 2004. – Vol. 73. – P. 589–615
414. Lubis, D. Development of the omasum in sheep / D. Lubis, J. D. O'Shea // *Acta anatomica*. – 1978. – Vol. 100, № 4. – P. 400–410.
415. Masot, A. J. Comparative analysis of the forestomach mucosa in red deer during prenatal development / A. J. Masot, A. J. Franco, E. Redondo // *Revue Médecine Vétérinaire*. – 2007. – Vol. 158, № 7. – P. 397–409.
416. McGavin, M. D. Scanning electron microscopy of ruminal papillae in calves fed various amounts and forms of roughage / M. D. McGavin, J. L. Morrill // *American Journal of Veterinary Research*. – 1976. – Vol. 37(5). – P. 497–508.
417. Metscher, B. D. MicroCT for comparative morphology: simple staining methods allow high-contrast 3D imaging of diverse non-mineralized animal tissues / D. B. Metscher // *BMC Physiology*. – 2009. – Vol. 9. – P. 9–11.
418. Michel, G. Zur funktionellen Morphologie der Pansenschleimhaut der Wiederkauer / G. Michel // *Wiss. Z. Naturwiss.* – 1978. – Vol. 27, № 2. – 117–124.
419. Minatnino, T. Vascular aging: insights from studies on cellular senescence, stem cell aging, and progeroid syndromes / T. Minatnino, I. Kotnuro // *Nat. Clin. Pract. Cardiovasc. Med.* – 2008. – Vol. 5. – P. 637–648.
420. More efficient mastication allows increasing intake without compromising digestibility or necessitating a larger gut: comparative feeding trials in banteng (*Bos javanicus*) and pygmy hippopotamus (*Hexaprotodon liberiensis*) / A.

Schwarm, S. Ortmann, C. Wolf et al. // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2009. – Vol. 152. – P. 504–512.

421. Morfologia do estômago do cervo-do-pantanal (*Blastocerus dichotomus*, Illiger 1815) / M. R. F. Machado, L. M. Lea, T. H. C. Sasahara et al. // *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*. – 2015. – Vol. 67, № 2. – P.424–432.

422. Morphological adaptation of rumen papillae during the dry period and early lactation as affected by rate of increase of concentrate allowance / K. Dieho, A. Bannink, I.A.L. Geurts et al. // *Journal of Dairy Science*. – 2016. – Vol. 99, № 3, 1. – P. 2339–2352.

423. Morphological response of the ruminal and omasal mucosae to the variation in diet energy / R. F. Lima, J. Ch. Resende Júnior, S. F. Costa et al. // *Ciênc. Agrotec., Lavras*. – 2015. – Vol. 39, № 6. – P. 574–582.

424. Morphological study of the surface of the omasal lamina in cattle, sheep and goats / Y. Yamamoto, N. Kitamura, J. Yamada // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 1994. – Vol. 23. – P. 166–176.

425. Morphology of pre-stomach and ruminal papillae of growing Santa Inês female lambs under two nutritional schemes / L. F. L. Cavalcanti, I. Borges, V. L. Silva et al. // *Pesquisa Veterinária Brasileira*. – 2014. – Vol. 34, № 4. – P. 374–380.

426. Morphometric and immunohistochemical study of the rumen of red deer during prenatal development / A. J. Franco, A. J. Masot, M.C. Aguado et al. // *Journal of Anatomy*. – 2004. – Vol. 204. – P. 501–513.

427. 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.

428. Mucous membrane of the rumen of ovines, fed with spineless, forrage cactus or palm (barbary fig) (*Opuntia ficus indica* Mil): Hystochemical study by means of light microscopy / G. S. M. Neiva, D. L. Da Mota, Â. M. V. Batista, C. F. De Sousa-Rodrigues // *International Journal of Morphology*. – 2006. – Vol. 2, № 4. – P.723–728.

429. Multiple but dissectible functions of FEN-1 nucleases in nucleic acid processing, genome stability and diseases / B. Shen, P. Singh, R. Liu et al. // *BioEssays*. – 2005. – Vol. 27. – P. 717–729.
430. Nagpal, S. K. Histomorphology and histochemistry of renal, coelias and anterior mesenteric arteries of ageing goat / S. K. Nagpal, B. S. Nanda, R. P. Saigal // *Anatomischer Anzeiger*. – 1977. – Vol. 151, № 2. – P. 154–162.
431. New antiserum against Ki-67 antigen suitable for double immunostaining of paraffin wax sections / G. Key, J. L. Petersen, M. H. Becker et al. // *Journal of Clinical Pathology*. – 1993. – Vol. 46, № 12. – P. 1080–1084.
432. No distinct stratification of ingesta particles and no distinct moisture gradient in the forestomach of nonruminants: the wallaby, peccary, hippopotamus, and sloth / A. Schwarm, S. Ortmann, J. Fritz et al. // *Mammalian Biology*. – 2013. – Vol. 78. – P. 412–421.
433. *Nomina anatomica veterinaria*. – 6-th edition. – Hanover, Ghent, Columbia, Rio de Janeiro: World Association of Veterinary Anatomists, 2017. – 160 p.
434. *Nomina histologica veterinaria*: World Association of Veterinary Anatomists, [Electronic resource] www.wava-amav.org 2017. – 66 p.
435. Omasal morphology of dairy cows fed with high or low grain content diet prior parturition / D. O. R. Bhering Santoro, J. Ch. Resende Júnior, R. F. de Lima et al. // *Ciência e Agrotecnologia*. – 2015. – Vol. 39, N. 6. – P. 583–592.
436. Ontogenesis of the omasum: a comparative analysis of the merino sheep and iberian red deer / E. Redondo, J. Masot, A. Garcia, A. Franco // *Histology and histopathology*. – 2011. – Vol. 26, № 9. – P. 1135–1144.
437. Ontogenesis of the reticulum with special reference to neuroendocrine and glial cells: a comparative analysis of the Merino sheep and Iberian red deer/ A. Franco, J. Masot, A. García, E. Redondo // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2012. – Vol. 41, № 5. – P. – 362–373.
438. 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.

439. Osman, H. A. Studies on the histogenesis of the tunica mucosa of the stomach of the Egyptian water buffalo (*Bos bubalus* L.). I. Histogenesis of the ruminal mucosa / A. H. Osman, R. Berg, // *Anatomischer Anzeiger*. – 1981. – Vol. 149, № 3. – P. 232–240.

440. Owens, F. N. Factors that alter the growth and development of ruminants / F. N. Owens, P. Dubeski, C. F. Hanson // *Journal of Animal Science*. – 1993. – Vol. 71. – P. 3138–3150.

441. Pelagalli, G. V. Morphological studies in the buffalo as a contribution to biotechnological methodologies in the animal production Ital / G. V. Pelagalli // *Journal of Animal Science*. – 2007. – Vol. 6, № 2. – P. 184–193.

442. Pérez, W. Arterial vascularization of the gastrointestinal tract of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758) / W. Pérez, N. Vazquez, R. Ungerfeld // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2016. – Vol. 45, № 3. – P. 240–245.

443. Performance of calves submitted to protocols using extruded or ground starter / A. S. Chaves, S. de Fátima Costa, L. Q. de Melo, M. N. Pereira // *Brazilian archives of biology and technology*. – 2014. – Vol. 57, № 5. – P. 695–700.

444. Performance, rumen development, and carcass traits of male calves fed starter concentrate with crude glycerin / R. P. Maciel, J. N. M. Neiva, J. Restle et al. // *Revista Brasileira de Zootecnia*. – 2016. – Vol. 45, № 6. – P. 309–318.

445. Phylogenetic constraints on digesta separation: variation in fluid throughput in the digestive tract in mammalian herbivores / D. W. H. Müller, J. Caton, D. Codron et al. // *Comparative Biochemistry and Physiology*. – 2011. – Vol. 160, № 2. – P. 207–220.

446. Pines, J. Cyclins and cyclin-dependent kinases: a biochemical view / J. Pines // *Biochemical Journal*. – 1995. – Vol. 308. – P. 697–711.

447. Prins, R. A. Rumen characteristics of red deer, fallow deer, and roe deer / R. A. Prins, M. J. H. Geelen // *Journal of Wildlife Management*. – 1971. – Vol. 35, № 4. – P. 673–680.
448. Quantitative macroscopic anatomy of the giraffe (*giraffa camelopardalis*) digestive tract / C. Sauer, M. F. Bertelsen, P. Lund et al. // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2016. – Vol. 45, № 5. – P. 338–349.
449. Redondo, E. Morphometric and immunohistochemical study of the omasum of red deer during prenatal development / E. Redondo, A. J. Franco, A. J. Masot // *Journal of Anatomy*. – 2005. – Vol. 206, №. 6. – P. 543–555.
450. Rumen development, intestinal growth and hepatic metabolism in the pre-and postweaning ruminant / R. L. V. Baldwin, K. R. McLeod, J. L. Klotz, R. N. Heitmann // *Journal of Dairy Science*. – 2004. – Vol. 87. – P. 55–65.
451. Rumenmorphometrics and the effect of digesta pH and volume on volatile fatty acid absorption / L. Q. Melo, S. F. Costa, F. Lopes et al. // *Journal of Animal Science*. – 2013. – Vol. 91 (4). – P. 1775–1783.
452. Ruminal pH and temperature, papilla characteristics, and animal performance of fattening calves fed concentrate or maize silage-based diets / R. Bodas, R. Posado, D. J. Bartolomé et al. // *Chilean journal of Agricultural research*. – 2014. – Vol. 74, № 3. – P. 280–285.
453. Ruminant nutrition symposium: molecular adaptation of ruminal epithelia to highly fermentable diets / G. B. Penner, M. A. Steele, J. R. Aschenbach, B. W. McBride // *The Journal of Animal Science*. – 2011. – Vol. 89, № 4. – P. 1108 – 1119.
454. Sakata, T. Rumen epithelial cell proliferation accelerated by rapid increase in intraruminal butyrate / T. Sakata, H. Tamate // *Journal of Dairy Science*. – 1978. – Vol. 61, № 8. – P. 1109–1113.
455. Scala, G. Structural, histochemical and immunocytochemical study of the forestomach mucosa in domestic ruminants / G. Scala, M. Corona, L. Maruccio // *Journal of Veterinary Medicine Series C: Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 2011. – Vol. 40, № 1. – P. 47–54.

456. Scanning electron microscopical studies into the development of rumen epithelium and adherent bacteria in suckling lambs / R. Zitnan, A. Bomba, L. Kolodzieyski et. al. // *Folia Veterinaria*. – Kosice. – 1994. – Vol. 38, № 1/2. – P. 51–56.
457. Scupin, E. Blutgefäßversorgung der Verdauungsorgane in Bauch- und Beckenhöhle einschließlich Leber, Milz und Bauchspeicheldrüse bei der Ziege / E. Scupin. – Hannover, 1960. – S. 260.
458. Secomb, T. W. Hemodynamics / T. W. Secomb // *Comprehensive Physiology*. – 2016. – Vol. 6, № 2. – P. 975–1003.
459. Seigneurin, D. Ki-67 antigen, a cell cycle and tumor growth marker / D. Seigneurin, P. Guillaud // *Pathologie Biologie*. – 1991. – Vol. 39, № 10 – P. 1020–1028.
460. Silanikove, N. The physiological basis of adaptation in goats to harsh environments / N. Silanikove // *Small Ruminant Research*. – Vol. 35, № 3. – 2000. – P. 181–193.
461. Staaland, H. A comparison of digestive tract morphology in muskoxen and caribou from Victoria Island, Northwest Territories / H. Staaland, J. Z. Adamczewski, A. Gunn // *Rangifer*. – 1995. – Vol. 17. – P. 17–19.
462. Stobo, I. J. F. Rumen development in the calf: 2. The effect of diets containing different proportions of concentrates to hay on digestive efficiency / I.J.F. Stobo, J.H.B. Roy, H.J. Gaston // *British journal of nutrition*. – 1966. – Vol. 20, № 2. – P. 189–215.
463. Studies on the development of the fetal and neonatal bovine stomach / Y. Kano, K. Fukaya, M. Asari, Y. Eguchi // *Journal of Veterinary Medicine Series C: Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 1981. – Vol. 10, № 3. – P. 264–274.
464. Subacute ruminal acidosis in dairy cows: the physiological causes, incidence and consequences / J. C. Plaizier, D. O. Krause, G. N. Gozho, B. W. McBride // *Veterinary Journal*. – 2008. – Vol. 176, № 1. – P. 21–31.
465. Suurmejer, A. J. H. Pretreatment in a high pressure microwave processor for MIB-1 immunostaining of cytological smears and paraffin tissue sections to

visualize the various phases of the mitotic cycle / A. J. H. Suurmeijer, M. E. Boon // *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*. – 1999. – Vol. 47, № 8. – P. 1015–1020.

466. Swan, G. E. Morphological changes associated with the development of the rumino-reticulum in growing lambs fed different rations / G. E. Swan, H. B. Groenewald // *Journal of Veterinary Research*. – 2000. – Vol. 67, № 2. – P. 105–14.

467. Technical note: changes in rumen mucosa thickness measured by trans-abdominal ultrasound as a noninvasive method to diagnose subacute rumen acidosis in dairy cows / V. Neubauer, E. Humer, I. Kröger et al. // *Journal of Dairy Science*. – 2018. – Vol. 101, № 3. – P. 2650–2654.

468. Terminologia Histologica. Международные термины по цитологии и гистологии человека с официальным списком русских эквивалентов / под ред. чл.-корр. РАМН В. В. Банина и проф. В. Л. Быкова. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 272 с.

469. The DNA repair endonuclease XPR binds to proliferating cell nuclear antigen (PCNA) and shares sequence elements with the PCNA-binding region of FEN-1 and cyclin-dependent kinase inhibitor p21 / R. Gary, D.L. Ludwig, H.L. Cornelius et al. // *J. Biol. Chem.* – 1997. – Vol. 272. – P. 24522–24529.

470. The effects of yeast culture products on fattening performance, rumen papilla morphology, some blood and rumen fluid parameters in saanen male kids / F. K. Oğuz, K. E. Buğdayci, M. N, Oğuz et al. // *Kafkas Universitesi Veteriner Fakultesi Dergisi*. – 2015. – Vol. 21, N 4. – P. 455–461.

471. The fine structure of human digital arterio-venous anastomoses (Hoyer-Grosser's organs) / K. Gorgas, B. Peter, F. Tischendorf, B. Sergio // *Anatomy and Embryology*. – 1977. – № 3. – P. 269–289.

472. The intraruminal papillation gradient in wild ruminants of different feeding types: implications for rumen physiology / M. Clauss, R. R. Hofmann, J. Fickel et al. // *Journal of morphology*. – 2009. – Vol. 270, № 8. – P. 929–942.

473. Toschi, L. Changes in cyclin/proliferating cell nuclear antigen distribution during DNA repair synthesis / L. Toschi, R. Bravo // *The Journal of cell biology*. – 1988. – Vol. 107. – P. 1623–1628.
474. Totzauer, I. Fetal development of the omasum of cattle (*bos taurus*) / I. Totzauer, F. Sinowatz, // *Tierärztliche Praxis*. – 1990. – Vol. 18, №. 6. – P. 577–583.
475. Vascular age: Integrating carotid intima-media thickness measurements with global coronary risk assessment / J. H. Stein, M. C. Fraizer, S. E. Aeschlimann et al. // *Clin. Cardiol.* – 2004. – Vol. 27. – P. 388–392.
476. Vicenal, J. L. Histology, morphometry and morphology of papillae in the ventral sac of the rumen of neonatal dairy calves (*bos taurus linnaeus*) fed different types of diets / J. L. Vicenal, C. P. Maala, R. J. T. Ducusin // *Philippine Journal of Veterinary Medicine*. – 2016. – Vol. 53, № 2. – P. 68–78.
477. Vivo, J. M. El Desarrollo del Estómago del Vacuno: Análisis desde el Prisma Morfológico y Morfométrico: Observaciones Morfogénicas Asociadas al Bloque Ruminoreticular / J. M. Vivo, A. Robina, // *Anatomia, Histologia, Embryologia*. – 1990. – Vol. 19, № 3. – P. 208–221.
478. Welch, J. G. Rumination, particle size and passage from the rumen / J. G. Welch // *Journal of Animal Science*. – 1982. – Vol. 54, № 4 – P. 885–894.
479. Wisler, K. The arterial medial cell, smooth muscle or multifunctional mesenchyme / K. Wisler // *J. Atheroscler.* – 1968. – P. 82.
480. Wistingner, J. Morphologie und Topographie der Magenarterien beim Schaf (*ovis ammon F. aries*) / J. Wistingner // *Zool. pol.* – 1979. – Vol. 27, № 2. – S. 309–330.
481. Xu, J. Vasa vasorum in atherosclerosis and clinical significance / J. Xu, X. Lu, G.-P. Shi // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2015. – Vol. 16, №5. – P. 11574–11608.
482. Yu, C.C.-W. Update on proliferation-associated antibodies applicable to formalin-fixed paraffin-embedded tissue and their clinical applications / C.C.-W.

Yu, M.I. Filipe // *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*. – 1993. – Vol. 25, № 12. – P. 843–853.

483. Zitnan, R. Influence of dietary concentrate to forage ratio on the development of rumen mucosa in calves / R. Zitnan, J. Voigt, U. Schonhusen et al. // *Archives of Animal Nutrition*. – 1998. – Vol. 51. – P. 279–291.

484. Zweifach, B. Functional behavior of the microcirculation / B. Zweifach. – Springfield, Illinois, 1961. – 149 p.

485. Zweifach, B. Microvascular aspects of tissue injury / B. Zweifach // *The inflammatory process*. – № 5. – 1973. – P. 3–46.