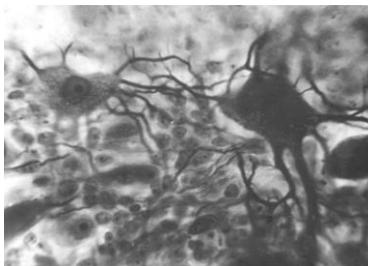
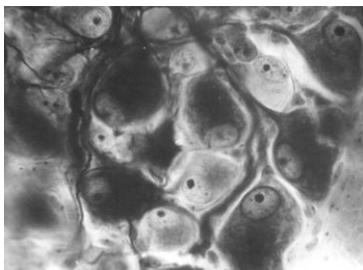


Н.Г.Симанова, С.Н.Хохлова, А.Н.Фасахутдинова

**МОРФОГЕНЕЗ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ДОМАШНИХ
ЖИВОТНЫХ**

МОНОГРАФИЯ



Симанова, Н.Г. **Морфогенез нервной системы домашних животных в постнатальном онтогенезе**: Монография / Н.Г. Симанова, С.Н. Хохлова, А.Н. Фасахутдинова – Ульяновск:, 2014 – 224 с.

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н.Ульянова» Артемьева Е.А.;
заслуженный деятель науки РФ, доктор биологических наук, профессор ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный университет имени Н.П.Огарёва» Тельцов Л.П.;
доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой анатомии человека ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет» Минобрнауки РФ Хайруллин Р.М.

В монографии представлены результаты многолетних исследований закономерностей морфогенеза нервной системы домашних животных в постнатальном онтогенезе, проводимых сотрудниками кафедры анатомии, гистологии и патанатомии УГСХА под руководством заслуженного деятеля науки РФ, доктора биологических наук, профессора Николая Алексеевича Жеребцова.

Монография предназначена для научных работников, врачей ветеринарной медицины, руководителей хозяйств, студентов аграрных вузов.

© Симанова Н.Г., Хохлова С.Н., Фасахутдинова А.Н., 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1	ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 2	ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ	16
2.1.	Возрастные изменения морфологии интрамурального нервного аппарата домашних животных	16
2.2.	Возрастные изменения морфологии блуждающего нерва домашних животных	27
2.3.	Возрастные изменения морфологии симпатических ганглиев у животных и человека	41
Глава 3	МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	57
Глава 4	РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЗАКОНОМЕРНОСТЯМ МОРФОГЕНЕЗА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ	67
4.1	Закономерности морфогенеза вегетативных ганглиев в постнатальном онтогенезе	67
4.2	Закономерности морфогенеза нервных стволов	115
4.3.	Возрастные изменения блуждающего нерва домашних животных	143
4.4	Закономерности морфогенеза спинного мозга домаш- них животных	162
4.5.	Возрастные изменения симпатических нервов и ганг- лиев собаки	176
Глава 5	ЗАКЛЮЧЕНИЕ	206
	БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК	208



Рис. 1. Заслуженный деятель науки РФ, профессор Н.А. Жеребцов, 2006.

*Памяти нашего учителя
и Человека с большой буквы,
профессора
**Николая Алексеевича
Жеребцова**
посвящается*

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ

Создание в конце 19-го – начале 20-го столетий нейронной теории (Cajal у R.S., 1907) резко повысило интерес исследователей к морфологии, физиологии и патологии нервной системы человека и животных. Нарастающая лавина информации в этой области является бесспорным свидетельством признания учеными огромной роли нервной системы в жизнедеятельности сложного организма. Продолжающиеся до настоящего времени попытки ревизии нейронной теории (Новожилова А.П., Бамбиндра В.П., 1996, и др.) не ослабляют интереса исследователей к изучению генеза, структуры и функции основного элемента нервной системы и нервной ткани – нейрона.

Проведенные многочисленные исследования выявили значительные морфофункциональные особенности нейроцитов в различных отделах нервной системы сложного организма и на разных этапах онтогенеза, влияние средовых факторов на эти особенности [60, 100-125].

Г.В. Стувичек (2004) подчеркивает, что актуальной проблемой современной нейроанатомии являются вопросы возрастных изменений нейронных связей внутренних органов, формирующих среднее, кондукторное звено иннервации, объединяющее нервные центры и периферические

структуры нервной системы, обслуживающие нейротканевые контакты.

Изучению морфогенеза нервной системы посвящены работы многих исследователей [23-30; 40-49]. Большинство из них единодушны в том, что в постнатальном онтогенезе продолжается формообразование нейроцитов и нервных волокон. В месте с тем, в доступной литературе мы не нашли обобщения накопленных фактов об особенностях морфогенеза нейроцитов и нервных волокон в различных отделах нервной системы, его возрастных границах и видовых особенностях. Такие обобщения представляют несомненный интерес для теоретической и клинической нейрологии.

Теоретическую нейробиологию, практическую ветеринарию и животноводство интересует: какие факторы, в какой степени и в каком направлении влияют на постнатальный морфогенез нейроцитов?



Рис. 2. Студенты кружка «Морфолог» 2002 с сотрудниками кафедры анатомии, гистологии и патанатомии (слева-направо внизу): Симановой Н.Г., Жеребцовым Н.А., Хохловой С.Н.

Настоящая работа является попыткой обобщения накопленных данных более чем за 30 лет исследований под руководством доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ, лауреата премии Попечительского совета УлГУ Николая Алексеевича Жеребцова. Следуя лучшим традициям Казанской нейрогистологической школы, Н.А. Жеребцов сформировал на кафедре коллектив нейроморфологов, успешно разрабатывающий вопросы морфогенеза центральной и периферической нервной систем домашних животных, пушных зверей и птиц (рис.1, 2, 3).

Начиная с 1967 по 2007 год, под руководством профессора Н.А.Жеребцова выполнено 14 диссертаций на соискание учёной степени кандидата ветеринарных и биологических наук по специальности: 16.00.02 - патология, онкология и морфология; 16.00.01 - анатомия, патология и терапия животных; 03.00.11 - эмбриология и гистология, а также две докторские диссертации по специальности: 16.00.02 - патология, онкология и морфология животных.



Рис.3. Ученики, коллеги и родственники заслуженного деятеля науки РФ, профессора Н.А.Жеребцова на открытии анатомического музея его имени, 2010.

Тематика диссертационных работ

1. Макро- и микроморфология иннервации гениталий у самок пушных зверей.
2. Постнатальный морфогенез нейроцитов желудочного сплетения у свиньи, крупного рогатого скота, кур.
3. Внутривольное строение нервов тазовой конечности домашних животных.
4. Возрастные особенности морфологии элементов блуждающего нерва у собаки, свиньи, голубого песца.
5. Возрастные особенности скелетотопии и морфологии спинного мозга у свиньи, кролика, собаки.
6. Морфология симпатических ганглиев и нервов у собаки.
7. Морфология локомоторного аппарата птиц.

Главным направлением научных исследований диссертантов на кафедре анатомии, гистологии и патологической анатомии стало изучение возрастных и видовых особенностей морфологии нервной системы животных, преимущественно на клеточном уровне. Целью исследования было выявление общих закономерностей морфологических преобразований нервной системы в пре- и постнатальном онтогенезе у разных видов животных. В качестве объектов изучения постнатального морфогенеза были избраны: спинной мозг (свиньи, кролика, собаки); спинномозговые узлы (свиньи, собаки, кролика); блуждающий нерв (крупного рогатого скота, свиньи, собаки, песца); некоторые симпатические ганглии и нервы (свиньи, собаки); интрамуральные ганглии желудочно-кишечного тракта (крупного рогатого скота, свиньи, собаки, курицы); а также диафрагмальный, седалищный и некоторые другие нервы.

Диссертационные работы выполнены с использованием совокупности морфологических методов: тонкая анатомическая препаровка, разволокнение нервов с последующей их окраской гистологическими методами, морфо-

метрическое исследование с математическим моделированием.

В 1959 году Н.А.Жеребцов защитил кандидатскую диссертацию на тему «Нервы мышц тазовых конечностей у домашних животных».

В 1967 году Н.А.Жеребцов успешно защитил докторскую диссертацию на тему «Материалы по возрастной морфологии экстраорганных нервов половых органов самок домашних животных» в Совете Казанского ветеринарного института.

В диссертации Г.Н. Жеребцовой (1973) "Материалы по возрастной морфологии интрамуральных нейроцитов тонкого отдела кишечника у свиней" показано, что интрамуральный нервный аппарат тонкого отдела кишечника у новорожденных поросят является незрелым. Его развитие у свиней активизируется в 1 месяц после утробной жизни и

завершается в половозрелом (6-ти месячном) возрасте.



Рис.4. Доцент кафедры анатомии, гистологии и патанатомии Л.Д. Журавлёва, 2010.

Л.Д. Журавлева (1980) (рис.4) в диссертации на тему "Возрастная скелетотопия и морфология спинного мозга свиньи" изучила закономерности и индивидуальную изменчивость конструкции спинного мозга на разных этапах пре- и постнатального онтогенеза свиньи. Она представила данные о межсегментарных взаимосвязях спинного мозга, соразмерностях высоты, диаметров, площади поперечного сечения нейросегментов, протяженности ко-

решковых оснований, направления краниальных и каудальных нитей, их возрастную изменчивость [32]. Нейроциты спинного мозга к рождению поросят по основным

структурным признакам допустимо сравнивать с нейрочитами половозрелых животных.

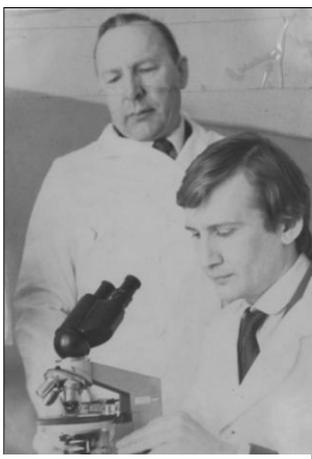


Рис.5. Н.А.Жеребцов
консультирует своего

В.В. Батраков (1985) (рис.5) в диссертации "Постнатальный морфогенез нейрочитов мышечно-кишечного сплетения кур в условиях клеточного и напольного содержания" [10] на достаточном экспериментальном материале с использованием адекватных морфометрических методов установил:

Морфогенез нейрочитов слепых кишок кур отстаёт от морфогенеза тонкого отдела кишечника.

Интенсивная технология клеточного содержания кур в условиях птицефабрики ускоряет как морфогенез интрамуральных нейрочитов тонкого отдела кишечника, так и наступление дегенеративных изменений их по сравнению с экстенсивной технологией содержания кур в условиях свободного выгула.

В диссертации А.А. Степочкина (1988) (рис.6) «Влияние раннего отъема поросят на некоторые показатели морфогенеза стенки дна желудка и тощей кишки и их нервного аппарата» обосновано научное представление о периодах постна-



Рис. 6. Доцент кафедры морфологии, физиологии и патологии животных А.А.Степочкин.

тального морфогенеза иннервационного аппарата желудочно-кишечного тракта поросят раннего отъема (месячный возраст). Ранний перевод поросят на растительный корм стимулирует морфогенез экстра- и интрамурального нервного аппаратов [74]. Полученный фактический материал о морфологической зрелости нервных структур желудка и кишечника говорит о том, что отъем поросят в месячного возрасте не скажется отрицательно на их физиологическом состоянии.

В. Н. Ильдудова (1989) в диссертационной работе "Возрастные особенности морфологии интрамуральных нейроцитов толстого отдела кишечника крупного рогатого скота" показала, что дифференциация нервных структур толстого кишечника наиболее интенсивно возрастает к моменту рождения телят [35-36]. Возрастные преобразования нейроцитов в кишечнике происходят у крупного рогатого скота после рождения до 3-х месячного возраста, что связано с процессом роста отделов толстого кишечника, преобразованием его гладкой мышечной ткани и стромы в составе мышечной оболочки. Неодинаковая скорость развития мышечной оболочки в разных отделах толстого кишечника является одним из факторов гетерохронии структуры ганглиев после рождения животных.

Из работ, посвященных возрастной морфологии иннервации желудочно-кишечного тракта сельскохозяйственных животных, следует, что интрамуральный нервный аппарат пищеварительной системы у новорожденных животных морфологически незрелый, уровень развития нервных структур в однотипных органах у разных видов животных неодинаков, после рождения интрамуральные ганглии развиваются быстрыми темпами. Авторы считают, что резкий сдвиг в развитии интрамуральных ганглиев кишечника в течение 1-го месяца жизни связан с началом активного функционирования органов пищеварения.

В разные годы защищены диссертационные работы по возрастной морфологии элементов блуждающего нерва. Так, Н.П. Перфильева (1977) в диссертационной работе "Материалы по макро- и микроморфологии блуждающего нерва голубого песца", путем изучения поперечных срезов и разволокнения нервов в виде "кисточки" установила, что блуждающий нерв у песцов малопучковый, в начальном участке состоит из нервных мякотных волокон, в грудном отделе наполовину из безмякотных [57-59]. Следовательно, вагус у песцов качественно и количественно неоднороден.

Н.Г. Симанова (1993) (рис.7) изучала возрастные особенности микроморфологии блуждающего нерва и нейроцитов желудка свиньи. По её данным, у свиньи в разные возрастные периоды морфологический состав ствола блуждающего нерва неоднороден. Она считает, что асимметрия строения связана с развитием структурной и морфологической зрелости иннервируемых им органов. Морфологическое созревание дистального ганглия вагуса опережает созревание ганглиев межмышечного сплетения желудка. Наиболее интенсивные изменения у свиней в изучаемом нерве наблюдаются впервые четыре месяца после рождения [66-72].



Рис.7. Доцент кафедры морфологии, физиологии и патологии животных Симанова Н.Г., 2014.

Т.Г. Скрипник (2005) выполнила диссертацию по теме "Возрастные особенности морфологии некоторых элементов системы блуждающего нерва у собак". Ею изучен "шейный вагус", его пищеводные стволы, проксимальный

ганглий, морфология нейроцитов мышечно-кишечного сплетения двенадцатиперстной кишки [73]. Морфологический анализ позволил Т.Г. Скрипник прийти к заключению, что у собак всех возрастных групп в данных отделах блуждающего нерва преобладают:

- безмиелиновые и тонкие миелиновые волокна;
- большинство нейроцитов проксимального ганглия у собак к рождению уже дифференцированы как чувствительные псевдоуниполярные клетки;
- в ганглиях мышечно-кишечного сплетения 12-перстной кишки у новорожденных щенков преобладают клетки типа нейробластов;
- в 2-месячном возрасте - нейроны 1-го типа Догеля;
- к 6-месячному возрасту - они достигают морфологической зрелости.

Итак, в морфогенезе изучаемых элементов системы блуждающего нерва имеет место проксимально-дистальный градиент созревания нейроцитов проксимального ганглия, позднее - нервных волокон вагуса и еще позднее нейроцитов ганглиев мышечно-кишечного сплетения 12-перстной кишки.

Докторская диссертация В.Ф. Сыча "Морфология локомоторного аппарата кур" выполнена на кафедре анатомии, гистологии и патологической анатомии сельскохозяйственных животных УГСХА и в отделе эволюционной морфологии позвоночных Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена АН УССР (1990).

Работа представляет собой первое комплексное морфологическое исследование органов полета и наземной локомоции обширной группы птиц. На основе использования анатомических, гистологических, гистохимических, экспериментально - морфологических исследований и морфоэкологического анализа получена система новых данных о

строении органов локомоции птиц, выявлена морфо-экологическая специализация данного аппарата у куриных.



Рис.8. Профессор Ульяновского педагогического университета Н.П.Перфильева, 2010.

Докторская диссертация Н.П. Перфильевой "Морфогенез межмышечного нервного сплетения желудка крупного рогатого скота в онтогенезе (морфологические исследования с математическим моделированием)" (рис.8), выполнена на кафедре анатомии, гистологии и патологической анатомии УГСХА и в НИЦ Самарского государственного медицинского университета (1998). Н.П. Перфильева впервые в онтогенезе исследовала динамику развития скорости роста пучков нервных волокон ганглиев межмышечных сплетений преджелудков крупного рогатого скота. Разработала периодизацию, кар-

ту и математическую модель морфогенеза интрамуральных нейронов межмышечного нервного сплетения желудка крупного рогатого скота [57-59]. Она выявила более раннюю дифференцировку в книжке по сравнению с другими отделами желудка. Ею предложена периодизация развития нервной ткани желудка. Рост объема цитоплазмы, ядра и ядрышка исследованных нейроцитов, по ее данным, обратно пропорционален возрасту животных и коррелирует с количеством хроматофильного вещества, развитием отростков и капсулы. Автор, как и другие исследователи нашей лаборатории, констатирует совпадение зрелости нейроцитов с соматической зрелостью животного. Данное диссертационное исследование внесло новый вклад в нейроморфологию желудка жвачных.

А.Н. Фасухутдинова (2002) (рис.9) выполнила диссертационную работу на тему "Морфология спинного моз-

га кролика в возрастном аспекте". Ею изучены возрастные особенности микроморфологии нейроцитов интермедиальных и интерлатеральных ядер спинного мозга кроликов [79-81]. Установлено, что интенсивность линейного роста позвоночного канала и спинного мозга кроликов в постнатальном периоде различна. Сравнение относительных величин нейросегментов отделов спинного мозга у различных возрастных групп данных животных свидетельствует о преобладании темпа роста поясничного отдела. У кроликов относительная длина грудного отдела увеличивается в меньшей степени, чем других отделов.

С.Н. Хохлова (2007) (рис.10) выполнила диссертацию на тему: "Возрастные особенности морфологии некоторых симпатических нервов и ганглиев собаки". При исследовании поперечных срезов симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва она выявила, что у животных всех исследованных возрастных групп в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве преобладают безмиелиновые (от 93,5...95,2 % – у новорожденных, до 83,4...86,5 % - у взрослых) и тонкие миелиновые (от 4,8...6,5 % до 9,2...11,4 %, соответственно) нервные волокна. С возрастом происходит значительное увеличение количества тон-



Рис. 9. Доцент кафедры морфологии, физиологии и патологии животных Фасахутдинова А.Н., 2014.



Рис. 10. Доцент кафедры морфологии, физиологии и патологии животных Хохлова С.Н., 2014.

ких и средних миелиновых волокон, и появляются единичные проводники толстого калибра, что сопровождается соответствующим относительным уменьшением общей суммы безмиелиновых волокон. Наибольшая интенсивность процесса миелинизации нервных волокон в исследованных нервах отмечается с одного до шести месяцев [84-88].

С.Г.Писалева (2012) выполнила кандидатскую диссертацию по теме: «Морфология спинного мозга собаки в возрастном аспекте». В постнатальный период отмечается возрастная изменчивость расположения сегментов спинного мозга по отношению к телам позвонков.

Итак, на многочисленном разнообразном экспериментальном материале коллектив ученых кафедры убедительно продемонстрировал, что дифференцировка нервных элементов происходит гетерохронно как в гомологичных объектах у животных разных видов, так и в различных ганглиях и нервах одного животного, а также в одном ганглии и нерве. Раньше других достигают морфологической зрелости соматические нервные структуры, позднее - автономные, среди которых внутренние элементы, и особенно нейроны ганглиев собственно слизистого сплетения желудочно-кишечного тракта. При этом имеет место проксимально-дистальный градиент скорости созревания. Морфологические преобразования нейроцитов периферического и центрального отделов нервной системы у домашних млекопитающих и птиц продолжают на протяжении всей жизни, отличаясь особой интенсивностью в первые месяцы и годы после рождения, а также в период старения организма.

Что касается содержательной части научных исследований коллектива кафедры в перспективе, то они находятся под влиянием глобальных процессов, возникающих в научно-техническом прогрессе ветеринарной медицины в области морфологии.

Глава 2. ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

2.1. Возрастные изменения морфологии интрамурального нервного аппарата домашних животных

Интрамуральный нервный аппарат тонкого отдела кишечника у новорожденных поросят морфологически весьма незрел. В этом отношении данные Г.К. Жеребцовой (1973) согласуются с аналогичными выводами многочисленных авторов, изучавших возрастные особенности нервных структур различных органов и у разных видов животных. Об этом же свидетельствуют исследователи, изучавшие возрастную морфологию нервных сплетений пищеварительного тракта человека и некоторых животных (С. И. Колосова, 1953; Н. Г. Колосов, 1954; Л. Я. Лихачев, 1962; Л. И. Корочкин, 1965; Л.С. Кочкина, 1967; Л. Н. Абрамова, 1967; Е. П. Мельман, 1970 и др.). Однако анализ литературы и собственных исследований показывает, что уровень развития нервных структур в одноименных органах у различных видов животных неодинаков [97,98]. В качестве примера можно сравнить наши данные с результатами исследований Л. Я. Лихачева относительно нервного аппарата тонкой кишки человека. Это сравнение позволяет заключить, что у свиней к моменту рождения ганглии межмышечного сплетения значительно менее развиты, чем у человека.

Сравнение наших данных с таковыми Лихачева показывает, далее, что после рождения интрамуральные ганглии кишечника у свиней развиваются гораздо более быстрыми темпами, чем у человека. По-видимому, имеет место обратная зависимость между продолжительностью постфетальной жизни организма и скоростью созревания интрамурального нервного аппарата. Если у человека, по данным С. И. Колосовой, развитие интрамурального нервного аппарата кишечника продолжается до двадцатилетне-

го возраста, то у свиней, по нашим данным, оно в основном завершается в шести-семимесячном возрасте.

Л. Я. Лихачев (1962), Л. И. Корочкин (1965), Е. П. Мельман (1970) отмечают отставание в развитии подслизистого сплетения по сравнению с межмышечным у новорожденных детей. Корочкин видит объяснение этому в асинхронности закладки этих сплетений. Согласно миграционной теории закладки вегетативных ганглиев межмышечное сплетение пищеварительной трубки закладывается раньше подслизистого, что и обуславливает, по мнению Корочкина, более раннее созревание первого.

На нашем материале мы не наблюдали меньшей, по сравнению с межмышечным, развитости ганглиев подслизистого сплетения у новорожденных поросят. Следует, однако, отметить, что мы дифференцированно оцениваем поверхностную сеть подслизистого сплетения и глубокую его сеть — собственнослизистое сплетение. Последнее у свиней значительно отстает в своем развитии по сравнению с межмышечным и подслизистым. Нейроны же поверхностного подслизистого сплетения созревают даже несколько раньше, чем нейроны межмышечного. Об этом можно судить, в частности, по величине ядерно-цитоплазменного отношения (табл. 4), которое по мнению А. А. Клишова (1966) является показателем степени дифференциации клетки. Этот показатель с возрастом и по мере развития нейронов уменьшается. Наиболее быстро это происходит в ганглиях подслизистого сплетения, в нейронах которого ядерно-цитоплазменное отношение достигает стабильной величины уже в шести-семимесячном возрасте. В нейронах же межмышечного и собственнослизистого сплетений оно продолжает уменьшаться и позднее.

Значительный интерес представляет и последовательность развития нейронов различных типов в эмбриогенезе. По данным Л. И. Корочкина (1965) нейроны 1-го

типа дифференцируются раньше клеток 2-го типа. Л. Я. Лихачев (1962), наоборот, свидетельствует об опережении в развитии клеток 2-го типа. Наши данные позволяют полагать, что к этому вопросу следует подходить дифференцированно, учитывая различные периоды онтогенеза.

В межмышечном сплетении у новорожденных поросят мы наблюдали небольшое количество клеток с морфологическими признаками 1-го типа и лишь единичные клетки с признаками 2-го типа. Следовательно, к моменту рождения клетки 1-го типа межмышечного сплетения развивались несколько быстрее клеток 2-го типа. В подслизистом сплетении новорожденных поросят заметных различий в уровне развития разнотипных нейронов обнаружить не удалось. А в первый месяц постнатального онтогенеза свиней более быстрыми темпами развиваются нейроны 2-го типа.

К настоящему времени накопилось много морфологических (Н. Г. Колосов, 1954-1968; А. А. Милохин, 1953-1958 и мн. др.) фактов, свидетельствующих в пользу рецепторной природы клеток 2-го типа. С этой точки зрения быстрое развитие нейронов 2-го типа после рождения можно понять как следствие раздражения их поступающими в кишечник пищевыми массами.

Одним из важных компонентов системы блуждающего нерва считаются ганглии интрамуральных нервных сплетений – мышечно-кишечного и подслизистого, впервые описанных в середине 19-го века (Meissner G., 1857; Auerbach L., 1862). А.С. Dogiel (1899) впервые выделил в интрамуральных ганглиях кишечника наличие двух морфологических типов нейроцитов. К настоящему времени накопилось много данных, позволяющих считать нейроциты первого типа двигательными (Dogiel A.S., 1896; Lengley I.N., 1900; Лаврентьев Б.И., 1931; Кноппе А.Г., Лев И.Д., 1963; Smith D.S., 1970; Швалев В.Н., Сосунов А.А., 1982;

Kunze W.A., Furness I.B., 1999), клетки второго типа - чувствительными (Милохин А.А., 1953; 1966; 1970; Булыгин И.А., 1966; Колосов Н.Г., 1968; 1972; Колосов Н.Г., Хабарова А.Я., 1978; Стрелков А.А., Фатеев М.М., Маслюков П.М., 2002). Большинство цитируемых авторов наблюдали синаптическую связь между нервными окончаниями волокон вагуса и нейронами первого типа.

А.Д. Ноздрачев и Е.И. Чумасов (1999) выделяют интрамуральную часть нервной системы органов, обладающих собственной моторной активностью в особую, метасимпатическую нервную систему. Естественно, что к метасимпатической системе они относят нервные сплетения желудочно-кишечного тракта. Но указанные авторы также признают наличие синаптических связей между парасимпатиком, в том числе и вагусом, и метасимпатической нервной системой. Следовательно, положение о наличии тесной морфофункциональной связи между блуждающим нервом и нейронами желудочно-кишечных ганглиев остается общепризнанным, а определенную часть интрамуральных нейроцитов желудочно-кишечного тракта можно считать одним из элементов системы блуждающего нерва. Это и побудило нас наряду с изучением возрастных особенностей морфологии нервных волокон и нейроцитов экстрамуральных ганглиев блуждающего нерва собаки провести параллельное изучение постнатального морфогенеза нейроцитов мышечно-кишечного сплетения двенадцатиперстной кишки.

Морфогенез интрамуральных нейроцитов желудочно-кишечного тракта человека и животных в пренатальном онтогенезе изучали: Л.П. Тельцов (1970, 1993) (рис.11); Г.В. Шляхтин (1970); О.С. Бушукина (1987; 1988); в постнатальном С.И. Колосова (1953); Л.И. Корочкин (1965); G.Gabella (1971); Г.К. Жеребцова, Н.А. Куропаткин (1972-1987); Н.А. Жеребцов (1972-2001); В.Б. Зайцева (1969;

1970; 1971; 1972); В.В. Батраков (1983); Н.П. Перфильева (1983, 1996, 1997); В.Н. Ильдудова (1986, 1987); В.В. Батраков, и др. (1987); В.В. Малашко (1991, 1992); А.А. Липовских (1995); Т.Г. Скрипник, (2001); и др.

Работы Мейснера (1857), Ауэрбаха (1862) по морфологии интрамуральных нервных сплетений желудочно-кишечного тракта заметно усилили интерес морфологов и физиологов к названным структурам, который в настоящее время не только не ослабевает, но даже, по нашему мнению, усиливается. Свидетельством этого являются как работы выше названных, так и других авторов [10, 21].

Исследователей 19-го и 20-го столетий прежде всего интересовали вопросы: какова роль огромного количества интрамуральных нейроцитов в деятельности желудка и кишечника? В каких взаимоотношениях эти нервные образования находятся с головным и спинным мозгом?

В настоящее время известно, что нервные образования желудочно-кишечного тракта являются частью автономной нервной системой (Lengly D., 1900, 1903, 1922). Н.Г. Колосов (1953) приписывает нервным образованиям роль местных рефлекторных центров, имеющих в своём составе собственные афферентные нейроны и обладающих рядом специфических качеств. Источниками их происхождения являются нервный гребень и плакоды (Улумбеков Э.Г., Чельшев Ю.А., 1998). Михайлов Н.В. (1994) считает, что подслизистое нервное сплетение развивается из кишечной энтодермы. Это утверждение он обосновывает данными филогенеза.

В.Г. Лукашин, И.Н. Замураев, В.Н. Чихалин (2003) указывают, что в клетках 2-го типа Догеля толстой кишки кошки выявляется морфологическое разнообразие дендритов, которое лежит в основе их функционального различия. По мнению данных авторов, значительная морфологическая вариабельность местных рецепторов коррелирует

с электрофизиологическими показателями. Следовательно, местные рецепторы отличаются друг от друга скоростью адаптации возможностями иннервации стенки кишки как вблизи тела нейрона, так и в отдалении от него.

Есть и другие вопросы, нуждающиеся в дальнейшем изучении. Одним из них мы считаем возрастные особенности морфологии интрамуральных нейроцитов желудка и кишечника как структур, функционально и морфологически тесно связанных с блуждающим нервом, чего не отрицает никто из исследователей [61, 76, 94].

Уже в середине 20-го века накопилось много данных о возрастных особенностях морфологии нейроцитов желудка и кишечника в пре- и постнатальном онтогенезе [3, 4, 7, 13-16, 19, 34]. Одним из первых обобщенных исследований в указанной области явилась монография Ю.М. Жаботинского «Нормальная и патологическая морфология вегетативных ганглиев» (1953). Обстоятельные и интересные сведения о дифференцировке и старении вегетативного нейрона, полученные преимущественно с помощью гистохимических методов, сообщает Л.И. Корочкин (1965). Этот автор одним из первых указал на стимулирующее влияние функции на интенсивность морфогенеза нейроцитов. В доказательство он привел случай с искусственным вскармливанием в течение 20 суток недоношенного шестимесячного ребенка, позднее умершего. Было показано, что уровень развития кишечных ганглиев этого ребенка был значительно выше, чем в аналогичных структурах плодов того же возраста, но не имевших искусственного вскармливания. На стимулирующую роль раздражений нейроцитов с периферии указывает Н. Hyden (1952) и др.

Не остался без внимания исследователей и пренатальный морфогенез нейроцитов желудка и кишечника у домашних животных. В последние три десятилетия много и плодотворно в этом направлении работали Л.И. Тельцов



Рис. 11. Профессор Мордовского ГУ им. Н.П.Огарёва Л.П. Тельцов.

с сотрудниками [78]. Использованные ими разнообразные морфогистохимические методики исследований позволили выявить возрастные и даже породные особенности развития нейроцитов желудочно-кишечного тракта домашних животных, в частности, крупного рогатого скота. На основании проведенных исследований Л.П. Тельцов (1970) предложил периодизацию морфогенеза нейроцитов.

Вопросами развития ганглиев автономной нервной системы занимался Д.М. Голуб (1970). А.П. Амвросьев (1970) выявил закономерности развития нервного аппарата кишечника в эмбриогенезе млекопитающих и человека.

Большое количество исследований посвящено изучению постнатального морфогенеза нейроцитов человека и животных. С.И. Щелкунов (1977) утверждает, что клетки дифференцируются в течение всего онтогенеза. По наблюдениям А.И. Симкина (1965) и В.Г. Дёмина (1971) данное положение полностью приложимо к нервным клеткам мышечно-кишечного сплетения.

Б. Исраилов, В.Н. Майоров, Н.Л. Соловьев (1978) изучали морфологические изменения нейронов тощей кишки в стареющем организме человека и собаки. Они констатировали, что количество отростков нейроцитов у человека к старости уменьшается, а у собак существенно не изменяется. У человека в зрелом возрасте преобладают нейроны 1-го типа (3:1), а в старости, наоборот, преобладают клетки 2-го типа (2:1). У собаки количественное соотношение разнотипных нейронов выглядит, по данным

авторов, стабильно.

Систематические исследования постнатального морфогенеза нейроцитов, в том числе в ганглиях желудочно-кишечного тракта домашних животных проводятся на протяжении последних сорока лет морфологами Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии (Н.А. Жеребцов и сотр., 1967...2003). Одной из существенных особенностей работ этого коллектива является использование морфометрии при оценке результатов исследований. В частности, измерялись размеры ядра и перикариона нейроцитов, определялся объем того и другого, величина ядерно-цитоплазменных отношений. Некоторые исследователи (Певзнер Л.З., 1965; Клишов А.А., 1966; и др.) считают последний показатель важным критерием в оценке уровня морфологической зрелости нейроцитов, в онтогенезе которых развитие ядра опережает формирование цитоплазматических структур. Учитывалось также развитие дендритного аппарата, нейроглиальный индекс (в спинальных ганглиях) и др. Основной методикой в исследованиях данных авторов явилась импрегнация нервных структур нитратом серебра по Бильшовскому - Грос и модификации этой методики (Ромейс Б., 1953).

В итоге многолетних исследований были получены интересные результаты и сделаны некоторые обобщения (Жеребцов Н.А., Жеребцова Г.К., Батраков В.В. и др., 1987; Жеребцов Н.А., 2000; 2003). В частности, было отмечено, во-первых, что морфологические преобразования нейроцитов продолжаются на протяжении всего постнатального онтогенеза, но с различной интенсивностью и направленностью. В раннем постнатальном онтогенезе морфогенез нейроцитов вегетативных ганглиев отличается высокой интенсивностью и прогрессивной (ассимилятивной) направленностью, особенно в первые месяцы постнатальной жизни животных. С наступлением соматической зре-

лости наступает период относительной стабильности изученных нервных структур, а в стареющем организме (у крупного рогатого скота – после десятилетнего возраста) – период деструктивных изменений. Последний проявляется в уменьшении количества дендритов, огрубении нейрофибриллярного аппарата нейроцитов и гибели части последних.

Во-вторых, выявлена асинхронность морфогенеза в различных отделах нервной системы одного животного, в разных ганглиях одного отдела (например, в мышечно-кишечном, поверхностном и глубоком подслизистых сплетениях кишечника) и различных нейроцитов в одном ганглии (например, клетки 1-го и 2-го типов Догеля). Так, у свиньи раньше других достигают зрелого состояния мотонейроны спинного мозга, позднее (последовательно) нейроциты спинальных ганглиев, около- и предпозвоночных симпатических, клетки 1-го типа в мышечно-кишечном и клетки 2-го типа – в поверхностном подслизистом интрамуральных сплетениях. Позже других созревают нейроциты глубокого подслизистого сплетения. При этом отмечено, что некоторая часть нейроцитов экстрамуральных, и, в большей мере, – интрамуральных ганглиев, особенно глубокого подслизистого сплетения, остается в малодифференцированном состоянии практически в течение всей жизни животного.

Н.А. Жеребцов (1987), отмечая факт отсутствия незрелых нейроцитов в спинном мозге молодых свиней (Журавлева Л.Д., 1976, 1979), у кроликов (Фасухутдинова А.Н., 1999; 2000; 2003) и в ганглиозном слое мозжечка двухмесячных щенят (Лукьянчиков О.Н., 1976), полагает, что наличие в ганглиях желудочно-кишечного тракта этих же животных клеток с малой степенью дифференцировки может быть следствием расширения периферического поля иннервации, проявляющиеся с возрастом.

Мнения исследователей по вопросу об опережающих сроках морфогенеза нейронов 1-го или 2-го типа в ганглиях мышечно-кишечного и поверхностного подслизистого сплетения расходятся. Л.И. Корочкин (1965) пришел к выводу, что нейроны 1-го типа дифференцируются раньше клеток 2-го типа. Л.Я. Лихачев (1962) утверждает об обратном. Г.К. Жеребцова (1973) придерживается того же мнения относительно морфогенеза клеток 2-го типа в поверхностном подслизистом сплетении тонкого кишечника свиньи.

В-третьих, исследователи наблюдают неодинаковые сроки морфогенеза нейроцитов гомологичных ганглиев у животных разных видов. Высказывается предположение, что одной из причин этого являются видовые особенности продолжительности пре- и постнатального периодов онтогенеза у человека и животных.

В четвертых, Н.А. Жеребцов (1987) сделал вывод о наличии прямой соотносительной связи в уровнях морфологической зрелости нервных и иннервируемых ими структур. Подтверждением этого вывода автор считает, в частности, приведенные выше сведения о более высокой степени морфологической зрелости нейроцитов, иннервирующих соматические структуры по сравнению с клетками, регулирующими деятельность органов произвольной функции. В.В. Батраков (1983) обнаружил интересный в том же плане факт значительного отставания морфогенеза нейроцитов слепых кишок у кур по сравнению с другими участками кишечника. Известно, что слепые кишки у кур начинают активно функционировать лишь в двухмесячном возрасте.

Средовыми факторами, стимулирующими морфогенез нейроцитов, являются функциональный и пищевой. Об этом свидетельствуют, в частности, приведенные выше данные исследований Л.И. Корочкина (1965) с искусствен-

ным вскармливанием шестимесячного человеческого плода и данные Н.Нуден (1952) о раздражении нейроцитов с периферии как необходимом условии их нормального морфогенеза. О влиянии алиментарного фактора на морфогенез нейроцитов, в том числе постнатальный, свидетельствуют многие исследователи. Показательны в этом отношении опыты В.В. Малашко (1982, 1991, 1992) с использованием ростостимуляторов, которые оказывали заметное ускоряющее влияние на морфогенез интрамуральных нейроцитов. В нашей лаборатории А.А. Степочкин (1986) изучал влияние раннего отъема поросят на морфогенез нервного аппарата тонкого кишечника и выявил отчетливое стимулирующее влияние этого зоотехнического приема на развитие нейроцитов. В.В. Батраков (1983) изучал развитие нервного аппарата кишечника у домашних кур в условиях напольного и клеточного содержания. Сравнительный анализ показал, что клеточное содержание заметно ускоряет не только морфогенез исследованных нейроцитов, но и наступление их деструктивных изменений.

2.2. Возрастные изменения морфологии блуждающего нерва домашних животных

Одним из важных объектов экспериментальных и лечебных манипуляций является блуждающий нерв *n. vagus*. Роль этого нерва в регуляции жизненно важных функций и сложность его строения обусловили появление в течение последнего столетия огромного количества исследований, в том числе и морфологических. Достаточно назвать хотя бы некоторых авторов подобных работ, чтобы убедиться в этом: А.С. Догель (1896); S.W.Ranson (1914; 1947); P.Henbeker (1930); Б.А. Долго-Сабуров (1937; 1938); В.М. Родионов (1939); А.Г. Коротков (1949); J.E. Agostoni et cet. (1957); В.П. Воробьев (1958 а; б); Н.Ф. Богдашев (1959);

Ю.Х. Миндубаев (1967); G.S.Rao (1973); I. Baetge (1989); Н.П. Салимова (1987; 1993), Ф.Г. Гирфанова (1998; 2000; 2002), М.М. Фатеев, Е.Г. Аккуратов (2004) и мн. другие.

Вместе с тем, анализ доступной литературы свидетельствует о недостаточной изученности некоторых важных проблем нейробиологии. Одной из таковых мы считаем постнатальный морфогенез нейроцитов и нервных волокон у человека и животных. Не является исключением в указанном отношении и такой важный и интересный объект как система блуждающего нерва. Этот нерв можно считать одним из важнейших компонентов периферического отдела нервной системы.

Сложность и оригинальность строения блуждающего нерва, обширность зон его влияния, роль в регуляции функций многих жизненно важных органов с давних пор и до настоящего времени привлекают к нему внимание исследователей. Поэтому Б.А. Долго-Сабуров (1937) вполне обосновано употребил название «Система блуждающего нерва».

Топографию, зоны ветвления блуждающего нерва человека, домашних и некоторых диких животных, его взаимосвязи с другими нервами изучали: А.А. Смирнов (1890); К.Г. Боль (1912); Б.А. Долго-Сабуров (1934; 1935; 1937; 1938); П.Я. Герке (1939 а; б); В.М. Годинов (1939); А.Г. Коротков (1949-1957); М.А. Соколова (1950); Л.П. Ковшикова (1952); И.П. Осипов (1956); Ю.Х. Миндубаев (1960); В.Ф. Мусяенко (1967); П.В. Василенко (1970); Р.Х. Шакиров (1971); Н.А. Жеребцов, Г.К. Жеребцова (1976); Л.Э. Лангербахер (1977); Н.П. Перфильева (1976); У. Voetge (1989); и др.

Немалое количество исследований посвящено изучению миелоархитектоники стволов и основных ветвей блуждающего нерва [2, 15, 44, 82, 83]. Еще в конце 19-го века исследователи отмечали наличие различий перифериче-

ских нервных волокон различного калибра (Догель А.С., 1896; Langey D., 1903; Kiss F., Michalik R., 1929; и др.). Позднее делались попытки классифицировать нервные волокна по их диаметру на группы А, В, С и Д – от самых толстых до самых тонких (Tiegs O.W., 1953; Воробьев В.П., 1958; Tomasch J., 1959 и др.). В.П. Воробьев разработал оригинальную методику тонкой препаровки нервов и нервных волокон, с окраской последних железным гематоксилином по Вейгерту. Эта методика позволила учитывать не только диаметр нервных волокон, как это делается на поперечных срезах нервов, но и такие показатели как длина межузловых сегментов, расстояние между насечками Шмидта-Лантерманна, ядрами леммоцитов безмиелиновых волокон, форму этих ядер. На основе данной методики В.П. Воробьев предложил идею «паспортизации» нервов по морфологическому составу их нервных волокон. Эта идея была воспринята и широко использована в исследованиях морфологами казанской ветеринарной школы (Миндубаев Ю.Х., 1957; 1961; 1964; Жеребцов Н.А., 1959; 1967; Михайлов Н.В., 1960; 1963; 1972; 1985; Сагеева С.А., 1963; и др.).

На основании многочисленных исследований различных нервов домашних млекопитающих и птиц названные авторы предложили классификацию нервных волокон, основанную на учете их диаметра, наличии и длине межузловых сегментов, формы ядер леммоцитов и расстояния между ними, содержания различных видов волокон в конкретных нервах (мышечных, внутренностных, кожных, сосудистых, сухожильных и т.д.).

Согласно предложенной классификации нервные волокна нервов млекопитающих и птиц подразделяются на шесть или пять видов: три вида миелиновых и два-три вида безмиелиновых. Миелиновые подразделяются на толстые ($D > 15$ мкм), средние ($D = 8-15$ мкм) и тонкие ($D = 3-$

7 мкм). Толстые преобладают в вентральных корешках спинномозговых нервов и относятся авторами к двигательным для скелетных мышц. Эти волокна проводят импульсы с максимальной скоростью (Tiegs O.W., 1953; И. Тасаки, 1957; и др.). Средние миелиновые волокна количественно преобладают в дорсальных корешках спинномозговых нервов и являются чувствительными соматическими. В небольшом количестве они содержатся и в нервах внутренних органов. Тонкие миелиновые волокна присутствуют в дорсальных корешках, внутренностных и других нервах; считаются чувствительными для внутренностей, костей и соединительнотканых образований.

Безмиелиновыми авторы считают волокна, у которых в световом микроскопе не выявляются перехваты Ранвье и насечки Шмидта-Лантерманна. Такие волокна преобладают в сосудистых и внутренностных нервах, считаются двигательными для гладкой мускулатуры и желез. Самые тонкие из них, имеющие веретенообразную форму леммоцитов, Н.В. Михайлов (1972; 1985) считает трофическими [51-52].

Наряду с методами поперечных срезов и разволокнения нервов в исследованиях по миелоархитектонике нервов, в том числе и вагуса, широко используются гистохимические, люминесцентные, электронномикроскопические и другие методы.

В результате проведенных исследований миелоархитектоники блуждающего нерва (Долго-Сабуров Б.А., 1941; Shizume K., 1952; Миндубаев Ю.Х., 1957; Воробьев В.П., 1958; Sherebzov M.A., 1965; Гирфанова Ф.Г., 1998; 2002) и его основных ветвей (Благодатских Г.А., 1963; 1972; 1982; Шакиров Р.Х., 1967; 1972; 1983; Ужегов Ф.В., 1971; Boekelaar A.B., 1973; Erzsebet F., Vajda J., 1983; Gwin D.Y., Ritchie T.C., Coulter J. D., 1985; Paganì F.D., Norman W.P., Jillis T.C., 1988; Симанова Н.Г., 1992; Михайлов Н.В.,

1994) в стволах и в основных ветвях вагуса взрослых животных обнаружены все перечисленные выше виды нервных волокон, но в разном количестве. Так, в стволах вагуса взрослой собаки на уровне 4-го шейного позвонка Н.А. Жеребцов (1965) нашел около 20% миелиновых волокон различного калибра: в основном тонких и средних, единичные толстые; до 60% безмиелиновых волокон диаметром 1,5-2,5 мкм и до 20% тонких ($D < 1,5$ мкм) безмиелиновых волокон с веретенообразной формой ядер леммоцитов. Подобное количественное соотношение видов нервных волокон отмечается в описании ветвей вагуса, идущих к сердцу и к легким. В возвратном нерве преобладают тонкие и средние миелиновые волокна. Пищеводные дорсальный и вентральный стволы блуждающего нерва состоят, по данным автора, почти исключительно из безмиелиновых волокон с сигарообразной и веретенообразной формой ядер леммоцитов. Встречаются также в малом количестве тонкие миелиновые волокна диаметром 4-5 мкм.

С приведенными данными Н.А. Жеребцова резко расходится мнение Б.М. Соколова (1943), который считает блуждающий и диафрагмальные нервы морфологически и функционально сходными, совместно образующими висцеральный парасимпатикус. Из цитируемой работы Н.А. Жеребцова следует, что диафрагмальные нервы собаки состоят почти исключительно (95%) из толстых миелиновых волокон.

Миелоархитектонику блуждающего нерва в шейном отделе у взрослых кошек изучали I.J. Foley, F.S. du Bois (1937), у кроликов - D.H. Evans, I.J. Murrau (1954); у голубого песца - Н.П. Перфильева (1976), у крупного рогатого скота - Н.П. Салимова (1987, 1988, 1993), у свиньи - Н.Г. Симанова (1992), у некоторых зайцеобразных и грызунов – Ф.Г. Гирфанова (1998; 2002) и др. Работы Н.П. Перфильевой и Н.Г. Симановой представляют для нас особый инте-

рес, потому что они выполнены с использованием методик поперечных срезов и разволокнения нервов. Н.П. Перфильева обнаружила в краниальной трети вагуса 4,1 тыс. слева и 3 тыс. справа преимущественно миелиновых волокон, а также три группы безмиелиновых. В пищеводных стволах вагуса по ее данным количество нервных волокон уменьшается до 0,70-0,75 тыс. в дорсальном и 0,56 тыс. – в вентральном, с количественным преобладанием безмиелиновых волокон. В общих чертах приведенные данные Н.П. Перфильевой сходны с таковыми Н.А. Жеребцова, так же как и результаты Н.Г.Симановой (рис.12).

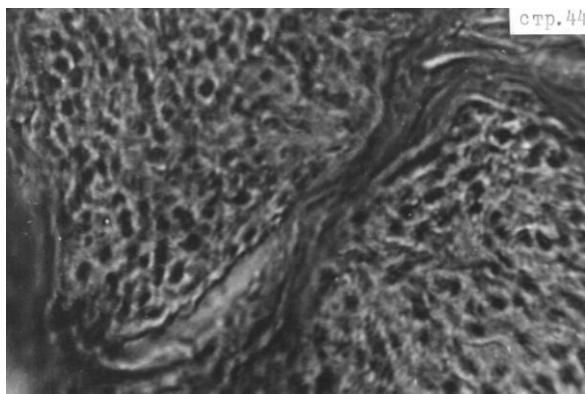


Рис.12. Поперечное сечение шейного отдела блуждающего нерва новорожденного поросёнка. Окраска по Ван Гизону

Ф.Г. Гирфанова теми же методами изучала миелоархитектонику вагуса норки американской, нутрии и кролика. Ее данные относительно видового состава нервных волокон блуждающего нерва значительно отличаются от данных выше названных авторов. Так, в средней трети шейного отдела блуждающего нерва она обнаружила слева 74% миелиновых и 26% безмиелиновых волокон, справа, соответственно, – 78 и 22%.

Однако, следует учесть, что при определении вида миелиновых волокон автор использовала иные количественные показатели. Например, к толстым она относит волокна диаметром 8-11 мкм (Жеребцов Н.А. - > 15 мкм), к средним – 5-7 мкм (Жеребцов Н.А. – 8-15 мкм) и т.д. Поэтому количественные характеристики миелоархитектоники блуждающего нерва у разных авторов могут не совпадать. Однако данные большинства авторов (Эрез Б.М., Мирзоев Х.Х., 1955; Новикова А.И., 1957; Приказчикова З.И., 1970; Никулин В.М., 1971; 1985; Стожарова Т.Д., 1972, Арчаков Н.В., 1973; Андреев А.Н., 1974; Аскеров Р.А., 1976; Круглова В.В., 1976) свидетельствуют о наличии в составе блуждающего нерва человека и животных всего спектра нервных волокон; об уменьшении в каудальном направлении как общего количества волокон, так и относительного содержания миелиновых.

Приведенная справка в целом свидетельствует о значительном количестве данных по миелоархитектонике блуждающего нерва человека и животных зрелого возраста. Однако остаются недостаточными сведения о возрастных изменениях морфологии нервных волокон в нервах человека и животных вообще и в блуждающем нерве домашних млекопитающих в частности. Вместе с тем уже имеющиеся по данному вопросу сведения (Жеребцов Н.А., 1967; Бобин В.В., Синельников Я.Р., Страхова Е.П., 1970; Никулин В.М., 1971 а; Бобин В.В., 1989; Аккуратов Е.Г., 1990; Гусейнов Б.М., 2000; Калмин В.Н., 2000; Морозов В.И., Чучков В.М., Паксютов О.А., 2002; Стовичек Г.В., 2004) показывают, что миелинизация нервных волокон, происходит в течение длительного времени после рождения. При этом её сроки в различных нервах у разных видов животных сильно варьируют. С возрастом изменяется также количество нервных волокон в нервах, их пучковое строение и т.д. Эти данные представляют, на наш взгляд,

не только теоретический, но и прикладной интерес для экспериментальной биологии и медицины.

С учетом этого принципа в лаборатории нашей кафедры в течение последних четырех десятилетий проводятся систематические исследования возрастных особенностей морфологии нервной системы животных, в том числе и системы блуждающего нерва (Салимова Н.П., 1987; 1988; Симанова Н.Г., 1992; Жеребцов Н.А., Скрипник Т.Г., 2001).

Н.П. Салимова (1987) в стволах блуждающего нерва дистальнее сетевидного сплетения (дистального ганглия) у новорожденных телят обнаружила 393 тыс. нервных волокон слева и 294 тыс. справа, в том числе безмиелиновых до 10%, тонких миелиновых – 55%, средних – 27-37% и толстых – 9-18%. У месячных животных несколько увеличилось относительное количество безмиелиновых, а общее количество волокон увеличивалось до 474 тыс. слева и 437 тыс. справа, то есть возросло соответственно на 20 и 48% по сравнению с новорожденными. У двухмесячных телят количество безмиелиновых волокон уменьшилось, по ее данным, до 1-3%, а толстых соответственно возросло до 13-23%, общее количество нервных волокон увеличилось до 679 тыс. слева и 509 тыс. справа, или на 43 и 16% по сравнению с месячными животными.

В основных ветвях вагуса автором отмечены аналогичные изменения как общего количества нервных волокон, так и их миелинизации. В возвратном нерве преобладают, по ее данным, толстые миелиновые волокна. Однако необходимо учесть, что диаметр миелиновых волокон в исследованных автором нервах даже у двухмесячных телят не превышал 8-9 мкм, и лишь в возвратном нерве она встречала единичные волокна диаметром до 15 мкм. Если придерживаться классификации нервных волокон по Н.В. Михайлову (1960; 1963; 1972; 1985) и Н.А. Жеребцову

(1959; 1963), то можно видеть, что у телят даже двухмесячного возраста толстых миелиновых волокон автор не обнаружила вовсе, а волокна среднего калибра встречались в небольшом количестве. В целом Н.П. Салимова показывает, что у телят в два первые месяца постнатального онтогенеза в блуждающем нерве и его ветвях происходит увеличение количества соединительной ткани, нервных волокон и их миелинизация.

Аналогичные исследования провела Н.Г. Симанова (1992, в) у свиньи домашней. Она также выявила значительное увеличение общего количества нервных волокон блуждающего нерва на всех исследованных уровнях (средняя треть шеи, основание сердца, диафрагма) слева и справа. Наибольший прирост количества нервных волокон автор обнаружила в первые четыре месяца постнатальной жизни поросят и особенно – в третий и четвертый месяцы (на 58%). Значительно меньший прирост количества нервных волокон в шейном отделе наблюдался в последующие четыре месяца. Всего за 8 месяцев постнатального периода количество нервных волокон увеличилось, по данным автора, с 15 тыс. до 48 тыс. слева (в 3,2 раза) и с 14 тыс. до 46 тыс. справа. Интересно отметить, что в шейном отделе вагуса свиньи различие в количестве нервных волокон слева и справа у животных всех исследуемых возрастных групп незначительно, хотя и достоверно.

В каудальной части брюшного отдела общий прирост количества нервных волокон еще более значителен (в 4,5 раза), чем в шейном отделе.

Параллельно нарастанию общего количества нервных волокон в стволах вагуса автор констатирует и увеличение количества миелиновых нервных волокон. У новорожденных поросят в шейном отделе автор нашла лишь 1% средних миелиновых волокон и не обнаружила толстых, а у 8-месячных животных количество средних мие-

линовых волокон возросло до 5% и появились единичные толстые волокна (1%). Эти данные близки к таковым Н.А. Жеребцова (1965) относительно собаки.

Таким образом, автор показала, что у свиньи домашней в раннем постнатальном онтогенезе в исследованных нервах происходит увеличение общего количества и миелинизация нервных волокон. Аналогичный вывод сделан Н.А. Жеребцовым (1967) относительно нервов половых органов (тазового и подчревного) самок домашних животных.

Сходные результаты получили Г.В. Стовичек и Е.Г. Аккуратов (1997); Г.В. Стовичек (2004) относительно адвентициальных нервных сплетений артерий внутренних органов человека. Авторы нашли, что количество нервных волокон в названных сплетениях в молодом возрасте (до 25 лет) увеличивается, а в пожилом и старческом (50 и более лет) уменьшается.

Приведенные данные показывают, что проявления постнатального морфогенеза нервных волокон в нервах являются общими как для человека, так и для домашних животных, но имеют значительные особенности в сроках проявления и выраженности [9, 11, 12, 50]. Данное обстоятельство подтверждает необходимость дальнейших исследований в указанном направлении, в том числе и настоящей работы.

Одним из важных элементов системы блуждающего нерва человека и животных являются его экстраорганные ганглии – проксимальный и дистальный. Известно, что их нейроны морфологически, генетически и функционально сходны с нейронами спинальных ганглиев. Они происходят из нервного гребня и плакод (Улумбеков Э.Г., Чельшев Ю.А., 1998), считаются чувствительными для большинства органов и тканей млекопитающих (Castro F., 1932; Marschall D. et al., 1991; Ромар А., Парсонс Т., 2002). Как и

нейроциты других отделов нервной системы, эти клетки являются «долгожителями», что и вызывает повышенный интерес нейробиологов к ним.

К настоящему времени накоплен большой материал о реактивных структурно-функциональных изменениях нейронов, в том числе и спинальных ганглиев. Это работы таких исследователей как: Н. Hyden (1943, 1952); J. Clos, J. Legrand (1969); Н.Е. Ярыгин, В.Н. Ярыгин, (1973); Т.В. Сковпень (1985); Т.А. Румянцева (2004) и др.

В.М. Майоров (1978), занимавшийся изучением реактивных изменений морфологии нейрона, утверждает, что в основе реакции нейрона лежат обратимые изменения белков. Нейрон, по мнению автора, является в высшей степени динамичной структурой, что сказывается на выполняемой им функции.

По данным Ю.А. Чельшева, И.С. Рагинова, Д.С. Гусева, Р.Ф. Мастугова (2004) перерезка периферических отростков чувствительных нейронов приводит к пластическим сдвигам в клетках и их гибели. При этом ключевое звено в регуляции процессов гибели и выживания играют белки семейства Bcl-2.

Е.Н. Космарская (1978) указывает на изменение пренатального морфогенезе нейроцитов под воздействием факторов внешней среды.

О влиянии физических нагрузок как причин экзогенной природы писали Е.П. Мельман, Б.М. Мыцкан (1980); Е.П. Эрастов, М.Ю. Самарин, О.В. Бирюкова, и др. (2001).

Среди наиболее важных экзогенных факторов реактивных перестоек нейрона и нервных волокон Н.А. Жеребцов (2003) называет алиментарный и функциональный. Раздражения с периферии и нормальное питание стимулируют морфогенез нервных структур.

Другую категорию морфологических преобразований нейроцитов представляют возрастные изменения в пре- и

постнатальном периодах онтогенеза.

Предметом нашего исследования являются постнатальные изменения морфологии нейроцитов. Поэтому мы анализируем исследования, посвященные изучению морфогенеза нейроцитов, именно в этом периоде.

Для понимания возрастных морфогенетических преобразований нейроцитов как отдельного структурного элемента нервной системы большой интерес представляют соответствующие данные по различным объектам как центрального, так и периферического отделов нервной системы человека и животных. В частности, большой интерес представляют сведения о постнатальном морфогенезе головного и спинного мозга (Eaуrs I.T., Joodhead B., 1959; Боголепова И.Н., 2000 а, б; Илюшина И.А., 2000; Козлов В.И., Цехмистренко Т.А., Волгиров А.С., 2002; Тошматов А.К., Косимходжаев И., Каримов А.М., 2002.).

Дж. Шаде и Д. Форд (1976) сообщают, что в период от рождения до взрослого состояния плотность нейронов коры большого мозга в третьем слое средней лобной извилины человека уменьшается в восемь раз. Объем тела клеток в то же время увеличивается в 4 раза; число точек ветвления дендритов – в 13 раз, общая длина дендритов – в 30 раз. Авторы нашли, что нервные структуры спинного мозга и стволовой части головного созревают быстрее, чем надстволовые. С указанными сведениями вышеназванных авторов согласуются результаты исследований Л.Д. Журавлевой (1976; 1979), проведенных на спинном мозге свиньи домашней, О.Н. Лукъянчикова (1976) – на мозжечке собаки, А.Н. Фасахутдиновой (1999; 2000; 2003) – на спинном мозге кролика.

Большой интерес в сравнительном плане представляют сведения по возрастной морфологии нейроцитов около- и предпозвоночных симпатических ганглиев человека и животных. Одной из первых в этом направлении мы

считаем работу Е.И. Беляева (1939) по изучению возрастных изменений нейроцитов околоматочных ганглиев человека в постнатальном онтогенезе. Автор констатирует, что в молодом возрасте наблюдается увеличение размеров нейроцитов, развитие их дендритного аппарата, а в старости - появление деструктивных изменений.

Аналогичные результаты получил при исследовании того же объекта у самок домашних животных Н.А. Жеребцов (1967). При анализе результатов исследований он одним из первых использовал элементы морфометрии, что обеспечило более объективную их оценку. В этой и более поздних работах (1973, 1979, 1987 и др.) автор определял такие показатели нейроцитов как объем перикариона и ядра, величину ядерно-цитоплазменного отношения и др.

Первые сведения о возрастных изменениях нейроцитов спинальных ганглиев мы нашли в работах И.С. Новицкого (1940) и И.И. Гутнера (1949). Авторы наблюдали увеличение с возрастом размеров нейроцитов изучаемых ганглиев. Однако цифровых характеристик размеров нейроцитов они не приводят. Н.П. Шахворостова (1949), В.И. Пилипенко (1958) и другие авторы показали, что мелкие нейроны спинальных ганглиев иннервируют внутренности, а крупные – сомю. В настоящее время это положение стало общепризнанным (Ромар А., Парсонс Т., 2002). О.С. Сотников, А.И. Панченко, В.П. Праздникова (1984) с помощью математического моделирования реактивных изменения нейрона выявили, что тело клетки, расположенное на пути нервного импульса (биполярные нейроны рыб), замедляет его, а отодвинутое в сторону (псевдоуниполярные нейроны млекопитающих) – ускоряет.

К настоящему времени накоплено много новых сведений по морфогенезу нейроцитов спинальных ганглиев человека и животных (Александровская О.В., Минеева Т.И., Арбузов В.Л., и др., 1987; Polozier V., et al., 1987;

Lengossek V., 1987; Александровская О.В., Зайцева Е.Д., 1988; Forte R.A., et al., 1991; Шакирова Г.Р., Кузнецова К.И., Закиева Г.Р., 2002; и др.). Исследования названных авторов, выполненные различными методами и на разных уровнях, показывают, в частности, неодинаковый уровень морфологической зрелости нейроцитов спинальных ганглиев у новорожденных животных разных видов, особенности динамики и сроков их созревания. Р.Р. Шефикова (1988) отмечает, что малодифференцированные нейроциты в спинальных ганглиях сайгаков сохраняются в течение всей жизни, но с возрастом их количество убывает. Ж.Д. Джангабаев (1987) выявил периоды ускоренного и замедленного морфогенеза нейронов спинальных ганглиев в постнатальном периоде у крупного рогатого скота. Т.А. Румянцева (2004) отмечает, что возрастные изменения ганглиев разной природы у белых крыс проявляются дифференцировкой нервных клеток, которая сопровождается усложнением их строения, функции, химической перестройкой и изменениями иммунореактивности.

А.Д.Наздрачев, Е.Г.Аккуратов, М.М. Фатеев (2003) выявили субпопуляции афферентных нейронов в составе чувствительных узлов крыс – каудальном узле блуждающего нерва и узле тройничного нерва. Позже М.М. Фатеев, Е.Г. Аккуратов (2004) отмечают, что сомато- и висцеросенсорные нейроциты в составе каудального узла блуждающего нерва крысы характеризуются избирательностью формы и метрических параметров. При этом наблюдается зависимость величины нейрона от удаленности мишени иннервации.

А.И. Емануйлов, Е.А. Маслюкова (2004) указывают, что к моменту рождения котят шейный отдел пищевода и трахеи получают чувствительную иннервацию от нейроцитов ганглиев блуждающего нерва и спинномозговых узлов. При этом зоны локализации нейроцитов указанных ганг-

лиев не одинаковы. В узлах вагуса нервные клетки располагаются в основном в каудальной части ганглия, а в спинномозговых узлах – диффузно. Роль этих афферентных звеньев изменяется в постнатальном онтогенезе, что проявляется в снижении числа спинномозговых афферентов и возрастании количества афферентных нейроцитов в каудальном узле блуждающего нерва.

В нашей лаборатории возрастные особенности морфологии нейроцитов экстраорганных ганглиев вагуса изучали Н.П. Салимова (1988) – у крупного рогатого скота и Н.Г. Симанова (1992, б; 2000) – у свиньи. Оба автора свидетельствуют о полном морфологическом сходстве нейроцитов проксимального и дистального ганглиев блуждающего нерва с таковыми спинальных ганглиев. По данным Н.П. Салимовой морфогенез нейроцитов в дистальном ганглия протекает медленнее, чем в проксимальном. Н.Г.Симанова исследовала нейроны лишь дистального ганглия. По ее данным, в ганглиях новорожденной свиньи содержатся нервные клетки различной степени зрелости (в % к общему количеству): нейробластов – 38%, нейронов в стадии роста и созревания – 58%, зрелых – 4%. У восьмимесячных животных соответственно – 1-2, 47, 52%. По размерам у новорожденных: мелких – 58%, средних – 37%, крупных – 5%. У восьмимесячных животных соответственно 20, 37, 43%. Различия между правым и левым узлами незначительны. В первые два месяца после рождения отмечено быстрое нарастание объема перикариона, в меньшей степени - ядра и уменьшение величины ядерно-нейроплазменного отношения. В последующие четыре месяца объем нейроплазмы продолжает увеличиваться, но медленнее, чем в первые месяцы, объем ядра и величина ядерно-нейроплазменного отношения уменьшаются. В период с 6 до 8 месяцев названные показатели стабилизируются. Автор изучала также морфогенез интрамуральных

нейроцитов желудка, который, по ее данным, протекает медленнее, чем в дистальном ганглии вагуса.

Изложенное показывает, что в раннем постнатальном периоде наблюдаются весьма значительные изменения морфологии нейроцитов экстрамуральных ганглиев блуждающего нерва, отличающихся по выраженности и срокам у разных видов животных и даже в различных узлах одного нерва.

2.3. Возрастные изменения морфологии симпатических ганглиев у животных и человека

В настоящее время изучением возрастной анатомии животных и человека занимаются многие морфологи, исследованиями которых достигнуты значительные успехи в этой области [5-8, 18, 33, 39, 43-47, 95-124]. Большое количество исследований посвящено в этом направлении морфологии нервной системы и отдельных ее элементов. Однако остается недостаточно изученной возрастная анатомия многих отделов нервной системы животных, в том числе и симпатической ее части.

Из ранних исследований, посвященных этой теме, отметим работу С.А. Стрелкова (1952) по возрастной морфологии симпатической нервной системы северного оленя. На основании исследований автор приходит к заключению, что с возрастом изменяется величина, форма и топография узлов пограничного ствола. К подобным выводам пришли Р. Ehler (1951), К. Unger (1951), А.А. Королева (1963), Н.А. Жеребцов (1966), К.И. Канатова (1966).

Представляет наибольший интерес классификация нервных клеток автономной нервной системы, предложенная А.С. Догелем (1895, 1897), поскольку она основана не только на признаках строения клеток, но и на особенностях их связей между собой и с периферией.

Догель выделял три типа нейронов. Клетки первого

типа были описаны им в ганглиях желчного пузыря, кишечника, сердца, а также в ганглиях симпатического ствола. Эти мультиполярные клетки разной величины, имеют короткие, обильно ветвящиеся дендриты, не выходящие за пределы ганглия. Их аксоны не ветвятся, одеваются мякотной оболочкой и покидают ганглий. Нейронам такого типа Догель приписывал моторную функцию, поскольку наблюдал, что аксоны таких клеток следуют к гладкой мускулатуре внутренних органов. На этом основании он назвал клетки первого типа двигательными. В дальнейшем предположение Догеля о природе клеток первого типа получило подтверждение в целом ряде экспериментально-морфологических работ (Б.И. Лаврентьев, 1939; Н.Г. Колосов, 1951; И.Ф. Иванов, 1951).

Именно такого рода клетки составляют основную массу нейронов узла. Аксоны таких клеток, имеющие тонкую миелиновую оболочку, формируют постганглианарные ветви узла, следующие на периферию.

Клетки второго типа были описаны Догелем в ганглиях мышечно-кишечного и подслизистого сплетений, а также в экстрамуральных ганглиях симпатической цепочки. Различить среди многих отростков аксон и дендриты часто не представляется возможным. Все отростки нейронов в виде длинных не ветвящихся безмякотных волокон выходят из ганглия и, пройдя некоторое расстояние в стволиках, проникают в ткани органов, где, по предположению Догеля, могут образовывать чувствительные нервные окончания, подобные окончаниям спинальных ганглиев. В настоящее время чувствительные нейроны II-го типа Догеля обнаруживают и в экстрамуральных ганглиях.

К третьему типу нейронов Догель относит клетки, сходные по форме с клетками второго типа, но дендриты которых не выходят за пределы ганглия, а образуют густые сплетения вокруг тел других нейронов. Аксоны, по мне-

нию Догеля, следуют в другой ганглий, где заканчиваются перичеселлюлярами на эфферентных нервных клетках.

В симпатических ганглиях кроликов В.Н. Ярыгин (1964) обнаружил нервные клетки с двумя ядрами, что является особенностью грызунов. Автор исследовал количество двуядерных нейронов в возрастном аспекте; различие в поведении одно- и двуядерных нейронов при перерезке их нейритов; цитохимические различия между нейронами с одним и двумя ядрами. С помощью окраски по Нисслию и гистохимических методов он нашел у новорожденных в исследуемом ганглии 17,6 % двуядерных нейронов, у взрослых 20,0 %.

Ш.И. Ибрагимов и Ф.И. Дейнего (1966) изучали КШГ 1...7 - дневных ягнят и 3...5 - летних овец. Они отмечают, что форма КШГ независимо от возраста веретенообразная, несколько сплюснутая с боков. Располагается узел на боковой стороне затылочной кости. В КШГ овец и ягнят обнаруживаются все 3 типа клеток Догеля. Форма клеток у ягнят и у взрослых овец полиморфная, превалирует округло-полигональная, величина их не зависит от возраста, диаметр равен 10...55 микронам. У ягнят нервные клетки располагаются группами, у взрослых овец равномерно и довольно густо. Нейроглия в КШГ представлена мелкими овальными, сильно импрегнированными и плотно расположенными клетками. Морфология КШГ в постфетальный период существенным изменениям не подвергается.

Н.А. Онишко (1968) (рис.13) отмечает, что КШГ у свиньи изменяет форму и величину в утробном и постнатальном периодах онтогенеза, причем изменения правого и левого узлов одинаковы [55-56]. У 40-дневных плодов узлы округлой грушевидной формы. Из краниального, более тупого края берет начало внутренний сонный нерв, а из каудального, более острого – междузловая соединительная ветвь (симпатический ствол шеи). С возрастом узлы удли-

няются, ширина и толщина их относительно длины уменьшаются. Размеры узла у 40-дневных плодов $3,5 \times 1,5 \times 0,9$ мм, при рождении - $7,0 \times 3,0 \times 1,7$ мм, в 12-месячном возрасте - $17,0 \times 5,0 \times 3,0$ мм. Наиболее интенсивное удлинение узлов наблюдается в утробном периоде между 60...80 днями развития.



Рис.13. Грудной отдел симпатической нервной системы 2-недельной свинки: 1 – средний шейный ганглий, 2 – звездчатый узел, 3 – ганглий правой подключичной петли, 4 – главная сердечная ветвь, 5 – позвоночная артерия, 6 – диафрагмальный нерв, 7 – правый грудной коллатеральный симпатический ствол, 8 – сердце, 9 – лёгкие, 10 – большой внутренностный нерв, 11 – белая соединительная ветвь, 12 – серая соединительная ветвь

В.М. Скорицкая (1974) изучала последовательность развития нейронов КШГ и симпатического ствола и связей между ними в возрастном аспекте у человека. У человеческого плода в 5 месяцев КШГ состоит из нервных клеток с размером перикариона 7×8 мкм и ядра – 5×4 мкм. Обнаруживаются отдельные клетки больших размеров (14×13 мкм, ядро 6×6 мкм) и мелкие, мало дифференцированные (5×5 мкм, ядро 4×4 мкм). Клетки безотростчатые, круглые

или слегка овальные, занимают всю площадь среза узла. Ядро темное, ядрышко не обнаруживается, более светлая цитоплазма узким полумесяцем окружает ядро. У 8 - месячного плода верхний шейный узел нежными тяжами соединительной ткани разделен на дольки. В дольках расположены нейроны, разные по величине, круглые, овальные и полигональные. Ядро темное с одним или двумя светлыми ядрышками. Крупные клетки интенсивно импрегнированы, расположены небольшими группами по 2-4, размеры их колеблются от 32×22 мкм, ядра от 10×10 мкм до 28×25 мкм. После рождения процесс роста и дифференцировки нервных элементов ганглия значительно усиливается. Размеры отдельных нейронов достигают 45×35 мкм; ядра 20×22 мкм.

Глиальные элементы многочисленны, густо расположены, окружают нейроны и отходящие от них отростки, сильно импрегнированы имеют овальную или круглую форму, в их ядрах обнаруживаются одно или два ядрышка и зерна хроматина. В первый год жизни ребенка за счет развития элементов стромы верхнего шейного симпатического узла плотность расположения нейронов уменьшается. Процесс дифференцировки нервных элементов в постнатальном периоде ребенка протекает с различной скоростью в отдельных, рядом лежащих, участках узла. Увеличивается количество дифференцированных нейронов, варьирующих по форме и расположению. Размеры клеток колеблются в пределах $37-50$ мкм. Краниальный шейный ганглий человека в возрасте 30-97 лет имеет овальную или веретенообразную форму. Размер узла колеблется от 28×13 мм до 39×5 мм. Встречаются клетки круглые, овальные, грушевидные, кометообразные, окончатые. У взрослого человека крупные нейроны размерами 40×30 мкм малочислены, преобладают клетки среднего размера (28×22 мкм) и мелкие (12×14 мкм). У людей пожилого и старче-

ского возраста в большей части нейронов наблюдаются дегенеративные изменения в разной степени: деструкция, количественное нарастание пигмента, атрофия и др.

Л.М. Коваль (1975) показал, что каждый из преганглионарных стволиков КШГ заканчивается у овец на определенном уровне ганглия и образует связи с определенными отделами. Места вступления преганглионарных стволиков, полюсы выхода постганглионарных нервов, районы ветвления сосудов и ход проводящих путей делят массу нейронов и нейропиля КШГ на несколько скоплений, ограниченных соединительно-тканными септами. Для каждого скопления характерны территориальная связь с местом выхода нерва, преобладающие формы комплексации нейронных ансамблей и однообразие строения нейропиля. В основном ганглий состоит из мультиполярных нейронов величиной 25...40 мкм, имеются мелкие (12...14 мкм) и отдельные крупные, достигающие 60 мкм, нейроны. КШГ при закладке у эмбриона овец длиной 7 мм имеет удлиненную форму (отношение длины к ширине 1 к 0,23), к моменту окончательного формирования (эмбрион длиной 11 мм) он округляется (отношение длины к ширине 1 к 0,53), затем очень медленно удлиняется и у шестимесячных ягнят приобретает веретенообразную форму (отношение длины к ширине 1 к 0,39). В раннем плодовом периоде КШГ располагается настолько близко к дистальному узлу блуждающего нерва, что нередко срастается с ним. В отдельных случаях у плодов КШГ имеет перехват и по форме напоминает гантель. У взрослых овец форма узла веретенообразная или в виде падающей капли (отношение длины к ширине 1 к 0,25). КШГ у взрослых овец длиной осью проходит параллельно яремному отростку затылочной кости. Длина его составляет 15...20 мм, ширина 4...5 мм. Он имеет связи с IX, X, XI, XII парами черепномозговых нервов и их ветвями, иннервирует гортань, глотку,

общую сонную артерию и отдает ветвь к каменистому узлу и щитовидной железе.

В первые месяцы жизни наблюдается интенсивный рост симпатических нейронов. По данным В.С. Шевелевой (1977), полученным на кроликах, средний диаметр перикариона нейронов КШГ за первый постнатальный месяц увеличивался вдвое. Обнаружено 2-кратное увеличение среднего диаметра ядер нейроцитов КШГ крысы к 30-дневному возрасту (Davies, 1979), а также значительный прирост площади цитоплазмы нейронов данного ганглия за указанный период (Messina, Bell, 1993). Значительное повышение объема тел нейроцитов КШГ в течение первого месяца после рождения отмечено в работе О.Н. Хрущовой (1987).

Таким образом, хотя часть признаков, свойственных дифференцированному состоянию, проявляется у симпатических нейронов к моменту рождения, такие существенные события нейрогенеза, как рост перикарионов и отростков, образование большей части синапсов, окончательное созревание метаболических систем, обеспечивается у животных в течение 1...2 месяцев.

Результаты исследований Gianutos и More (1978) свидетельствуют о том, что содержание катехоломинов в КШГ крыс достигает уровня, характерного для взрослых животных, к 1-месячному возрасту. Davies (1979), на основании оценки интенсивности флуоресценции цитоплазмы нейронов и активности тирозин-гидроксилазы, делает заключение, что уровень содержания норадреналина, характерный для зрелых животных, в данном ганглии достигается к концу 3-й недели жизни. Анализ динамики активности тирозин-гидроксилазы в КШГ мышей выявил, что этот показатель возрастает в 2...3 раза впервые 3 дня после рождения, стабилизируется к концу недели, а между 8-ми и 13-ми сутками в результате 8...10-кратного подъема достигает уровня взрослых значений (Hendry, Iversen, 1971).

В литературе имеются данные, что в течение первого месяца жизни численность нейронов в КШГ крыс сокращается в среднем на одну треть (L.L. Wright, 1983). В работе Beaston-Wimmer and Smolen (1991) указывается, что степень выживаемости нейроцитов в ганглии зависит от пола животного: количество клеток уменьшается у самцов и самок на 18 и 42% соответственно. По мнению авторов процесс гибели клеток ограничивается первыми двумя неделями жизни, достигая пика на 5-й постнатальный день. Вместе с тем, описан факт пролиферации нервных элементов КШГ крыс в первые трое суток после рождения, хотя доля делящихся клеток не превышала 0,5 % (Hendry, 1977).

По данным В.Н. Калюнова (1986) пластичность популяции нейроцитов КШГ выражается, в частности, в уменьшении количества нервных клеток в раннем постнатальном периоде. Естественная их элиминация - проявление общего процесса клеточной гибели, присущего всем тканям организма.

Увеличение либо уменьшение количества синапсов в раннем постнатальном периоде, вероятно, также определяется необходимостью соответствия размеров центра и обслуживаемого им поля (В.Н. Калюнов, 1986). К моменту рождения в КШГ крыс насчитывается от 10 до 50% синапсов по сравнению с периодом зрелости, а процесс их образования завершается в основном к концу 1-го месяца жизни (Smolen, Beaston-Wimmer, 1986, 1989). Параллельно наблюдается утрата части ранее возникших синаптических контактов в ганглии (Lichtman, Purves, 1980; Lieston et al., 1993). Показано, что в КШГ крысят имеет место уменьшение числа синапсов на 20 % к 10-суточному возрасту (Schaefer et al., 1979).

Н.А. Козлов (1988) отмечает, что в микроструктуре КШГ новорожденных телят намечаются морфологические признаки узла взрослого животного. Соединительно-

тканными прослойками ганглий разделен на дольки, в которых располагаются нейроны. Размеры и форма перикарионов различны, но преобладают клетки овальной формы с диаметром 22...25 мкм; в одном поле зрения при увеличении в 200 раз насчитывали 25...30 клеток. Глиальные клетки многочисленны, густо расположены между нейронами. В ганглии животных старших возрастов вследствие развития элементов стромы и нервных волокон увеличивается число крупных перикарионов размером более 35 мкм, снижается плотность расположения перикарионов – в одном поле зрения при увеличении в 200 раз насчитывали 15...18 клеток. На основе комплекса структурных и ультраструктурных признаков в ганглиях животных всех возрастов автором выявлены клетки двух крайних разновидностей. Клетки одной разновидности имеют небольшой размер перикариона, диффузную базофилию цитоплазмы и темное ядро. В связи с перечисленными признаками они были названы гиперхромными. Клетки другой разновидности имели значительно больший объем цитоплазмы, светлое, резко отделенное от нейроплазмы ядро с одним или двумя ядрышками. Для цитоплазмы этих клеток характерна мелкая базофильная зернистость, равномерно рассредоточенная или более сосредоточенная на периферии цитоплазмы. У животных всех возрастов в прикапсульной зоне периферических долек закономерно обнаруживали вытянутые параллельно поверхности гиперхромные клетки.

В настоящее время считается, что механизм программирования клеточной гибели включается в момент установления контакта нейрона с его мишенью; одновременно возникает критическая зависимость выживания нейронов от нейротрофических факторов, синтезируемых мишенями (Г.Н. Крыжановский, В.К. Луценко, 1995). Поскольку нейротрофические факторы производятся в огра-

ниченном количестве, выживает ровно столько нейронов, сколько необходимо для адекватной иннервации тканей (Thoenen, 1991; Raff, 1992). Во всяком случае, половой диморфизм количества нейроцитов КШГ, приобретаемый в период дифференцировки, связывается именно с большей массой органов – мишеней (Beaston-Wimmer and Smolen, 1991).

По данным Heath с соавт. (1992) образование и элиминация преганглионарных синапсов в данном узле происходит с 10–го по 28-й день постнатальной жизни: между 1-м и 2-м месяцами количество синапсов не изменяется, но продолжается их структурное созревание. К концу первого месяца жизни определяются дефинитивные уровни нейропептидов в ганглиях, причем процесс синаптогенеза сопровождается снижением содержания транснамиттеров в перикарионах и повышением их в отростках (Rao, Landis, 1993). Уменьшение концентрации пептидов в телах симпатических нейроцитов к 2-недельному возрасту, наблюдавшееся В.В. Глинкиной (1995), также может объясняться, по мнению автора, увеличением их аксонального транспорта и выделения из синаптических терминалей. В постнатальном онтогенезе отмечается интенсификация метаболизма моноаминов.

Г.А. Благодатских (1967) пишет, что шейно-грудные узлы у домашних животных располагаются на латеральной поверхности длинного шейного мускула на уровне первого межреберья. Они имеют серповидную или грушевидную форму, в большинстве случаев изогнуты по своей продольной оси дорсально, у свиней и собак их форма бывает более вариабильной. Чаще всего встречаются треугольная, четырехугольная, овальная, а у собак, кроме того, звездообразная форма узлов. Размеры узла достигают 0,7 - 1,8 см у крупного рогатого скота в возрасте 12-14 месяцев; 1,3 - 3,5 см у коров; 0,2-0,8 см у подсвинков 8-9 месяцев; 0,3-2,5

см у взрослых свиней и 0,7-1,8 см у собак. Формируются они в результате слияния каудального шейного и первых двух-трех ганглиев грудных симпатических стволов. У крупного рогатого скота в некоторых случаях в формировании шейно-грудных принимают участие средние шейные симпатические узлы.

Н.А. Онипко (1968) отмечает, что шейно-грудной узел у 40-дневных плодов свиньи представлен ганглиозной массой, краниальный край которой позади позвоночной артерии булавовидно вздут. Каудальная часть этой массы, которую можно считать каудальным шейным узлом, соединена с первыми тремя грудными узлами симпатического ствола в одно образование - шейно-грудной ганглий. Из округлого у плодов этот узел становится почти треугольным у взрослых животных. Размеры узла: у 40-дневных плодов - 2,3-1,3-0,9 мм, при рождении - 7,0-2,5-1,6 мм, в годовичном возрасте - 16,1-12,0-2,6 мм. Левый шейно-грудной узел у 40-дневных плодов представлен ганглиозным утолщением, к кранио-вентральному краю которого присоединен средний шейный узел. У 50-дневных плодов границы между узлами сглаживаются, и общий узел принимает форму, близкую к дефинитивной. Кроме среднего и каудального шейных в состав левого шейно-грудного ганглия входят 2...3 первых грудных узла. Величина левого узла: у 40 - дневных плодов - 5,1-1,6-1,0 мм, при рождении - 9,0-3,0-1,2 мм, в 12 месяцев - 29,0-11,0-2,7 мм.

А.А. Степочкин (1986) выявил существенную разницу показателей морфометрии нейроцитов чревного ганглия у поросят разных сроков отъема [74].

Эта разница отмечена с двухмесячного возраста, когда у поросят раннего отъема нейроциты чревного ганглия оказались в 1,5 раза, а их ядра в 2 раза крупнее, чем у поросят традиционного отъема. Он делит исследуемые нервные клетки на три группы: крупные, средние и мелкие,

причем из числа нейронов чревного ганглия к крупным относят клетки объемом свыше 20 тыс. мкм^3 , мелкие - до 10 тыс. мкм^3 . Установлено, что с возрастом количество мелких нейроцитов во всех исследуемых участках и у опытных, и у контрольных животных уменьшается, тогда как количество средних и крупных клеток увеличивается. Автор это объясняет различной степенью их дифференциации. Он наблюдал клетки разнообразной формы, чаще овальной, реже округлой. В нейронах чревного ганглия ядра клеток у месячных животных большей частью располагаются эксцентрично, а у шестимесячных ближе к центру.

Д.М. Шакирова (2001) в солнечном сплетении овец обнаружила крупные, средние и малые нейроны. Объемы тел нейронов соответственно составляют $13101,21 \pm 904,08 \text{ мкм}^3$, $7009,40 \pm 137,57 \text{ мкм}^3$; $3189,87 \pm 143,43 \text{ мкм}^3$. При этом большая часть нейронов относится к средним. Наименьший показатель ядро - цитоплазменного отношения составляет у крупных нейронов - 0,06. В солнечном сплетении овец при нитратной интоксикации ею установлены значительные деструктивные изменения в нейрон - глиальных системах. Отмечается большое разнообразие формы и размеров нейронов, увеличивается количество малых клеток по сравнению с контролем с 43 % до 64%. Крупные нейроны имеют более высокие показатели объема цитоплазмы и ядра по сравнению с клинически здоровыми животными и соответственно составляют $16434,16 \pm 1656,54$ и $1229,09 \pm 181,56 \text{ мкм}^3$. Показатель объема цитоплазмы средних нейронов увеличивается до $7574,18 \pm 264,15 \text{ мкм}^3$, а объем ядра практически не меняется - $520,77 \pm 94,92 \text{ мкм}^3$. У малых нейронов объем цитоплазмы уменьшается до $2763,33 \pm 121,11 \text{ мкм}^3$, а объем ядра незначительно увеличивается и составляет $376,15 \pm 37,24 \text{ мкм}^3$.

Г.Р. Закиева (2003) отмечает, что в возрасте с пяти до

семи месяцев у крупного рогатого скота наблюдается активный рост цитоплазмы и ядер, что подтверждается данными морфометрических измерений. Так, объем цитоплазмы мелких, средних и крупных клеток в 5 месяцев равен $342,86 \pm 78,09$ мкм³, $573,26 \pm 71,76$ мкм³, $935,77 \pm 320,05$ мкм³ соответственно. В 7 месяцев этот показатель изменяется до $1662,15 \pm 529$ мкм³ у мелких, $3000,20 \pm 599,74$ мкм³ у средних и $5133,39 \pm 1370,39$ мкм³ у крупных клеток нейрональной детерминации. Объем ядер с 5 до 7 месяцев, в мелких, средних, крупных клетках изменяется соответственно: от $199,62 \pm 61,04$ мкм³ до $599,99 \pm 180,12$ мкм³; от $275,36 \pm 66,80$ мкм³ до $820,37 \pm 267,30$ мкм³; от $288,03 \pm 89,74$ мкм³ до $1157,28 \pm 429,19$ мкм³.

Д.М. Шакирова (2003) на основании морфометрических исследований также показала, что нейроны чревного сплетения крыс отличаются по размеру: крупные $9329,6$ мкм³, средние $4868,5$ мкм³, мелкие $2632,9$ мкм³. Количеством преобладают средние по размеру клетки (62%). В большинстве их наблюдается высокое ядерно-цитоплазменное отношение – 0,4. Ядра имеют вид светлых пузырьков, так как гетерохроматин образует очень мелкие глыбки. Размеры ядрышек коррелируют с размерами перикариона и степенью развития базофильного вещества. Иногда встречаются спаренные нейроны, которые разграничены лишь узким межклеточным пространством друг от друга. Базофильное вещество в цитоплазме нейронов образует глыбки среднего и мелкого размера. С перикарионом нейрона контактируют 2-3 нейроглиоцита.

Из приведенных данных можно заключить, что основные морфометрические параметры вышеперечисленных ганглиев с возрастом изменяются. Вместе с тем, имеющиеся данные в доступной нам специальной литературе, посвященные морфогенезу краниального шейного, шейно-грудного и чревного ганглиев собаки слабо изуче-

ны и часто противоречивы. Это и побудило нас предпринять настоящее исследование, по изучению постнатального морфогенеза вышеуказанных ганглиев.

Среди нервных волокон симпатических стволов у человека Г.В. Стовичек (1966) наблюдал две основные категории – мякотные и безмякотные. Мякотные волокна, в свою очередь, делятся на тонкие (диаметр менее 4 мкм), средние (от 4 до 7 мкм) и толстые (диаметр свыше 7 мкм) (рис.14). Средние и толстые мякотные волокна авторами описываются как дендриты клеток межпозвоночных чувствительных узлов, т.е. как афферентные проводники в составе симпатической нервной системы.

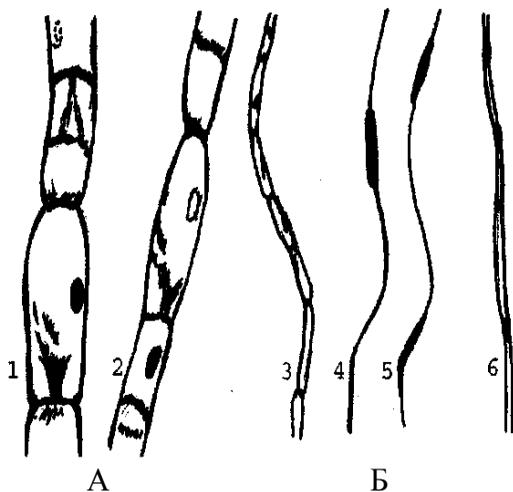


Рис. 14. Виды нервных волокон в нервах: А – миелиновые волокна: 1 – толстое; 2 – среднее; 3 – тонкое; Б – безмиелиновые волокна: 4 – с сигарообразными, 5 – с веретенообразными, 6 – с овальными ядрами нейролеммоцитов (по Михайлову Н.В., 1976)

С.Г. Акбировой (1998) показано, что основную массу (до 50 %) грудного ствола овцы составляют тонкие безмиелиновые нервные волокна с сигарообразными ядрами

нейролеммоцитов. Около 40% волокон составляют безмиелиновые нервные волокна с овальными ядрами нейролеммоцитов. В небольшом количестве (3...5%) имеются средние и тонкие миелиновые волокна и около 5% тонкие безмиелиновые волокна с округлыми ядрами нейролеммоцитов.

Г.Р. Шакирова (1998) в симпатическом стволе овец нашла в основном миелиновые волокна среднего диаметра. Безмиелиновых волокон мало, в цитоплазму нейролеммоцитов включается несколько осевых цилиндров. В большинстве ядер нейролеммоцитов преобладает гетерохроматин, а в цитоплазме нейролеммоцитов находятся единичные органеллы: полисомы, глиофиламенты, митохондрии и лизосомы. Цитоплазма нейролеммоцита снаружи покрывается базальной мембраной. В некоторых миелиновых волокнах происходит разделение миелина на два слоя, между которыми увеличивается объем цитоплазмы нейролеммоцита. В их осевых цилиндрах цитоскелет располагается свободно, изредка встречаются одиночно лежащие палочковидные митохондрии. В эндоневрии коллагеновые фибриллы окружают нервные волокна, объединяя их в пучки. Рядом с нервными волокнами коллагеновые фибриллы лежат плотно, а далее их число уменьшается. В пучках фибриллы могут менять направление своего хода. Чередование направления коллагеновых фибрилл обеспечивает более высокую прочность нервного пучка. В коллагеновых волокнах хорошо различима поперечная исчерченность.

Д.М. Шакирова (2001) в чревном нерве овец наблюдала большое количество слабомиелинизированных и тонких миелиновых волокон, а также миелиновые волокна среднего диаметра и единичные миелиновые большого диаметра.

Таким образом, несмотря на большое количество ра-

бот по миелоархитектонике симпатических нервов у различных животных и человека, возрастные изменения тонкого строения симпатического ствола и чревного нерва отчасти изучены только у человека. Миелоархитектоника симпатического грудного ствола и внутренностного нерва у некоторых видов домашних животных, в том числе у собаки, до сих пор остаются мало исследованными.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования служили домашние животные разных возрастных групп: новорожденные; двухнедельные; одно-, двух-, четырех-, шестимесечные и двухлетние, по 3-5 животных в каждой возрастной группе. Материал брался от клинически здоровых животных, родившихся и выращенных в виварии кафедры анатомии, гистологии и патанатомии Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии в период с 1967 по 2007 год. Сравнительная оценка результатов исследований по возрастным группам проводилась преимущественно на материале однопометных животных. Возраст животных определялся по протокольным записям.

При выборе групп животных мы руководствовались данными по критическим периодам онтогенеза.

Исследования проводились по следующей схеме:

1. Анатомическое исследование и препаровка изучаемых структур.

2. Взятие материала и его фиксация в 10...12 % нейтральном формалине (материал от 41 животного).

3. Изготовление анатомических и гистологических препаратов с применением различных методик:

- разволокнение нервов симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва по методу В.П. Воробьева с окраской по Вейгерту (10 препаратов от 1 животного);

- изготовление плоскостных и поперечных срезов краниального шейного, шейно-грудного и чревного ганглиев, окрашенных гематоксилин-эозином; по Ван Гизону; по Бильшовскому – Грос (20 препаратов от 1 животного) (рис.15);

- поперечных срезов нервов симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва, окрашенных по

Ван Гизону и гематоксилин-эозином (20 препаратов от 1 животного).

4. Исследования гистопрепаратов, их морфометрия и фотографирование.

5. Статистическая обработка материала с применением пакета стандартных методик персонального компьютера в редакторе Microsoft Office Excel 2003 и Statistica 6,0.

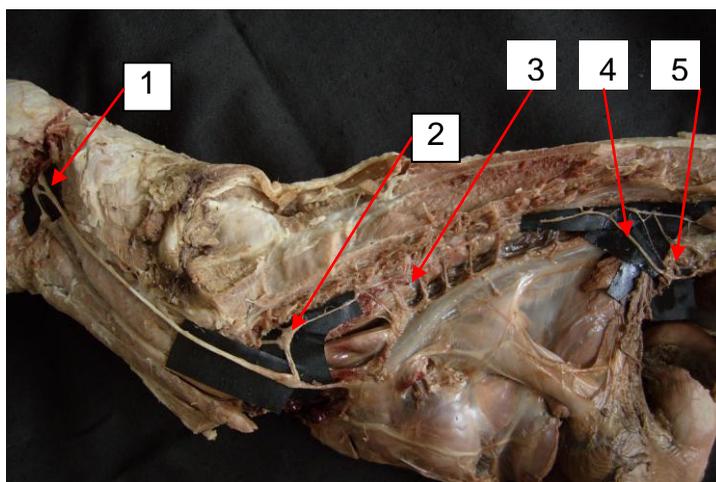


Рис.15. Места взятия материала для исследований:

1 - краниальный шейный ганглий; 2 - шейно-грудной ганглий; 3 - симпатический грудной ствол; 4 - большой внутренностный нерв; 5 - чревный ганглий.

Материал для исследований брался от клинически здоровых животных, усыпленных по стандартной методике в помещении секционного зала кафедры анатомии, гистологии и патанатомии УГСХА.

Препаровка и иссечение ганглиев и нервов проводилась под контролем бинокулярной лупы (МБС-10).

Свежий материал без промывания водой сразу фиксировался в 12 % растворе нейтрального формалина.

Отрезки нервов, предназначенные для разволокнения с окраской по Вейгерту, фиксировали 2...3 % формалином (рН = 7) в течение 2...3 суток.

Морфология нейроцитов изучалась на гистопрепаратах, окрашенных по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву, Грос-Бильшовскому по Кампосу (Г.А. Меркулов, 1969 г.) по Ван Гизону и гематоксилин-эозином.

Импрегнация солями нитрата серебра позволяет изучить не только структуру нейроцитов, но и их отростковый аппарат. Недостатком данного метода считается большое количество артефактов.

Модификация метода Бильшовского-Грос по Кампосу отличается более длительной промывкой материала в водопроводной и дистиллированной воде. В случае кратковременной промывки материала наблюдается чрезмерная импрегнация гладкомышечных и соединительнотканых элементов, что затрудняет изучение нервных структур.

Методика окраски.

1. Промывание материала в дистиллированной воде 30 мин.

2. Изготовление срезов толщиной 20...30 мкм на замораживающем микротоме.

3. Перенос срезов с помощью стеклянной палочки в 20 % раствор азотнокислого серебра на 20...30 минут, который готовится на бидистиллированной воде.

4. Срезы прополаскивали в нескольких порциях 20% раствора кислого формалина, приготовленного на водопроводной воде, до полного осветления раствора.

5. Перенос срезов в свежеприготовленный раствор аммиачного серебра (к 20 % раствору азотнокислого серебра по каплям добавляли 25 % аммиак до полного растворения выпадающего осадка). Раствор готовили маленькими порциями на часовом стекле. За ходом импрегнации наблю-

дали с помощью микроскопа. При бурном протекании импрегнации добавляли 1...2 капли аммиака сверх меры.

6. Перенос срезов в 10 % раствор гипосульфита на 10...30 мин.

7. Прополаскивали срезы в 3...5 порциях дистиллированной воды в течение от 30 минут до 2 часов.

8. Обезвоживали в спиртах восходящей крепости и заключали в жидкий полистирол.

Ганглии выявлялись как плотные скопления нервных клеток темно-коричневого цвета на общем золотистом фоне. В нервных клетках хорошо выявляется нейрофибрилярный аппарат на фоне светло-коричневой цитоплазмы, темное ядро со светлым ядрышком, резко и четко очерчены отростки и нервные окончания.

Предназначенные для разволокнения (по методу В.П. Воробьева) отрезки нервов под бинокулярной лупой МБС-2, МБС-10, с помощью препаровальных игл и глазных пинцетов освобождались от эпиневрия. Затем они разделялись на пучки диаметром 0,5...0,7 мм, при этом один конец нерва закреплялся специальным зажимом на предметном стекле и орошался дистиллированной водой с помощью глазной пипетки. Затем нерв окрашивался в смеси гематоксилина и полуторахлористого железа в соотношении 3:1, в течение 10...15 минут. После окрашивания отрезок нерва промывался в проточной воде и для хранения, на время дальнейшей работы с ним, помещался в бюкс с дистиллированной водой. Для разволокнения отдельные пучки окрашенного нерва поочередно отсекались от ствола и переносились на предметное стекло. Один конец пучка также фиксировался зажимом, а другой орошался дистиллированной водой. Последний разделялся остро заточенными препаровальными иглами на 5...10 тонких пучков, после чего каждый пучок разволокнялся до отдельных нервных волокон или тонких пучков из нескольких воло-

кон. Отметим, что работа эта «ювелирная», очень трудоемкая, но результативная и потому стоящая. По окончании разволокнения нервные волокна раскладывались на предметном стекле в виде веера или «кисточки». В этот момент на предметном стекле не должно быть много воды, так как ее избыток мешает достичь желаемого результата. После раскладки волокон вода со стекла осторожно удалялась фильтровальной бумагой. Препарат подсушивался на воздухе и заключался в полистирол. Данный метод использовался нами выборочно, как дополнительный к методу поперечных срезов.

Для работы методом поперечных срезов нервов после фиксации материал обрабатывали по общепринятым методикам (Б. Ромейс, 1953; Г.А. Меркулов, 1969; О.В. Волкова и Ю.К. Елецкий, 1982). Из него изготавливали: на санном микротоме МС-2 парафиновые срезы толщиной 5...8 мкм; на замораживающем микротоме ТОС-1 с термоэлектрическим охлаждением – срезы толщиной 20...25 мкм.

Для изучения нервно-волокнистого состава нервов на их поперечных срезах были применены гистологические окраски по Ван Гизону и гематоксилин-эозином, методики которых описаны Г.А. Меркуловым (1969).

Окраска гематоксилин-эозином позволяет рассмотреть все структуры изучаемого объекта; она является наиболее распространенной, так как проста по технике выполнения.

При окраске по Ван Гизону гистопрепараты получаются контрастными, так как структуры нервной и соединительной ткани окрашиваются по-разному. Это позволяет рассмотреть общую картину нерва и дать более точную оценку исследуемого объекта. Однако, гистопрепараты, окрашенные по данной методике, со временем могут блекнуть, что делает их менее привлекательными в исследовательской работе.

Исследования гистопрепаратов. Приготовленные на санном микротоме плоскостные срезы подвергались депарфинизации и для выявления нервных структур импрегнации азотнокислым серебром по прописи Бильшовского-Грос, Ван Гизон и гематоксилин-эозином.

На препаратах измерялись большой (D) и малый (d) диаметры клетки и ядра нейроцитов. На основании проведенных измерений вычислены объемы клеток и ядер по формуле вращающегося эллипсоида:

$$V = \frac{\pi}{6} \cdot D \cdot d^2 ,$$

и ядерно-нейроплазменное отношение:

$$K = \frac{V_{\text{я}}}{V_{\text{к}} - V_{\text{я}}} ,$$

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

Величина ядерно-нейроплазменного отношения считается одним из важных показателей уровня морфологической зрелости нервных клеток (А.А. Клишов, 1966).

При анализе плоскостных срезов симпатических ганглиев для получения объективных биометрических показателей мы измеряли на каждом препарате по 50 клеток. Учитывались следующие показатели: объемы ядра и цитоплазмы; наличие отростков, их количество и разветвленность; количественное соотношение нейроцитов различной степени зрелости, величины, типов. Степень зрелости нейроцитов симпатических ганглиев определяли по классификации Л.И. Корочкина (1965). В зависимости от объема нервных клеток мы разделили их на три группы: мелкие с $V_{\text{к}} < 16\ 000\ \text{мкм}^3$; средние - $16\ 000 < V_{\text{к}} < 30\ 000\ \text{мкм}^3$; крупные - $V_{\text{к}} > 30\ 000\ \text{мкм}^3$.

При анализе гистопрепаратов волокон симпатических нервов, учитывались следующие показатели:

- на поперечных срезах нервов – общую площадь нерва, площадь нервной и соединительной ткани (абсолютную и относительную);

- абсолютное количество нервных волокон и количество различных типов безмиелиновых и миелиновых волокон;

- диаметр волокон и их осевых цилиндров (абсолютный у 50 волокон каждого препарата и показатель среднего арифметического для каждого вида волокон).

При оценке параметров волокон была использована классификация нервных волокон, разработанная морфологами Казанского ветеринарного института (Ю.К. Миндубаев, 1957; Н.А. Жеребцов, 1959...1967; Н.В. Михайлов, 1960...1985; и другие). Эти авторы волокна диаметром менее 3 мкм относят к безмиелиновым; диаметром 3...8 мкм – к тонким миелиновым; 8...15 мкм – к средним миелиновым; более 15 мкм – к толстым миелиновым.

На препаратах разволокненных нервов волокна можно проанализировать по протяженности. Миелиновые волокна всегда отличаются по наличию перехватов Ранвье. Среди безмиелиновых волокон, по классификации Н.В. Михайлова (1976), можно выделить три вида: с веретенообразными, сигарообразными и с овальными ядрами их нейролеммоцитов.

Определение площади поперечного сечения нервов, подсчет пучков, количество нервных волокон проводили с помощью бинокулярной сетки.

Площадь одного окна определялась с помощью объект-микрометра. Количество волокон (по видам и общее) определялось по 10 наиболее типичным окнам сетки. Содержание волокон разных видов выражалось в процентах к их общему количеству. Общее количество волокон в стволе определяли по формуле:

$$B = \frac{vS}{s},$$

где v – среднее количество волокон в окне сетки;

S – площадь нервной ткани;

s – площадь окна сетки.

Вид волокон определяли по их диаметру и наличию достаточно четко выраженной миелиновой оболочки.

При анализе препаратов разволокненных нервов мы определяли: относительное содержание в нерве волокон различных видов, учитывая при этом их диаметр; наличие перехватов Ранвье и насечек Шмидта – Лантермана; длину межперехватных сегментов; диаметр безмиелиновых волокон; форму ядер их леммоцитов и расстояние между ядрами.

Все морфометрические операции были выполнены с помощью окулярных линейки и сетки под микроскопом С-11 с объективами 8× и 40×, окулярами 7× и 20×; винтовым окуляромикрометром МОВ-1-15× (ГОСТ-151-50-69), с использованием объект-микрометра. Для микрофотосъемки использовали микроскоп МБИ-6 в комплекте с фотоаппаратом «Зенит-Е». Все результаты измерений подвергались вариационно-статистической обработке (Г.Ф. Лакин, 1980).

Для расчета доверительных интервалов воспользовались теоремой Ришера. Доверительный интервал для среднего (предполагается, что выборка принадлежит нормальному – Гауссовскому $N(a, \sigma^2)$ распределению с параметрами $a = E \cdot \xi$, и $\sigma^2 = D \cdot \xi$, где E – знак математического ожидания, а D – знак дисперсии), при неизвестной дисперсии будет:

$$1 - \varepsilon = p(-c < \eta < c)$$

где $(1 - \varepsilon)$ – уровень доверия (он составит 95%, то есть $\varepsilon = 0,05$);

p ($-c < \eta < c$) – вероятность того, что случайная величина η будет находится в пределах ($-c < \eta < c$).

По теореме Фишера:

$$\eta = \sqrt{n \cdot \frac{\bar{x} - a}{S}}$$

принадлежит распределение Стьюдента с $c(n-1)$ степенями свободы. Тогда

$$1-\varepsilon = p \left\{ -c < \sqrt{n \frac{\bar{x} - a}{S}} < c \right\},$$

где $S = \sqrt{\frac{1}{h-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$ - исправленная дисперсия;

$\bar{x} = \frac{1}{h} \sum_{i=1}^n x_i$ - выборочное среднее, тогда доверительный интервал примет следующий вид:

$$1-\varepsilon = p_a \left\{ \bar{x} - \tau_1 - \frac{\varepsilon}{2} \cdot \frac{S}{\sqrt{h}} < a < \bar{x} + \tau_1 - \frac{\varepsilon}{2} \cdot \frac{S}{\sqrt{h}} \right\},$$

где $(\tau_1 - \frac{\varepsilon}{2})$ – квантиль распределения Стьюдента

уровня $1 - \frac{\varepsilon}{2} c(n-1)$, степенью свободы ≈ 2 (при $n > 10$).

Тогда можно записать доверительный интервал в виде:

$$(x - 2\sigma(\bar{x}); x + 2\sigma(\bar{x})),$$

где $(\bar{x}) = \sqrt{\frac{1}{h-1} \sum_{i=1}^h (x_i - \bar{x})^2}$ средне квадратическое

отклонение от среднего (ошибка среднего).

Этот доверительный интервал говорит о том, что с вероятностью меньшей чем 5%, то есть ($p < 0,05$) мы можем выйти за его границу $\bar{x} = \pm 2\sigma(\bar{x})$.

Математическая обработка данных проводилась с помощью персонального компьютера, в редакторе Microsoft Word (2003), с использованием программ Microsoft Excel (2003), Statistica 6,0 и представлена в виде таблиц, графиков и гистограмм.

Использованные в тексте термины анатомических и гистологических структур соответствуют международной ветеринарной анатомической номенклатуре (Г.М. Удовин, 1979).

Нейрогистологическими методами (импрегнация серебром по Бильшовскому - Грос, Белецкому, Кампосу) с использованием элементов морфометрии исследовали постнатальный морфогенез нейроцитов и нервных волокон центрального и периферического отделов нервной системы домашних млекопитающих и птиц (крупный рогатый скот, свинья, собака, кролик, песец, курица). В качестве оценочных показателей морфогенеза нейроцитов и нервных волокон учитывали объём ядра и нейроплазмы нервных клеток, ядерно-нейроплазменное отношение, морфологию дендритного аппарата, нейроглиальный индекс, общее количество, толщину и соотношение нервных волокон. Для морфометрии использовалась методика Н.А.Жеребцова (2003).

Глава 4. РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ЗАКОНОМЕРНОСТЯМ МОРФОГЕНЕЗА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

4.1. Закономерности морфогенеза вегетативных ганглиев в постнатальном онтогенезе

Результаты исследований Н.А.Жеребцова (1967) позволяют внести некоторые уточнения в имеющиеся в специальной литературе сведения об источниках иннервации половых органов у самок домашних животных.

У коров и кобыл яичниковое сплетение начинается от каудального брыжеечного узла и лишь в редких случаях также от подчревных нервов. Это согласуется с данными И.С. Квачадзе (1944-1952) и несколько расходится с таковыми И.И. Яновского (1955-1963), который свидетельствует о случаях участия у названных видов животных преаортального и солнечного сплетения в формировании яичникового нерва.

У свиней яичниковые нервы начинаются не только от каудального брыжеечного узла, но и от преаортального сплетения, а у собак и кошек, кроме того, и от почечно-надпочечного (рис. 16, 17), что несколько расходится с данными упомянутых авторов.

У крольчих нервы яичникового сплетения начинаются от каудального брыжеечного узла и преаортально-аортального сплетения (рис. 17). У всех исследованных нами видов животных нервы яичникового сплетения принимают участие в иннервации яичников, яйцеводов и крахмальных участков матки.

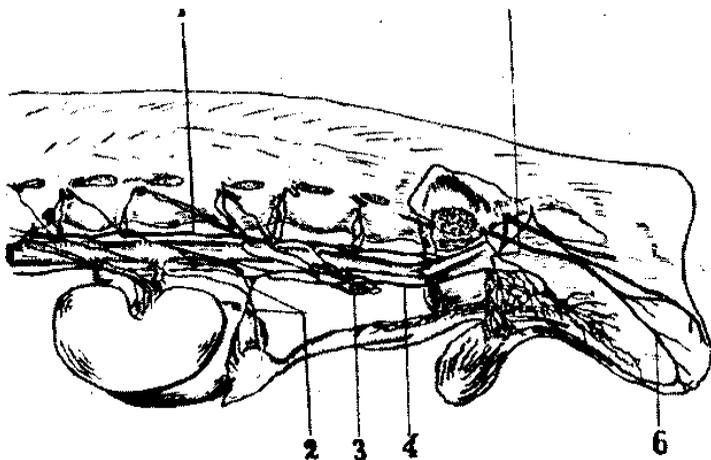


Рис. 16. Левосторонние нервы внутренних половых органов у собаки. Возраст 8 мес. Вид сбоку. 1 — пограничный симпатический ствол; 2 яичниковые нервы; 3 — каудальный брыжеечный узел; 4 — подчревный нерв; 5 — тазовый нерв; 6 — срамной нерв

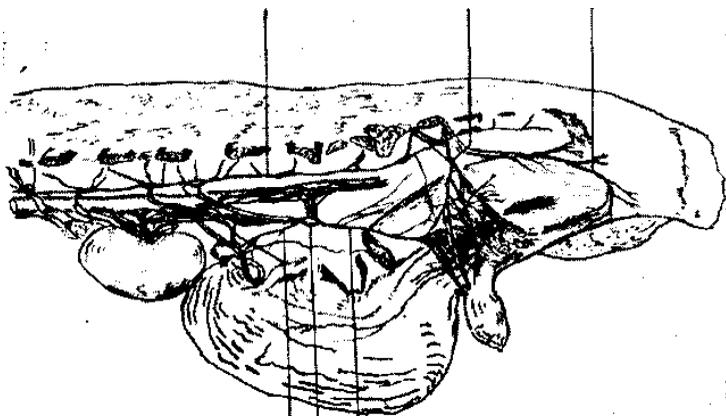


Рис. 17. Левосторонние нервы внутренних половых органов кошки. Возраст 1,5 года, сутки после окота. Вид сбоку. 1 — пограничный симпатический ствол; 2 — яичниковые нервы; 3 — каудальный брыжеечный узел; 4 — подчревный нерв; 5 — тазовый нерв; 6 — срамной нерв

Важным для теории и практики ветеринарии является вопрос об источниках иннервации влагалища и матки. Среди исследователей имеются сторонники как однозначной (симпатической для матки и парасимпатической для влагалища) иннервации этих органов (Н.Г. Фельдман, 1935; М. С. Найдич, 1939), так и двойной — симпатической и парасимпатической (Н. Г. Колосов и А. М. Мещеряков, 1938; Мещеряков, 1950).

Методом распучковывания нервов нам удалось проследить у свиней подход пучков подчревного и тазового нервов к влагалищу и к матке (рис. 18,19). Сравнительно простая структура тазового сплетения позволила нам, таким образом, сделать вывод о наличии у свиней двойной иннервации влагалища и матки подчревными и тазовыми нервами. Решение этого вопроса у других видов животных затруднено ввиду сложности структуры тазового сплетения у них. Однако, у крупного рогатого скота, лошадей и кроликов можно проследить подход некоторых пучков подчревного нерва к влагалищу.

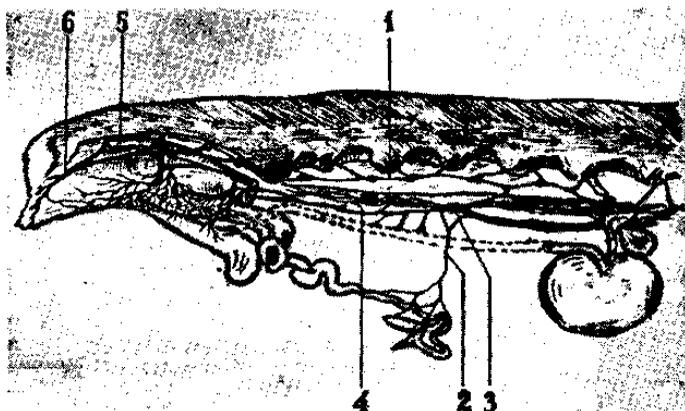


Рис. 18. Правосторонние нервы внутренних половых органов у шестимесячной крольчихи. 1 — пограничный симпатический ствол; 2 — яичниковые нервы; 3 — каудальный брыжеечный узел; 4 — подчревный нерв; 5 — тазовый нерв; 6 — срамной нерв.

У всех исследованных видов животных мы констатировали подход очень тонких веточек срамного нерва к каудальным участкам влагалища. Проследить визуально участие срамного нерва в иннервации матки не представляется возможным. Однако, в литературе имеются положительные данные по этому вопросу (Яновский, 1963).

В образовании тазового сплетения у всех исследованных нами видов животных принимают участие подчревный, тазовый, срамной нервы, а также ветви пограничного симпатического ствола (в некоторых случаях), сосудистого нервного сплетения таза (крупный рогатый скот). Каудальный брыжеечный узел не является, по нашим данным, единственным источником, от которого отходят симпатические нервы к внутренним половым органам.

Для свиней, собак и кошек характерно образование компактного тазового нерва, ветвями преимущественно второго и первого крестцовых спинномозговых нервов, а у коров, лошадей и крольчих — ветвями второго, третьего, четвертого и даже, в некоторых случаях, пятого (у коров).

Методикой распучковывания нами установлено, что нервы внутренних половых органов у коров, лошадей и свиней многопучковые, у собак и кошек — однопучковые, а у крольчих состоят из небольшого количества пучков.

Наиболее крупные ганглии тазового сплетения у коров и лошадей локализованы в его кранио-дорсальной части, у свиней и собак — в каудо-вентральной, а у крольчих и кошек рассеяны по всему сплетению. У свиней и кошек в большинстве случаев имеет место концентрированная форма околошеечных ганглиев, а у остальных видов животных — рассеянная (дисперсная).

У крольчих, в отличие от других исследованных видов животных, очень сильно развито преаортальное сплетение, подчревный нерв непарный, форма тазового сплетения сильно вытянута по длине тазовой полости.



Рис. 19. Тазовое нервное сплетение шестимесячной свинки. Вид с латеральной поверхности. 1 — тазовый нерв; 2 — подчревный нерв; 3 — околошеечные ганглии; 4 — прямокишечные ганглии; 5 — нервы к рогу матки; 6 — влагалище.

Возрастные изменения макроморфологии нервов внутренних половых органов

Если морфология и возрастные изменения пояснично-крестцового отдела пограничного симпатического ствола у домашних животных к настоящему времени достаточно хорошо изучены (И. П. Осипов, 1948-1956; А. В. Селегененко, 1948, А.А. Акулинин, 1948; В. С. Абашидзе, 1948-1963; И. С. Квачадзе, 1944-1952; Ю.Х. Миндубаев, 1956-1961; А. Ф. Рыжих, 1966 и др.), то сведения о возрастных изменениях макроморфологии нервов внутренних половых органов и тазовогосплетения почти отсутствуют.

Данные исследований Н.А.Жеребцова (1967) показывают, что постфетальное развитие исследованных нервов проходит в следующих основных направлениях:

– *увеличение диаметра нервов и размеров нервных*

узлов в два-три раза и более. Увеличение размеров ганглиев является, по имеющимся в нашем распоряжении данным, следствием роста нейронов и разрастания соединительнотканых и глиальных элементов стромы, а утолщение диаметра нервов — миелинизации нервных волокон, увеличение их количества и разрастания соединительной ткани. При этом особенно интенсивно растут каудальный брыжеечный узел у большинства животных и околошеечные узлы у свиней. Отчасти это может быть обусловлено концентрацией в этих ганглиях большого количества нейронов. Наиболее заметно утолщаются с возрастом срамной и тазовый нервы.

– изменение формы и степени сложности тазового сплетения. Первое обусловлено, по-видимому, изменением с возрастом формы тазовой полости и пропорций расположенных в ней органов. Для большинства новорожденных животных характерно мелкопетлистое «диффузное» строение тазового сплетения, чрезвычайное обилие связей между нервами, большое количество мелких ганглиев. Особенной сложностью отличается тазовое сплетение телочек и кобылок.

У коров тазовое сплетение с возрастом усложняется, становится многослойным, увеличивается количество нервных узлов. У животных с однопучковыми нервами (собака, кошка) тазовое сплетение, как и у человека (Е. Н. Чайка, 1956), несколько упрощается в своей структуре, становиться широкопетлистым. У свиней строение нерва изменяется мало.

Дискуссионным является в специальной литературе вопрос о постфетальной концентрации и дисперсии вегетативных ганглиев. Наши исследования позволяют полагать, что в постфетальном онтогенезе слияние и расчленение ганглиев тазового сплетения не имеет места. Некоторое увеличение с возрастом количества ганглиев тазового

сплетения у большинства взрослых животных по сравнению с новорожденными можно объяснить укрупнением размеров ранее незаметных ганглиев.

Изменение топографии отдельных нервов, ганглиев и сплетений, обусловленное ростом органов тазовой полости и изменением их пропорций.

Возрастные изменения морфологии нервных волокон

Возрастные особенности морфологии нервных волокон в нервах половых органов у самок домашних животных в доступной литературе не освещены. Нами показано, что в исследованных нервах новорожденных животных миелинизация и морфологическая дифференцировка нервных волокон слабо выражена. Однако, у животных с более длительным утробным периодом развития (крупный рогатый скот, свинья) эти процессы более выражены по сравнению с животными, у которых утробный период развития значительно короче (собаки, крольчихи, кошки). Мы полагаем, что неодинаковый уровень морфологической зрелости нервных волокон в одноименных нервах различных видов животных тесно связан со степенью зрелости всего организма к моменту рождения, что согласуется с мнением Ю. М. Жаботинского (1965) по данному вопросу. Имеются и особенности морфологии нервных волокон в разных нервах одного животного, что мы ставим в связь с неодинаковой структурой и функциональной активностью иннервируемых органов.

В первые месяцы постфетальной жизни происходит интенсивный процесс морфологической дифференцировки, миелинизации и нарастания количества нервных волокон в исследованных нервах, который в основном завершается с наступлением зрелости тела. В срамном нерве миелинизация нервных волокон заканчивается несколько

раньше, чем в других исследованных нервах. Это может быть обусловлено тем, что большинство его веточек иннервирует органы, активно функционирующие с момента рождения. Наши данные о сроках миелинизации нервных волокон у животных согласуются с выводами И. С. Новицкого (1940) относительно спинномозговых нервов человека. Нарастание количества нервных волокон в нервах у животных мы относим, прежде всего, на счет вставания новых волокон, являющихся отростками дифференцирующихся и растущих нейронов. В свете имеющихся данных о миелинизации периферических нервов (В. Л. Боровягин, 1963) нельзя исключить и расщепления уже имеющихся волокон. В нервах половых органов половозрелых самок имеются различного калибра мякотные, маломякотные и безмякотные волокна. Наибольшее количество толстых и средних мякотных волокон имеется в срамном нерве, меньше, — в тазовом, мало — в подчревном и яичниковом. Как правило, отсутствуют толстые и очень мало средних мякотных волокон в маточно-влагалищных нервах, в которых преобладают маломякотные волокна с овальными ядрами шванновской оболочки. Мы не можем согласиться с утверждением Миндубаева (1961) об идентичности нервноволокнистого состава подчревного и тазового нерва у домашних животных и выводом С. М. Шиндина (1961) об отсутствии безмякотных нервных волокон в тазовом нерве. Наоборот, наши данные показывают, что в тазовом нерве имеется большое количество безмякотных волокон, но значительно меньше, чем в подчревном нерве.

В исследованных нервах старых животных при некотором увеличении количества тонких мякотных волокон уменьшается число толстых и средних. Более четкими становятся насечки, встречаются дегенерирующие волокна. Общее количество нервных волокон в исследованных нервах в этот период существенно не изменяется.

В период беременности миелинизация нервных волокон в нервах половых органов заметно усиливается. Содержание средних и толстых мякотных волокон в подчревном, яичниковом и тазовом нервах, маточно-влагалищных ветвях тазового сплетения значительно увеличивается. Появляется небольшое количество волокон в состоянии дегенерации (резкая варикозность, фрагментация). Следовательно, изменение функционального состояния иннервируемого органа сопровождается заметной структурной и функциональной перестройкой его нервных элементов.

Видовые отличия морфологии нервных волокон сводятся к различиям в диаметрах толстых мякотных волокон, форме ядер шванновских клеток безмякотных, интенсивности окрашивания, в соотношении морфологически различных видов нервных волокон в одноименных нервах.

На основании проведенных исследований и анализа имеющихся в литературе сведений мы пришли к выводу, что видовые отличия величины диаметра нервных волокон обусловлены не одним, а многими факторами, среди которых главными являются образ жизни, среда обитания, организация животного, его возраст, размеры тела, длина аксона и др. Так, максимальный диаметр нервных волокон в вентральных корешках крестцовых спинномозговых нервов, одинаковых по возрасту, но неодинаковых по размерам собаки и кошки примерно одинаков (19—20 мк). Наоборот, в тех же нервах одинаковых по возрасту и размерам тела кошки и кролика диаметр волокон различен (у кролика он не превышает 15 — 16 мк).

Мы не можем подтвердить имеющихся в литературе сведений (Б. И. Лаврентьев, Е. К. Плечкова, 1959 и др.) о наличии периферического сужения и разветвления нервных волокон, поскольку мы не наблюдали подобных фактов ни на одном из своих препаратов. Максимальный диа-

метр мягкотных нервных волокон в некоторых дистальных ветвях нервов такой же, как и в корешках соответствующих спинномозговых нервов. Мы согласны с Н.В. Михайловым (1964) в том, что прямая зависимость между диаметром осевого цилиндра и толщиной миелиновой оболочки отсутствует.

Наши данные показывают, что длина межкольцевых сегментов мягкотных нервных волокон с возрастом несколько увеличивается. У взрослых животных она прямо пропорциональна диаметру волокна. Видовые отличия длины межкольцевых сегментов одинаковых по диаметру волокон исследованных нервов у различных видов млекопитающих невелики (не превышают индивидуальных колебаний).

На основании своих исследований мы пришли к выводу об отсутствии строгой стабильности в локализации насечек Шмидта—Лантермана мягкотных волокон и не можем подтвердить существующего в специальной литературе мнения (Граф, 1947; Миндубаев, 1961 и др.) об обратной пропорции между длиной цилиндроконических сегментов и диаметром волокна.

Нервные волокна в исследованных нервах млекопитающих мы подразделяем на пять основных видов:

1. Толстые мягкотные (диаметр 16,0—20,0 и более мк). Для них характерны короткие перехваты Ранвье, длинные межкольцевые сегменты и сравнительно частые насечки Шмидта—Лантермана. Большая часть этих волокон является, по-видимому, двигательными для скелетных мышц. Однако, учитывая наличие значительного количества таких волокон в дорсальных корешках и нервах внутренностей, не исключаем и афферентную природу некоторой их части.
2. Средние мягкотные (8,0—15,0 мк) характерны длинными и глубокими перехватами. Наличие этих волокон в

нервах внутренностей, как и в дорсальных корешках спинномозговых нервов, свидетельствует о преимущественно афферентной их природе. Мы наблюдали начало подобных волокон непосредственно от тел псевдоуниполярных нейронов крестцовых спинальных ганглиев.

3. Тонкие мягкотные (3,0—7,0 мк) — имеют длинные неглубокие перехваты, короткие межкольцевые сегменты. Расстояния между насечками варьируют в значительных пределах. В большом количестве имеются в некоторых нервах внутренностей, значительном—в интрамуральных сплетениях, соединительнотканых образованиях и нервах скелетных мышц. По-видимому, большинство их является афферентными спинального происхождения, а часть — эфферентными для тонических поперечнополосатых мышечных волокон.
4. Маломякотные и безмякотные волокна диаметром 2,0-4,0 мк с овальными или округлыми ядрами шванновской оболочки. Диаметр ядер последней не превышает, как правило, диаметра волокна. Преобладают во многих висцеральных нервах. Мы считаем их двигательными для гладкой мускулатуры. Возможно также наличие среди них некоторого количества афферентных волокон как спинального происхождения, так и постганглионарных (отростки нейронов второго типа).
5. Тонкие (0,5—1,5 мк) безмякотные волокна с сигарообразными или веретенообразными ядрами шванновской оболочки, диаметр которых превышает диаметр самого волокна, в значительном количестве имеются в тазовом и срамном нервах. Полагаем, что это двигательные волокна, иннервирующие гладкую мускулатуру, железы и, возможно, опорные ткани.

Возрастные изменения морфологии нервных узлов

Изучение возрастных изменений морфологии нервных узлов проводилось с помощью методики импрегнации азотнокислым серебром. Использовалась морфологическая классификация нейронов по А. С. Догелю.

Исследование микроморфологии каудального брыжеечного узла, околошеечных и околоматочных, а также прямокишечных узлов тазового сплетения и крестцовых спинальных у самок домашних животных показало следующее.

Уровень морфологической зрелости нервных клеток в одноименных ганглиях новорожденных животных различных видов неодинаков (рис. 20) и находится, по-видимому, в связи со степенью зрелости всего организма к моменту рождения. Неодинаковой функциональной активностью иннервируемых органов в данный период обусловлены, по-видимому, различия в уровне морфологической дифференцировки нейронов в разных ганглиях одного животного. Эти различия проявляются в среднеарифметических размерах нейронов исследованных ганглиев (рис. 20), неодинаковом количестве малодифференцированных аполярных нейронов. Аналогичные данные получены некоторыми другими исследователями (преимущественно сотрудниками лабораторий – Б. И. Лаврентьевой, Н. Г. Колосовой, З. Г. Слободиной, Н. И. Зазыбиной и др.) относительно иннервации пищеварительного тракта человека и животных.

Наиболее морфологически зрелыми представляются исследованные нами ганглии новорожденных телочек, наименее — собак, крольчих и кошек.

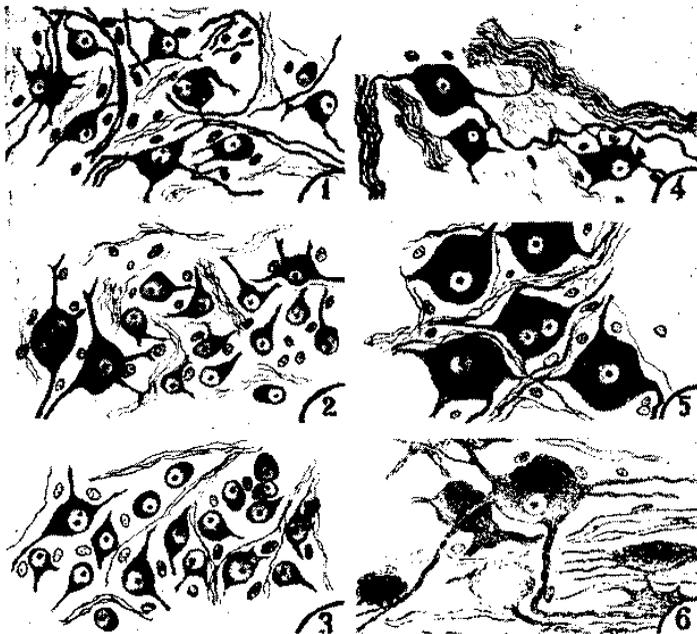


Рис. 20. Нервные клетки в составе каудального брыжеечного (1), околошеечного (2) ганглиев новорожденной телочки; околошеечного ганглия новорожденной кошки (3); околошеечного ганглия десятилетней коровы, стельной два месяца (5); околошеечного ганглия шестимесячной свиньи (6). Бильшовский — Грос. МБИ-4, об. имм. 60, ок. 7.

Рост и дифференцировка нейронов в исследованных нами нервных узлах продолжают, в основном, до наступления зрелости тела, но особенно интенсивно — в первые месяцы после рождения (рис. 21). Усиления этих процессов в период полового созревания в исследованных ганглиях мы не выявили, что расходится с данными Е. И. Беляева (1939), Т. Д. Студенцовой (1949), С. А. Горцевского (1963), свидетельствующих о резком усилении в указанный период дифференцировочных процессов в околошеечных ганглиях женщин, коров и свиней. Однако, полученные нами данные не противоречат, на наш взгляд, мно-

гочисленным сообщениям об усилении роста и дифференцировки нервных элементов с началом функционирования иннервируемых органов. Половое созревание означает лишь готовность к плодоношению, а не его осуществление. А ведь именно плодоношение является специфической функцией матки. Подготовка иннервационных механизмов последней к выполнению этой функции происходит, как показывают наши данные, более или менее равномерно на протяжении постфетального онтогенеза. Закономерно и понятно усиление во время полового созревания дифференцировки нервных элементов яичника, для которого этот момент означает начало выполнения им специфической функции.

Заметное усиление роста и дифференцировки нейронов околошеечных, околоматочных и каудального брыжеечного ганглиев свиней в четырех-шестимесячном возрасте (т. е. до наступления половой зрелости, рис. 21) связано, по-видимому, с усиленной пролиферацией в этот период тканевых элементов матки, приспособленной к вынашиванию большого количества плодов.

Нейроны околошеечных и околоматочных узлов в первые месяцы послеутробной жизни несколько отстают в своем развитии по сравнению с нейронами каудального брыжеечного узла и прямокишечных тазового сплетения. Этот факт можно объяснить различием в функциональной активности иннервируемых органов. Если нейроны первых связаны преимущественно с еще бездеятельными половыми органами, то нервные клетки вторых иннервируют активные с момента рождения органы (толстый кишечник и др.).

Ядра многих нейронов, исследованных вегетативных и соматических ганглиев молодых животных, имеют по несколько ядрышек, что обусловлено, по-видимому, важной ролью последних в синтезе рибонуклеопротеидов и

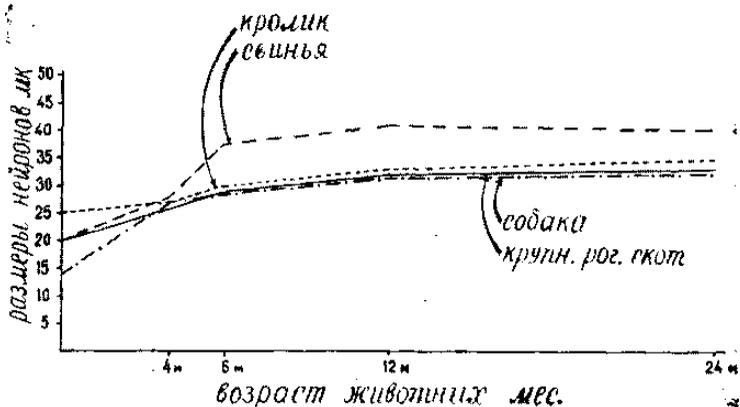


Рис. 21. Кривые роста нейронов каудального брыжеечного ганглия.

является косвенным свидетельством высокого уровня метаболизма в таких нейронах. Ядерно-цитоплазматическое соотношение нейронов исследованных ганглиев с возрастом значительно уменьшается, что согласуется с данными И. С. Новицкого (1940) относительно нейронов спинальных ганглиев человека.

В нервных узлах животных среднего возраста (коровы 10 лет) нервные элементы типа нейробластов нами не выявлены. Все нейроны в этот период представляются морфологически зрелыми. Это также несколько расходится с данными Беляева, который в маточно-влагалищных ганглиях у женщин в климактерическом периоде констатировал наличие некоторого количества нейробластов. У старых животных (коровы 17 лет) в исследованных ганглиях наблюдается атрофия значительной части нейронов. Это проявляется в сравнительно очень низкой плотности расположения нейронов на срезах ганглиев, полном отсутствии малодифференцированных клеток, признаках деструкции некоторых из сохранившихся. Сильно разрастается соединительная ткань. Особенно резко названные явления

выражены в околошечных и околоматочных ганглиях среди нейронов второго типа, которые мы, как и многие другие авторы, считаем афферентными, сравнительно более реактивными.

Видовые отличия в динамике развития нейронов исследованных ганглиев проявляются в неодинаковой интенсивности их морфологической дифференцировки и роста в отдельные периоды онтогенеза.

Нейроны спинальных ганглиев дифференцируются и растут быстрее по сравнению с исследованными вегетативными. Влияния полового созревания на интенсивность развития нейронов второго крестцового спинального ганглия мы также не выявили. У кроликов рост и дифференцировка названных ганглиев заканчивается несколько быстрее, чем у собак. У последних нейроны в одноименных спинальных ганглиях достигают значительно больших среднеарифметических размеров (68 мк), чем у крольчих (48,0), что находится в прямой пропорции с диаметром нервных волокон задних корешков. Этот интересный факт заслуживает специального изучения с охватом широкого круга систематических групп животных и всех сегментов у каждого животного.

Беременность сопровождается увеличением среднеарифметических размеров нейронов, их ядер и ядрышек в околоматочных и околошечных ганглиях, в меньшей степени — каудальном брыжеечном. Нейроны прямокишечных ганглиев тазового сплетения в указанный период почти не увеличиваются (рис. 22).

Эти факты являются свидетельством повышения метаболических процессов в нейронах. Причем, указанные явления имеют место не только в первой половине беременности, как об этом сообщает Е. В. Праздников (1958) относительно самок белых крыс, но и во второй половине ее. Мы не обнаружили также увеличения количества

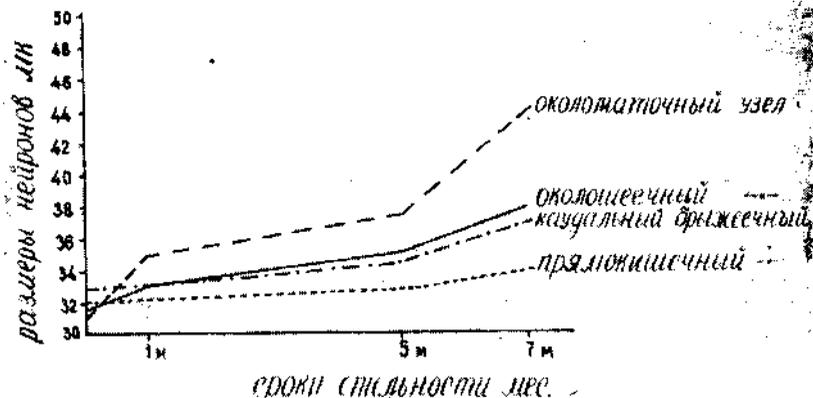


Рис. 22. Кривые увеличения у стельных коров нейронов ганглиев половых органов.

нейробластов в начале беременности, о котором свидетельствует С. М. Шиндин (1961), а также делящихся клеток, описываемых С. А. Горцевским (1963). Характерно, что нейроны околоматочных ганглиев начинают резко увеличиваться уже в начале беременности, тогда как аналогичные явления в околошеечных узлах более выражены во вторую половину ее. Нарастает также количество дендритов и усложняются их ветвления, появляются дендритические клубки. Имеет место дегенерация некоторых нейронов.

Неодинаковые увеличения при беременности размеров нейронов в каудальном брыжеечном, околошеечных и околоматочных ганглиях мы склонны отнести, прежде всего, за счет различной степени участия этих узлов в иннервации половых органов, особенно матки.

Описанные изменения нервных структур свидетельствуют о сильной реактивности их на измененную функцию иннервируемого органа. Отсюда следует необходимость детального изучения нервных элементов в условиях нормальной, патологической и искусственно стимулиро-

ванной функции иннервируемых органов.

Цитоархитектоника ганглиев тазового сплетения у взрослых животных и человека давно уже привлекала к себе внимание исследователей. Большинство их (Кунц и Мосли, 1935; Колосов и Мещеряков, 1938; Шиндин, 1961) считают нейроны ганглиев тазового сплетения преимущественно парасимпатическими. Шиндин обнаружил здесь и униполярные нейроны типа спинальных. Среди мультиполярных он отмечает наличие нейронов первого и второго типов. Однако, до сих пор не было проведено дифференцировки цитоархитектоники различных ганглиев тазового сплетения и каудального брыжеечного узла. Цитоархитектоника последнего у домашних животных вообще почти не изучена.

В исследованных нами вегетативных ганглиях взрослых животных абсолютное большинство составляют мультиполярные нейроны различной формы (звездчатая, грушевидная, булавовидная, веретенообразная, овальная, короновидная). Среди них имеются:

1. Клетки с большим количеством (10—15) коротких неветвящихся отростков.
2. Клетки с средним количеством (5—9) более длинных ветвящихся дендритов.
3. Клетки с относительно малым количеством (4—5) длинных ветвящихся дендритов. Все дендриты перечисленных нейронов заканчиваются на более или менее значительном расстоянии от перикариона, но в пределах ганглия, а хорошо заметный аксон покидает его. Как и другие авторы, мы считаем эти нейроны вегетативными моторными, относящимися к первому типу. Нейронов с интракапсулярными дендритами в исследованных ганглиях мы не обнаружили.

Значительную по количеству группу представляют мультиполярные нейроны, немногочисленные и слабо вет-

вящиеся отростки которых прослеживаются на значительном расстоянии и покидают пределы ганглия, вступая в транзитные пучки нервных волокон. Мы считаем подобные клетки вегетативными афферентными (второй тип).

Мы обнаружили также среди дифференцированных нейронов и единичные униполярные клетки. Однако они не имеют характерных для псевдоуниполярных нейронов спинальных ганглиев специфических признаков (извитость начального участка аксона, венчик из сателлитов и др). Поэтому клетки второго типа мы считаем единственными представителями собственных афферентных нейронов исследованных вегетативных ганглиев.

Различия между нейронами первого и второго типов проявляются не только морфологически и, по-видимому, функционально, но и гистохимически (Л.И. Корочкин, 1961-1966).

Количественные соотношения названных групп нейронов в различных ганглиях одного животного и в одноименных ганглиях различных видов животных неодинаково.

В каудальном брыжеечном узле исследованных видов животных абсолютное большинство составляют нейроны с немногочисленными длинными или средними слабо ветвящимися дендритами, заканчивающимися в пределах ганглия. Около 10 % клеток характерны для нейронов второго типа. Зрелые униполярные нейроны единичны. У свиней дендриты первой группы нейронов названного узла длиннее, чем у коров, а у собак, кроме того, и многочисленнее. У крольчих около двух третей нейронов двуядерные.

В прямокишечных ганглиях тазового сплетения преобладают нейроны с короткими (у коров и собак) или средними (у свиней и крольчих) дендритами. Клеток второго типа значительно меньше (около 5 %), чем в каудальном брыжеечном ганглии, униполярные нейроны также

единичны.

Цитоархитектоника большинства околошеечных ганглиев у коров, собак и кошек близка таковой прямокишечных ганглиев тазового сплетения, а у свиней и крольчих каудального брыжеечного узла. Однако нейронов второго типа в околошеечных ганглиях у всех исследованных животных значительно больше (10—12 %), чем в прямокишечных ганглиях. Некоторые околошеечные ганглии по морфологическому составу нейронов занимают промежуточное положение между прямокишечными ганглиями тазового сплетения и каудальным брыжеечным.

Все исследованные околоматочные ганглии по морфологии нейронов близки каудальному брыжеечному узлу.

Следовательно, морфологические признаки свидетельствуют о преобладании в каудальном брыжеечном ганглии и околоматочных узлах у исследованных видов животных, а также в околошеечных свиней и крольчих нейронов симпатической природы, а в прямокишечных ганглиях тазового сплетения и в околошеечных у коров, собак и кошек — нейронов парасимпатической природы.

Крестцовые спинальные ганглии собак и крольчих не содержат других нейронов кроме типичных псевдоуниполярных.

Видовые особенности цитоархитектоники исследованных ганглиев выражаются также в неодинаковых размерах нейронов, плотности их расположения, интенсивности ветвления дендритов. Особенно большими размерами, плотным расположением и длинными дендритами отличаются ганглии свиней.

Наличие двух или нескольких ядрышек в ядре не сопровождается, по нашим данным, делением нейронов, что не согласуется с выводами И. И. Рапмана (1961) и некоторых других исследователей, считающих двуядрышkovость одной из первых стадий деления нейронов.

Среди нервных волокон, проходящих через околошечные ганглии, имеются как мякотные, так и безмякотные. Часть более толстых мякотных волокон разветвляется в строме ганглиев, образует перицеллюлярные аппараты на нейронах, другие проходят через ганглии транзитно. Сопоставление миелоархитектоники околошечных ганглиев с морфологией нервных волокон тазового, подчревного и органных нервов матки и влагалища позволяет предполагать, что афферентная иннервация ганглиев тазового сплетения осуществляется более толстыми мякотными волокнами, чем стенок матки и влагалища.

Описанные возрастные и половоциклические проявления лабильности экстраорганных нервных элементов половых органов, равно как и данные об источниках иннервации последних у исследованных нами видов животных должны быть учтены, по нашему мнению, в племенной работе, практике предупреждения и лечения гинекологических заболеваний и при проведении физиологических экспериментов. Вместе с тем результаты наших исследований свидетельствуют о необходимости дальнейшего изучения нервных структур в возрастном аспекте и в условиях нормальной, искусственно стимулированной и патологической функции иннервируемых органов.

ВЫВОДЫ

1. Каждый из внутренних половых органов у самок домашних животных снабжается нервами от нескольких источников.
2. К яичникам и яйцепроводам нервы отходят от каудального брыжеечного узла (у всех исследованных нами видов животных), преаортального сплетения (у свиней, собак, крольчих и кошек), почечнонадпочечного сплетения (у собак и кошек).
3. Матка и влагалище иннервируются смешанными веточками подчревного, тазового и срамного нервов (у

всех исследованных нами видов животных), пограничного симпатического ствола (не во всех случаях), нервного сплетения сосудов таза (крупный рогатый скот). Степень участия каждого из названных источников в иннервации матки и влагалища и у разных видов животных неодинакова.

4. С возрастом увеличивается диаметр экстраорганных нервов половых органов, размеры нервных узлов, изменяется форма и общая структура тазового и маточно-влагалищного сплетений. Особенно резко увеличивается диаметр срамного и тазового нервов вследствие интенсивной миелинизации их нервных волокон.
5. Степень морфологической зрелости нейронов и нервных волокон в ганглиях и нервах половых органов у новорожденных животных находится в прямой связи со степенью зрелости всего организма к моменту рождения и функциональной активностью иннервируемых органов.
6. У молодых животных, особенно в первые месяцы после рождения, происходит интенсивная миелинизация и увеличение количества нервных волокон, рост и дифференцировка нервных клеток. Эти процессы в основном завершаются с наступлением зрелости тела. При этом рост и дифференцировка нейронов окологенитальных и околоматочных ганглиев несколько запаздывают в сравнении с таковыми каудального брыжеечного и прямокишечного ганглиев тазового сплетения.
7. Половое созревание не сопровождается у большинства исследованных нами животных заметным усилением роста и морфологической дифференцировки нейронов и миелинизации нервных волокон в исследованных ганглиях и нервах.
8. В ганглиях половых органов старых животных имеет место дегенерация части волокон и нейронов, приво-

дящая к заметному уменьшению количества последних, особенно в околошеечных и околоматочных ганглиях.

9. Беременность сопровождается заметным усилением миелинизации нервных волокон в нервах половых органов, увеличением размеров, нарастанием реактивности и физиологической убыли нейронов околошеечных, околоматочных и каудального брыжеечного ганглиев.
10. Ядерно-цитоплазматическое соотношение в нейронах исследованных ганглиев с возрастом и во второй половине беременности уменьшается. Количество и размер ядрышек в ядре также уменьшается, а в ганглиях половых органов беременных животных увеличивается. Эти изменения являются косвенным показателем уровня метаболизма в нейронах.
11. В составе исследованных вегетативных ганглиев домашних животных имеются различной формы нейроны первого типа по Догелю, значительное количество клеток второго типа и единичные униполярные нейроны. Малодифференцированные аполярные нейроны, имеющиеся в большом количестве в ганглиях новорожденных животных, почти полностью отсутствуют у животных среднего возраста.
12. Цитоархитектоника каудального брыжеечного узла исследованных животных характерна для симпатических ганглиев, а прямокишечных узлов тазового сплетения для парасимпатических. Видовые отличия цитоархитектоники одноименных ганглиев сводятся к различиям в размерах, форме, плотности расположения нейронов, количестве, длине и интенсивности ветвления дендритом.
13. По морфологическим корешкам нейронов околоматочные ганглии являются симпатическими, околошеечные

ганглии у свиней и крольчих — преимущественно симпатическими, у коров и собак — преимущественно парасимпатическими.

14. Анализ цито- и миелоархитектоники исследованных вегетативных ганглиев дает основание считать их рефлекторными центрами, имеющими собственное афферентное звено в виде нейронов второго типа Догеля.
15. Морфология экстраорганных нервов внутренних половых органов у самок домашних животных обладает высокой степенью возрастной и половоциклической лабильности, что свидетельствует об их большой роли в регуляции воспроизводительной деятельности.

Макро- и микроморфология иннервации гениталий у самок пушных зверей

Проведённые В.П. Прядко (1972) анатомические исследования морфологии и источников иннервации внутренних половых органов животных одного вида (серебристо-чёрная лисица) и его разновидности (голубой песец) позволяют видеть множественность источников формирования, видовые и индивидуальные особенности строения внеорганных нервных сплетений и узлов, что даёт возможность уточнить и дополнить существующие представления по этому вопросу.

Так, у песцов в пояснично-крестцовом отделе пограничный симпатический ствол имеет семь поясничных и три крестцовых узла, а у лисиц число поясничных узлов в 50 % случаев уменьшается до 4-5. В отличие от сельскохозяйственных животных, у песцов от 5-6-го поясничных узлов отходят по 1-2 соединительные ветви к каудальному брыжеечному узлу и в редких случаях к подчревному нерву. В отличие от песцов у лисиц от 4-го спинномозгового нерва берёт начало нервная ветвь, следующая параллельно симпатическому стволу и равная

ему по диаметру. На уровне 5-го поясничного ганглия эта ветвь принимает соединительную веточку от симпатического ствола. Одной ветвью нерв направляется к запирательным мышцам таза, а второй - к широкой маточной связке. Сведений о подобном нерве у других видов животных в литературе мы также не обнаружили. Можно полагать, что образование коллатералей, поперечных связей, сегментарность и концентрация, имеющие место в симпатических стволах, могут трактоваться как приспособительные механизмы, повышающие надёжность нервной регуляции функции.

Солнечное сплетение у песцов и лисиц имеет две формы строения: рассеянную и концентрированную и состоит из краниального брыжеечного, правого и левого чревных узлов, а также мелких надпочечных, почечных и аортальных узелков, соединённых нервными веточками. При рассеянной форме строения солнечного сплетения у лисиц мы находим 3-6 узелков. В.В.Беляев у мелкого рогатого скота обнаружил по 5-8 узелков в солнечном сплетении с каждой стороны. Наши исследования показывают, что у лисиц преобладающей является рассеянная, а у песцов - компактная формы строения солнечного сплетения.

Преортальное сплетение у песцов и лисиц образовано 8-12 нервными ветвями от солнечного, почечного, 2-6-го поясничных узлов, а не только висцеральными ветвями всех позвоночных узлов симпатического ствола, как у крупного рогатого скота, мелких жвачных и оленя (М.А. Соколова, 1959). По данным И.С.Квачадзе (1952) к преортальному сплетению у собак идут ветви от 2-3-го поясничных узлов симпатического ствола. По И.А. Соколовой (1959), Lintzoh (1965), Ф.Д. Гукову (1968) преортальное сплетение у овец развито слабо и представлено 1-2-мя параллельно идущим от солнечного, почечного

сплетений нервными стволиками. Нервных ветвей от поясничных спинномозговых нервов к каудальному брыжеечному узлу у лисиц и песцов обнаружить не удалось, но имеются сведения их существования у некоторых сельскохозяйственных животных (Ф.Д.Гуков, 1968). В преаортальном сплетении локализуется непарный каудальный брыжеечный узел (постоянно). Это согласуется с данными И.С.Квачадзе (1952) относительно собак. Meroinек (1962) у козули и козы, Bewein (1962) у крупного рогатого скота, И.Якимов (1893) и И.Мустекайте (1957) у свиней описывают по два каудальных брыжеечных узла. Преаортальное сплетение у лисиц отличается от такового у голубого песка. У лисиц от преаортального сплетения к подчревному и тазовому, минуя каудальный брыжеечный узел, отходят 2 нервные ветви. От каудального брыжеечного узла у лисиц отходят парные подчревные нервы, а у песцов непарный подчревный ствол.

Яичниковое сплетение у песцов начинается от краниального брыжеечного узла, почечного, преаортального сплетения и единичными ветвями от 3-4-го поясничных ганглиев симпатического ствола, а у лисиц, кроме перечисленных источников иннервации, ещё от левого чревного узла, почечного ганглия. Наши данные несколько отличаются от литературных (И.С.Квачадзе, 1944, 1952; Н.А.Жеребцов, 1966; И.Мустекайте, 1956, 1957) относительно сельскохозяйственных животных, свидетельствующих об участии нервных ветвей от каудального брыжеечного узла в образовании яичникового сплетения. Литературные сведения и результаты наших исследований свидетельствуют, во-первых, о множественности источников формирования яичниковых нервов у домашних и диких млекопитающих.

Подчревное сплетение у песка постоянно формируется разветвлением непарного подчревного нерва и одной

веточкой от 6-го поясничного ганглия симпатического ствола. У лисиц в его формировании принимают участие парные подчревные нервы, две ветви от преаортального сплетения (20 % случаев), а также единичные ветви от спинномозговых крестцовых нервов (21 % случаев). Наличие связи подчревного сплетения со спинномозговыми нервами проследила В.М.Жукова (1940) в эмбриогенезе у человека. У песцов от подчревного сплетения отходят 3-4 веточки на тело и шейку матки. У лисиц от названного сплетения отходят ветви к мочеточнику (2-3), мочевому пузырю (1-2) и к широкой маточной связке.

Тазовые нервы формируются у лисиц от 1-2-го, у песцов - 1-3-го крестцовых нервов. Помимо перечисленных ветвей к тазовым нервам у лисиц (редко) подходят тонкие стволы от крестцового отдела симпатического ствола. Подобные связи описаны у собак (И.Л.Медовар, 1928), кроликов (Ф.А.Фаворский, 1930), человека (Е.П. Мельман, 1970). Тазовые нервы у обоих видов исследованных животных мы подразделили на следующие группы: восходящие, направляющиеся к телу, рогам матки и мочеточнику; срединные - к каудальной части тела и шейки матки; прямокишечные - к прямой кишке; нисходящие - к влагалищу и его преддверию и мышечные - к мышцам тазового дна, что согласуется с данными Е.П. Мельман (1970) относительно человека.

Литературные сведения об источниках формирования тазовых нервов разноречивы. Так, Ю.Х.Миндубаев (1958) указывает на формирование тазовых нервов у жвачных от 3-4-го крестцовых нервов, по данным И.С.Квачадзе (1952), И.И.Яновского (1955, 1956) у собак источниками их формирования являются ветви всех крестцовых нервов, чаще всего от 2-3-го. И.И.Яшина (1968) установила, что у овец тазовые нервы отделяются от 3-4-го крестцовых нервов.

Наименее изученным остаётся вопрос об экстраорганный иннервации маточной связки и рогов матки. Нами отмечено, что у лисиц к числу источников формирования сплетения широкой маточной связки и рогов матки следует отнести восходящие веточки от сплетения на мочеточнике. Следует отметить, что распределение узлов в пределах тазового сплетения подвержено значительной изменчивости.

Полученные нами данные по макроморфологии нервов гениталий у самок лисиц несколько отличаются от таковых у голубого песка. В частности, у лисиц от каудального брыжеечного узла отходят парные подчревные нервы, а у голубого песка - непарный ствол.

Яичниковые нервы (1-4 стволика) у песцов происходят от правого чревного и краниального брыжеечного узла 1-2 ветвями, преаортального и почечного сплетения и несколькими веточками от 3-4-го поясничных узлов симпатического ствола. У лисиц дополнительным источником их образование является чревный и почечный ганглии.

Яичниковые ганглии у песцов и лисиц расположены в преаортальном сплетении у корня одноименной артерии, маточно-влагалищные ганглии – по-разному; на уровне шейки матки у песцов, несколько медиальнее, а у лисиц - в центре тазового сплетения на уровне 1-2-го крестцовых позвонков, несколько латеральнее.

Поперечные анастомозы между правым и левым тазовым сплетением свидетельствуют о перекрестной иннервации гениталий у пушных зверей. Маточно-влагалищные сплетения лисиц и песцов являются вторичными сплетениями смешанного типа, ибо они формируются нервами тазового сплетения, которое состоит из волокон симпатической и парасимпатической природы.

Возрастные изменения интрамурального нервного аппарата тонкого отдела кишечника свиньи

Материал Г.К.Жеребцовой (1973) показывает, что наряду с увеличением размеров нейронов с развитыми отростками увеличиваются в некоторой степени и аполярные клетки, не имеющие синаптической связи с иннервируемым субстратом (рис. 23, 24, 25, табл.1). Поэтому мы считаем возможным осуществление стимулирующего воздействия на нейрон как через его рецептор, так и диффузионным путем. Более действенным является, по-видимому, воздействие через отростки нейрона.

Поскольку клетки 2-го типа составляют в подслизистом сплетении большинство, это сплетение в первые месяцы послеутробной жизни развивается несколько быстрее, чем межмышечное. В этом наши данные расходятся с выводами Л.Я. Лихачева (1962) и Е.П. Мельмана (1970) об отставании в развитии ганглиев подслизистого сплетения.

Возможно, что это расхождение объясняется видовыми особенностями или, что более вероятно, — недифференцированным подходом названных авторов к оценке морфологии поверхностного и глубокого слоев подслизистого сплетения. Последний у свиней резко отстает в своем развитии от ганглиев межмышечного и поверхностного подслизистого сплетений.

Мы констатировали резкий сдвиг в развитии интрамуральных ганглиев тонкого кишечника в течение первого месяца послеутробной жизни поросят. Как и большинство других авторов, мы считаем основной причиной усиленного развития нервных клеток после рождения начало постнатального периода.

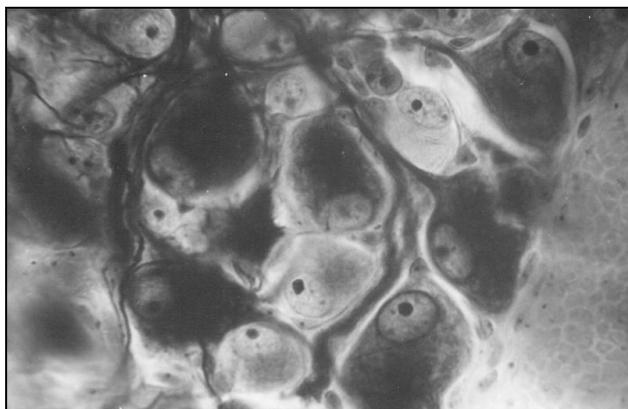


Рис. 23. Ганглий подслизистого сплетения тощей кишки шестимесячной свиньи.

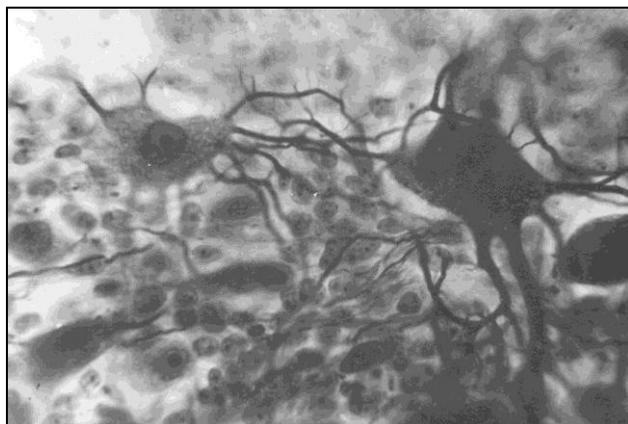


Рис.24. Ганглий межмышечного сплетения тощей кишки шестимесячной свиньи.

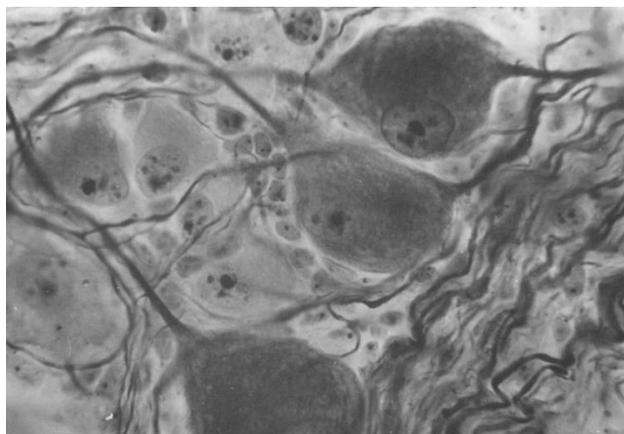


Рис. 25. Биполярные нейроны в подслизистом сплетении двенадцатиперстной кишки шестимесячной свиньи.

Таблица 1
Ядерно-цитоплазменное отношение в нейронах ганглиев тонкого кишечника свиней

Возраст животных	Названия сплетений				Собственные сплетения
	Межмышечное		Подслизистое		
	Нейроны 1-го типа	Нейроны 2-го типа	Нейроны 1-го типа	Нейроны 2-го типа	
Новорожденные	0,59	0,59	0,58	0,58	0,79
Месячные	0,57	0,56	0,54	0,53	0,72
Двухмесячные	0,52	0,50	0,48	0,44	0,67
Шестимесячные	0,50	0,50	0,40	0,38	0,58
Два года	0,46	0,38	0,40	0,36	0,51

Значительный интерес представляет также отставание в развитии собственнослизистого сплетения по сравнению с межмышечным и подслизистым. Даже признание его более поздней закладки в эмбриогенезе не объясняет

отставания в постфетальном развитии. Исследователи по-разному объясняют факт задержки развития этого сплетения. Н. Г. Колосов (1968) считает ганглии глубокого подслизистого сплетения резервом для восполнения естественной убыли нейронов в других сплетениях. С подобным мнением трудно согласиться. В таком случае следовало бы предположить возможность обратной миграции нейробластов из собственнослизистого сплетения в подслизистое и межмышечное, что маловероятно. Кроме того, наши исследования показывают, что с возрастом количество незрелых клеток в ганглиях собственнослизистого сплетения значительно сокращается при одновременном соответственном увеличении количества зрелых нейронов. Из этого следует, что в ганглиях рассматриваемого сплетения происходит обычный процесс созревания нервноклеточных элементов, только несколько замедленный по сравнению с другими сплетениями.

В. М. Калетин (1970) объясняет наличие большого количества незрелых элементов в ганглиях собственнослизистого сплетения их делением, являющимся, по его мнению, следствием раздражения кишечным содержимым. В доступной литературе мы не нашли убедительных доказательств деления нервных клеток кишечника в норме у взрослых животных, хотя Е. П. Мельман (1970) сообщает об увеличении с возрастом общего количества нейронов тонкого кишечника. На наших препаратах мы не обнаружили ни одного случая деления нервных клеток. Но даже если согласиться с возможностью такого деления, трудно полагать, что оно свойственно только нейронам собственнослизистого сплетения. К тому же, предположение Калетина не объясняет отставания в развитии и наиболее дифференцированных нейронов указанного сплетения.

Наши и другие исследования (Ф.Д. Гилев, 1956; О.И. Папашвили, 1970 и др.) показывают, что в ганглиях собст-

веннослизистого сплетения преобладают униполярные нейроны (рис.26, 27). У некоторых из них четко просматривается Т-образное разветвление отростка. Происходит это в большинстве случаев на значительном расстоянии от перикариона. Это дает основание полагать, что и многие другие подобные нейроны являются псевдоуниполярными, отросток которых раздваивается далеко от перикариона. Отсюда следует, что многие нейроны собственнослизистого сплетения являются афферентными. Но тогда возникает вопрос — почему чувствительные нейроны различных сплетений развиваются асинхронно? Мы не видим этому иного объяснения, кроме предположения о наличии функциональных различий между афферентными нейронами различных сплетений. Сопоставление топографии, морфологии и темпов развития нейронов собственнослизистого сплетения наводит нас на мысль, что эти нейроны осуществляют преимущественно хеморецепцию с компонентов слизистой оболочки. В этой связи мы обратили внимание на интимные отношения ганглиев собственнослизистого сплетения с лимфоидными образованиями. Эти ганглии наиболее многочисленны, крупны, а их нейроны — наиболее зрелы в подвздошной кишке. Иногда небольшие ганглии «замурованы» в лимфоидных образованиях, которые в указанной области также наиболее многочисленны. Афферентные же нейроны подслизистого и межмышечного сплетений являются, по видимому, преимущественно механорецептивными. Начавшаяся с рождения моторная деятельность кишечника и обуславливает в этом случае опережающее развитие афферентных нейронов этих сплетений. Так или иначе, природа и структура ганглиев собственнослизистого сплетения нуждается в дальнейших специальных исследованиях.

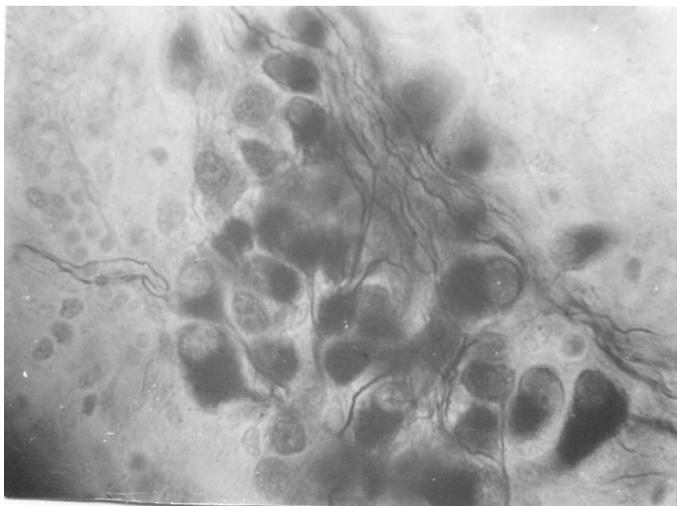


Рис.26. Ганглий собственнослизистого сплетения подвздошной кишки шестимесячной свиньи. Импрегнация по Бильшовскому-Грос. Ок.7. Об.40.

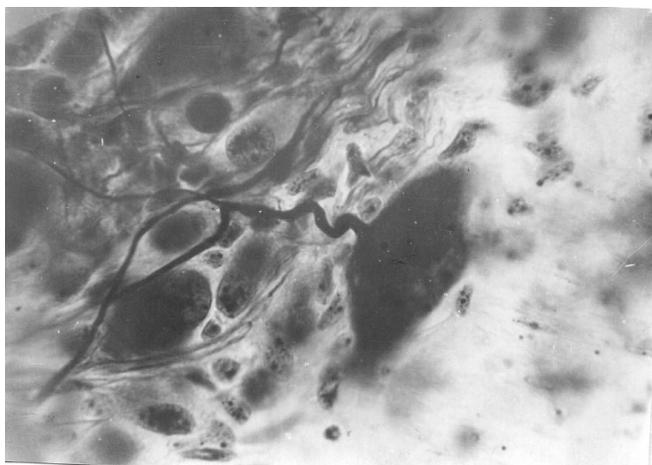


Рис.27. Псевдоуниполярный нейрон в ганглии собственнослизистого сплетения тощей кишки шестимесячной свиньи. Импрегнация по Бильшовскому-Грос. Ок.7. Об. 60.

Возрастные изменения интрамурального нервного аппарата толстого отдела кишечника крупного рогатого скота

По данным В.Н.Ильдудовой (1989), мышечно-кишечное нервное сплетение толстого отдела кишечника 6-месячного плода крупного рогатого скота имеет петлистое строение, нервные пучки хорошо импрегнируются. Нейроциты наблюдаются по протяжению нервных пучков, но основная их масса концентрируется в местах перекреста нервных пучков, где формируются ганглии. Большинство интрамуральных нервных клеток морфологически, а, следовательно, и функционально еще не созрели (табл. 2). В этом отношении наши данные согласуются с аналогичными выводам ряда авторов, изучавших возрастную морфологию нервных сплетений пищеварительного тракта крупного рогатого скота, других видов животных и человека (Т.Н.Радостина, 1961; Л.П.Тельцов, 1968; А.Р.Абдулина; Г.К.Жеребцова, Н.А.Герейгов, 1983 и др.).

По данным наших исследований, у 6-месячного плода крупного рогатого скота наряду с незрелыми формами имеются отростчатые нейроциты в мышечно-кишечном сплетении толстого кишечника. Представлены они различной величины униполярными и мультиполярными нейроцитами, что согласуется с данными В.М.Калетина (1970), изучавшего илеоцекальную область кишечника у крупного рогатого скота. Здесь же необходимо отметить, что средний объем ядра и перикариона нейроцитов 6-месячного плода крупного рогатого скота по всей длине кишечника различен, как и величина ядерно-цитоплазменного отношения (табл.2, 3, 4). Так, в слепой кишке показатели объема ядра и перикариона больше, чем в ободочной и прямой кишках, а ядерно-цитоплазменное отношение несколько меньше. Этот факт еще раз подтверждает правильность точки зрения о наличии кранио-каудального градиента ге-

терохронного созревания нейроцитов кишечника (Л.П. Тельцов, 1970; Н.А.Жеребцов, 1983).

Таблица 2

Показатели биометрии нейроцитов мышечно-кишечного нервного сплетения слепой кишки крупного рогатого скота (Р*- 0,5-0,001)

Возраст	Нейроны 1 типа, объем в мкм ³		ЯНО	Нейроны 2 типа, объем в мкм ³		ЯНО
	ядро	пери-карион		ядро	пери-карион	
Плоды 6-мес.	268×13	2630×107	0,11	256×13	2630×107	0,11
Телята новорожд.	313×38	5269×517	0,06	615×35	12722×705	0,05
1 мес.	396×62	5630×480	0,08	726×53	14576×953	0,05
2 мес.	207×17	3923×353	0,05	745×37	14700×665	0,05
4 мес.	313×19	5534×183	0,06	795×46	15934×933	0,05
6.мес.	493×37	6744×435	0,08	820×40	17147×829	0,05
Коровы 3-х лет	766×39	8653×460	0,07	952×12	21809×1259	0,04
10 лет	626×50	6924×454	0,09	1008×63	27916×2071	0,04

Кранио-каудального градиент гетерохронного созревания нейроцитов кишечника подтверждают данные В.М.Калетина (1970) относительно илеоцекальной области кишечника крупного рогатого скота, М.Г.Баймуханова (1970, 1972), изучавшего возрастную морфологию нервных элементов толстого кишечника человека. Толщина нервных пучков одинакова примерно по всей длине кишечной трубки и колеблется от 42 до 47 мкм. В дистальном отделе

кишечника телят пучки прямолинейны, в слепой кишке пучки сильно извитые, что, несомненно, обусловлено возможностью значительного растяжения этого органа. В этот период кишечник готовится к дальнейшему активному функционированию, что сопряжено, в частности, с перестройкой его интрамуральной нервной системы. В нервном сплетении находится большое количество ганглиев, расположенных в местах пересечения нервных пучков. Ганглии различных размеров: в слепой кишке – 186×333 мкм, в ободочной кишке – 184×306 мкм, в прямой – 266×445 мкм и различной формы - округлые, овальные, вытянутые. Соответственно увеличивается и расстояние между ганглиями. Самое большое расстояние между ганглиями наблюдается в слепой кишке - 451 мкм, в ободочной и прямой кишке расстояние в 3 раза меньше и равняется в ободочной кишке - 156 мкм, в прямой - 182 мкм. В сплетении возрастает количество нейроцитов, достигших высокой степени морфологической дифференцировки. Дифференцированные нейроциты по характеру отростков уже можно подразделить на клетки 1-го и 2-го типов Догеля. Клетки 1-го типа имеют до 4-5 коротких просто устроенных дендритов и длинный нейрит. От тел клеток 2-го типа отходят 2-4 длинных отростка, покидающие пределы ганглия.

У новорожденных телят по сравнению с 6-месячными плодами нейроциты изученного сплетения резко увеличивают свой объем.

Дифференциация нейроцитов оболочной кишки протекает несколько ниже, в сравнении со слепой. Величина ядерно-нейроплазменного отношения уменьшается с 0,13 (6-мес. плод) до 0,03 (новорожд).

Нейроциты мышечно-кишечного нервного сплетения прямых кишок, как видно из таблицы 2, увеличивается гораздо меньше, чем нейроциты слепой кишки, а величина их ядерно-нейроплазменного отношения уменьшается до

0,05-0,06.

В течение первого месяца жизни телят мы наблюдали разную интенсивность дифференцировки нейроцитов по длине кишечной трубки. Так, в слепой и прямой кишках значительному объемному увеличению подвержены ядра как нейроцитов 1-го, так и 2-го типов Догеля с некоторым отставанием данного показателя перикариона. Это приводит к некоторому увеличению ядерно-цитоплазменного отношения, что свидетельствует о высокой степени интенсивности биосинтетических процессов в нейроцитах, сопровождающихся развитием дендритного аппарата. Такое же объяснение подобному факту дали Г.К.Жеребцова и Н.А. Жеребцов (1983) при исследовании возрастных особенностей морфологии интрамуральных нейроцитов тонкого кишечника крупного рогатого скота. В то же время у нейроцитов ободочной кишки как 1, так к 2-го типов Догеля наблюдается опережающее увеличение объема перикариона, что сопровождается уменьшением величины их ядерно-цитоплазменного отношения. С увеличением объема ядра и перикариона нейроцитов в первый месяц постнатальной жизни телят резко возрастает суммарная длина дендритов, количество дендритов и количество ветвей 1-го порядка во всех изученных участках. Вместе с тем можно констатировать ускоренное созревание нейроцитов 1-го типа по сравнению с нейроцитами 2-го типа. Жеребцова Г. К. (1973) считает, что причиной такого усиленного роста нервных элементов после рождения является начало активного функционирования кишечника. Мы разделяем такую точку зрения, т.к. это подтверждается в настоящее время многими экспериментальными исследованиями как отечественных, так и зарубежных исследователей.

Таким образом, сравнивая собственные исследования с выводами других исследователей можно заключить, что начало активного функционирования кишечника и пост-

янное раздражение его рецепторов поступающими из кра-ниальных отделов кишечника пищевыми массами является мощным стимулом развития нервноклеточных элементов толстого кишечника телят после рождения.

Что касается изменения общей картины мышечно-кишечного нервного сплетения, то есть размеров ганглиев, расстояние между ганглиями, нервных пучков, то они увеличиваются в размерах вместе с нейронами во всех изученных участках.

Второй месяц постнатальной жизни телят характерен снижением интенсивности морфогенеза нейроцитов 1-го типа Догеля во всех изученных участках толстого кишечника. Но количественные параметры их дендритного аппарата меняются в сторону незначительного увеличения по сравнению с месячным возрастом. Предположительно мы объясняем это сменой типа кормления в данном возрасте. Телята с 20-ти дней начинают получать грубые корма: сено, комбикорма. Это, естественно, ведет к усилению моторной функции кишечника и, следовательно, функциональной нагрузке нейроцитов 1-го типа, что и влечет за собой уменьшение размеров ядра и перикариона (Ю.Я. Гейнисман и др., 1970). Нейроны 2-го типа Догеля в данном возрасте во всех исследуемых участках продолжают расти и развиваться. Это уже морфологически зрелые нервные клетки с малым ядерно-цитоплазмным отношением.

У телят в 4-х месячном возрасте общий вид мышечно-шеечного нервного сплетения толстой кишки мало чем отличается от сплетения у телят 2-х месяцев.

На основании морфологических данных, приведенных в таблице 2, 3, 4 можно констатировать, что в этот возрастной период происходит замедление скорости роста объема перикариона нейроцитов 1-го типа по сравнению с соответствующим показателем ядра во всех участках кишечной трубки. В силу этого наблюдается некоторое уве-

личение ядерно-цитоплазменного отношения, что свидетельствует об усилении биосинтетических процессов в нейронах.

Морфология дендритного аппарата нейронов 1-го типа в данном возрасте во всех исследуемых участках характеризуется незначительным увеличением суммарной длины дендритов при прежнем их количестве, степень ветвления дендритов невелика.

Нейроны 2-го типа увеличиваются в объеме очень незначительно и величина их ядерно-цитоплазменного отношения остается на прежнем уровне.

К началу полового созревания мышечно-кишечное нервное сплетение достигает высокой степени морфологической зрелости, однако и в этом возрасте просматриваются свои особенности развития интрамуральных нейронов, особенно, в ободочной и прямой кишках, где происходит замедление морфогенеза нейронов. Из таблицы 2 видно, что средний объем ядра и перикариона нейронов обоих типов изученных участков кишечника различен. Так, в слепой кишке наблюдается интенсивный морфогенез нейронов обоих типов. Особенно сильно увеличивается ядро нейронов 1-го типа по сравнению с 4-х месячным возрастом.

Объем нейронов обоих типов в ободочной и прямой кишках по сравнению с 4-х месячным возрастом несколько уменьшается.

Незначительное уменьшение объема перикариона нейронов обоих типов в ободочной и прямой кишках в описываемый период при одновременном незначительном уменьшении объема ядра предположительно можно поставить в связь с интенсивным развитием дендритного аппарата. Суммарная длина дендритов увеличивается по сравнению с таковой, в 4-х месячном возрасте. Возрастает и количество ветвей 1-го порядка. Однако, количество дендри-

тов к 6-месяцам уравнивается.

Изучая мышечно-кишечное нервное сплетение толстого кишечника 3-летней коровы, мы убедились, что данное сплетение достигает высокой степени морфологической зрелости, включая все компоненты: толщину нервных волокон, размеры ганглиев, количество нервных клеток. Увеличение размеров ганглиев происходит как в результате увеличения количества нервных клеток в них, так и, главным образом, за счет увеличения объема самих нейроцитов. Нейроциты мышечно-кишечного сплетения 3-х летней коровы достигают наивысшего развития. Это же было показано исследователями в рубце и сычуге крупного рогатого скота (Н.П. Перфильева, 1983), в тонком кишечнике крупного рогатого скота Г.К.Жеребцова, Н.А. Жеребцов, (1983), в илеоцекальной области кишечника крупного рогатого скота (В.М.Калетин, 1970).

Анализируя показатели объема ядра и перикариона нейроцитов обоих типов мышечно-кишечного сплетения толстого кишечника во всех изученных участках (табл.2), мы обнаружили в основном единый характер - увеличение всех показателей. Пик подъема приходится на 2-летний возраст. В данном возрасте у нейроцитов 1-го типа во всех изученных участках интенсивно увеличивается объем ядра на 55% в слепой кишке, на 35 % в ободочной, и на 95% в прямой. Прирост объема перикариона составляет соответственно 38, 28 и 78 %.

Это приводит к увеличению ядерно-цитоплазменного отношения до 0,08-0,09. Рост объема перикариона несколько снижен по сравнению с ядром, по-видимому, потому, что в данном возрасте интенсивно увеличивается суммарная длина дендритов, их количество и количество ветвей 1-го порядка во всех трех кишках. У нейроцитов 2-го типа, наоборот, рост объема перикариона опережает таковой ядра, ядерно-цитоплазменное отношение уменьша-

ется до 0,04 в слепой, до 0,06 в ободочной и до 0,03 в прямой кишках. Зрелость нервного аппарата в этом возрасте, несомненно, связана с полным становлением деятельности пищеварительного тракта крупного рогатого скота.

В мышечно-кишечном нервном сплетении толстого кишечника крупного рогатого скота, мы наблюдали в значительном количестве нейроны 2-го типа во всех исследованных участках, в том числе и в прямой кишке. Наши данные в этом вопросе согласуются с данными других авторов (Л.П. Тихонова, 1958, 1960; В.К. Лиховоз, 1971; Н.А. Куропаткин, 1973 и др.). Нейроны 2-го типа в ганглиях мышечно-кишечного нервного сплетения всех трех исследуемых участках толстого кишечника быстро развиваются во все изученные возрастные периоды. Пика роста они достигают в 2-летнем возрасте. Их чувствительной природой объясняется, по-видимому, ускоренное их развитие в разные периоды постнатальной жизни крупного рогатого скота.

Возрастные изменения нейроцитов мышечно-кишечного нервного сплетения толстой кишки 10-летних коров сводится к изменению структуры, включая все компоненты клетки: ядро, перикарион, отростки. Наблюдается уменьшение объема нейроцитов 1-го типа как ядра, так и перикариона во всех трех кишках. Нейроны 2-го типа слепой и ободочной кишки продолжают дальнейший свой рост и развитие, увеличивается средний объем как ядра, так и перикариона. Ядерно-цитоплазматическое отношение уменьшается до 0,04.

Дегенерацию интрамуральных нейроцитов в кишечнике старых коров описал В.М.Калетин (1970). По нашим данным, дегенеративные процессы выражаются в гипотрофии тел нейроцитов, усиленном их сродстве к серебру, сморщивании ядер и их кариолизисе. Со стороны дендритов наблюдаются признаки распада, огрубение и уменьше-

ние как их количества, так и суммарной длины. Причем такого рода изменения наблюдаются чаще среди нейроцитов 1-го типа мышечно-кишечного сплетения во всех исследуемых участках толстой кишки.

Меняет свой рисунок и нервное сплетение - уменьшается размер петель, величина ганглиев, нервные пучки истончаются. Наблюдаются варикозные расширения и фрагментация нервных волокон.

Анализ результатов собственных исследований и сравнение их с данными литературы позволяют констатировать, что пре- и постнатальный морфогенез интрамуральной нейроны толстого кишечника крупного рогатого скота имеет существенные специфические особенности, главной из которых является более ранний морфогенез нейроцитов в последней трети пренатального и в первый месяц постнатального развития, что необходимо учитывать при разработке физиологических основ новых технологий содержания и рациональных способов кормления телят.

Влияние раннего отъема поросят на некоторые показатели морфогенеза стенки дна желудка и тощей кишки и их нервного аппарата

За последние годы отмечается значительный рост интенсификации отрасли свиноводства. Одна из важнейших проблем свиноводства - выращивание поросят в подсосный период. Она включает ряд таких важных вопросов, как влияние кормления, содержания и других факторов окружающей среды на рост и развитие животных.

Многочисленными исследованиями (Ю.И. Пантелимонов, 1967; В.Г. Куземкин, 1968; Б.А. Лебедев, 1972 и другие) показано существенное влияние раннего отъема поросят на их рост и развитие, а, следовательно, на экономиче-

ские показатели. Известно также, что среди систем органов, обеспечивающих рост и развитие животных, важная роль принадлежит органам пищеварения и пищеварительному аппарату. Данные специальной литературы свидетельствуют о существенном влиянии на морфогенез указанных органов таких факторов, как возрастные (К.Б.Свечин, 1967; Н.А.Жеребцов, 1979, и др.), кормовые (В.В.Малашко, 1983). В доступной литературе мы не нашли достаточно полных сведений о влиянии раннего отъема поросят на морфогенез органов пищеварения и их иннервационного аппарата. В то же время эти сведения помогут более глубокому пониманию механизма реакции организма со стороны желудочно-кишечного тракта в ответ на ранний перевод животных на растительный корм.

По данным ряда авторов возрастные изменения морфология желудочно-кишечного тракта заключаются в увеличении линейных размеров пищеварительных органов, а также в утолщении их стенок за счет увеличения толщины слизистой и мышечной оболочек. В этом отношении наши данные согласуются, в частности, с исследованиями А.В.Квасницкого и К.Б.Свечина.

Мы наблюдали за развитием железистого и мышечного аппарата желудка и тощей кишки поросят раннего и традиционного отъемов (табл.2). По нашим данным, уже в двухмесячном возрасте имеются различия толщины стенок указанных органов у поросят опытной и контрольной групп. Больше оказалась толщина слизистой оболочки желудка и тощей кишки, а также толщина мышечной оболочки тощей кишки у опытных поросят. Это, на наш взгляд, является реакцией пищеварительного аппарата на ранний ввод кормов растительного происхождения. Данный аппарат более развит у поросят раннего отъема. Этот факт является подтверждением мнения большинства авторов о лучшем развитии пищеварительных органов у жи-

вотных раннего отъема.

Показатели морфометрии стенок желудка и тощей кишки в начале исследования (2 месяца) не могли не отразиться на темпах нарастания толщины оболочек указанных органов животных опытной и контрольной групп в процессе морфогенеза.

Следует отметить, что к 9 месяцам некоторые показатели морфометрии стенок дна желудка и тощей кишки животных опытной и контрольной групп выравниваются. Следовательно, морфология стенок пищеварительных органов и их развитие подвержены существенному влиянию раннего перевода поросят на растительный корм, что выражено в разных показателях морфометрии стенок органов пищеварения опытных и контрольных животных в начале и разных темпах нарастания толщины этих стенок в ходе исследования.

Отрицательного влияния раннего отъема поросят на изученные показатели органов пищеварения нами не отмечено. К концу исследования эти показатели морфометрии стенок желудка и тощей кишки у животных разных сроков отъема выравниваются.

Согласно литературным данным вопрос о микроморфологии иннервационного аппарата желудка и кишечника животных и человека остается и поныне актуальным. Наши данные, а также данные исследователей, изучавших возрастную морфологию экстра- и интрамурального нервного аппарата желудочно-кишечного тракта животных и человека (Д.И. Голуб, 1951; С.И. Колосова, 1963; А.В. Вагапова, 1957; Р.С. Киселева, 1967; Н.Г. Колосов, 1968; Е.П. Мельман, 1970; Н.А. Жеребцов и соавторы, 1972; И.И. Бобрик, 1972; Г.К. Жеребцова, 1973 и др.) свидетельствуют о возрастных изменениях объемов ядра и цитоплазмы нейроцитов, величины ядерно-цитоплазменного отношения, структур дендритного аппарата у поросят разных сро-

ков отъема. Эта разница отмечена с двухмесячного возраста, когда у поросят раннего отъема нейроны чревного ганглия оказались в 1,5 раза, а их ядра в 2 раза крупнее, чем у поросят традиционного отъема. Вследствие этого темпы нарастания объема нейронов и их ядер у контрольных животных в возрасте от 2-х до 4-х месяцев оказались выше, чем в опыте.

При исследовании морфологии нейронов межмышечного сплетения дна желудка поросят раннего и традиционного отъемов также отмечено, что в начале исследования у опытных поросят объем нейроцитов и их ядер в ганглиях указанного сплетения больше, чем у контрольных животных. В ходе эксперимента эти показатели выравниваются, и к концу его достоверной разницы между опытом и контролем нет.

При изучении морфологии мышечно-кишечного сплетения тощей кишки в начале исследования достоверной разницы показателей морфометрии нейроны у опытных и контрольных поросят не установлено. Однако, темпы нарастания объема нейронов обоих поросят контроля в возрасте от 2-х до 4-х месяцев значительно выше, чем у опытных животных. Далее также отмечается тенденция к выравниванию этих показателей. Следует отметить, что разница объемов исследуемых нейроцитов поросят опыта и контроля не могла не отразиться на ядерно-цито-плазменном отношении. Большинство исследователей указывают на снижение этого показателя с возрастом. В нашем исследовании это утверждение применимо лишь к животным опытной группы. У поросят традиционного отъема мы наблюдаем повышение этого морфологического показателя к окончанию эксперимента при исследовании нейронов мекмышечного сплетения дна желудка и мышечно-кишечного сплетения тощей кишки. Очевидно, это связано с тем, что морфогенез нейроцитов у контрольных животных в девятимесяч-

ном возрасте еще не заканчивается.

Причиной ускоренного развития нервных клеток в начале опыта у поросят раннего отъема мы склонны считать ранее по сравнению с контролем раздражение их кормами растительного происхождения.

Причиной колебаний интенсивности названных морфологических изменений нейронов мы склонны считать смену режима кормления и перевод животных из одной технологической группы в другую. К аналогичному заключению пришла В.Н.Ильдудова (1966), исследуя нейроциты мышечно-кишечного сплетения толстой кишки крупного рогатого скота в возрастном аспекте.

В ходе исследования нами показана прямая зависимость размеров нейроцитов от толщины стенок пищеварительных органов. Это согласуется с данными Б.П.Кельмана (1970), которой указывал, что с развитием органов пищеварения и утолщением их стенок происходит увеличение размеров ганглиев и активная дифференциация нервных клеток.

Мы разделили исследуемые нервные клетки на три группы: крупнее, средние и мелкие, причем из числа нейронов чревного ганглия к крупным мы относили клетки объемом свыше 20 тыс. мкм³, мелким - до 10 тыс. мкм³, а из числа нейронов межмышечного сплетения два желудка и мышечно-кишечного сплетения тощей кишки крупными мы сочли клетки объемом свыше 8 тыс. мкм³, а мелкими - до 4 тыс. мкм³. В ходе исследования нами установлено, что с возрастом количество мелких нейроцитов во всех исследуемых участках и у опытных, и у контрольных животных уменьшается, тогда как количество средних и крупных клеток увеличивается, но не в одинаковой степени. По нашему мнению, разнообразие величины нервных клеток объясняется различной степенью их дифференциации, на что указывал Ю.М.Жаботинский (1937).

В нашем исследовании мы наблюдали нервные клетки разнообразной формы. Чаще встречаются нейроны овальной формы, реже - округлой, что, по мнению Ю.М.Жаботинского (1937), зависит от характера и места выхода дендритов. Ядра нервных клеток имеют чаще овальную форму, причем расположение их в клетке во всех исследованных участках не одинаково. В нейронах межмышечного сплетения дна желудка и мышечно-кишечного сплетения тощей кишки ядра клеток располагаются исключительно эксцентрично, в то время, как в нейронах чревного ганглия ядра клеток в начале исследования большей частью располагаются эксцентрично, а к концу эксперимента - ближе к центру. По мнению Ю.М. Жаботинского (1937) и других исследователей, эксцентричное расположение ядер в нервных клетках вегетативной нервной системы является закономерностью. В.И. Бубнов (1961) в чревном ганглии чаще встречал нервные клетки с центральным расположением ядра, а в интрамуральных ганглиях желудочно-кишечного тракта - с эксцентричным.

Вопрос о межнейронных отношениях между нервными клетками в настоящее время остается актуальным. Нами неоднократно отмечалось полярно-групповое расположение нейроцитов обоих типов Догеля в тощей кишке. Н.Г. Колосов (1964, 1968) предполагает наличие синаптической связи между ними. Основанием для такого предположения ему послужил тот факт, что отростки псевдоунолярных клеток в сторону нейронов I типа. Аналогичную картину наблюдала Г.К.Жеребцова (1973). Однако, наблюдать синаптическую связь между названными категориями нейронов исследователям, по их словам, не удалось также как и нам, в связи с малой разрешающей способностью световой микроскопии, хотя часто приходилось видеть, как отростки нейронов 2 типа проходят через зоны расположе-

ния клеток I типа. Кроме того, в тощей кишке мы обнаружили скопления нервных клеток 2 типа Догеля, направленные своими отростками в центр этих скоплений, образуя так называемые дендритические клубки, подобные таковым, обнаруженным В.В. Бубновским (1961) в верхнем шейном и звездчатом узлах.

4.2. Закономерности морфогенеза нервных стволов

Н.А. Жеребцовым (1959) изучалось внутривольное строение седалищного, большеберцового и малоберцового нервов у овец, коз и собак. У овец и коз указанные нервы многопучковые, а у собак — однопучковые, у первых слабо развит эпиневрй и сильно — периневрй, у вторых — наоборот. Но у тех и других проводники, происходящие из различных сегментов, занимают по ходу соответствующего нерва до некоторой степени определенное положение, особенно в проксимальных частях нервов. Аналогичные факты установлены В.Г. Курковским (1935) в седалищном нерве лягушки и И.Д. Хлопиной (1954) — у кролика.

Внутривольное сплетение в стволах большеберцового и малоберцового нервов у мелкого рогатого скота и собак наиболее выражено в местах массового ветвления нервов — на уровне средней трети бедра. Аналогичные факты отмечены в работах лаборатории Н. И. Одноралова (1951-1958). В кожных и суставных ветвях нервов сплетение менее выражено, чем в мышечных и смешанных.

Точка зрения В.В. Воронина (1946), что внутривольное сплетение образуется при врастании соединительной ткани в первичный пучок нервных волокон, не объясняет наличия густого сплетения на определенных участках протяжения нерва и неодинаковую выраженность сплетения в нервных ветвях, иннервирующих функционально различные органы. Автор аргументирует свой вы-

вод тем, что в межреберных нервах, несмотря на сохранение метамерности, сплетение гуще, чем в нервных стволах конечностей, где метамерность затушевана. С другой стороны, объяснение внутривольного сплетения смешиванием в процессе эволюции мышечной массы различных сегментов и смещением мышц не объясняет факта, приведенного Ворониным.

Известно, что двигательные и чувствительные нервные волокна, как правило, самостоятельно отходят от спинного мозга. Известно также, что, например, мышцы иннервируются смешанными нервами, что подтверждается и нашими исследованиями. Отсюда неизбежно смешивание и сплетение различных нервных проводников, проходящих из разных источников (дорзальные и вентральные корешки) при формировании органических нервов. Мы не отрицаем также влияния на образование сплетений смещения мышц и утери ими метамерности.

Как уже было отмечено, нервные проводники различных сегментов имеют тенденцию на возможно большем протяжении сохранять свою топографическую самостоятельность, то есть занимают по ходу нерва в известной степени самостоятельное положение. С другой стороны, мышца как морфологически в той или иной степени обособленный орган обуславливает в силу своей подвижности и других условий морфологическую обособленность своего нерва. Эти два фактора, действующие в противоположных направлениях, и обуславливают, на наш взгляд, наибольшую густоту внутривольного сплетения в определенном участке протяжения нервного ствола, а именно, в местах массового ветвления нерва.

Факт сильно выраженного сплетения в межреберных нервах мы объясняем тем, что эти нервы по своему ходу должны постоянно ветвиться, так как по существу они от начала до конца проходят внутриорганно и, кроме того,

органы, иннервируемые ими, функционально разнообразны (кожа, мышцы, надкостница, сосуды) и расположены в непосредственной близости друг от друга.

Исследованные нами мышцы заднебедренной группы получают нервные проводники от двух или трех сегментов каждая. Таким образом, наши данные подтверждают положение о полисегментной иннервации мышц.

Одни авторы многосегментную иннервацию мышц объясняют различным составом мышечных волокон (тонических, тетанических и смешанных) и преимущественно самостоятельным выходом из спинного мозга тонических и тетанических нервных волокон (Е. К. Жуков, Куффлер, 1942), другие (большинство) — слиянием в процессе филогенеза мышечной массы нескольких сомитов в одну мышцу. При этом предполагается, что мышца сохраняет первичную иннервацию от тех сегментов, из мышечной массы которых она образовалась. Наши данные, однако, показывают, что в некоторых случаях происходит увеличение массы одного сегментального нерва за счет уменьшения другого. Например, у коз седалищный нерв в большинстве случаев образуется, главным образом, последним поясничным и первым крестцовым нервами и лишь в очень незначительной степени — вторым крестцовым. В отдельных же случаях второй крестцовый нерв превосходит по своему диаметру последний поясничный, который соответственно уменьшается. В таких случаях проводники второго крестцового сегмента участвуют в иннервации таких мышц, которые в большинстве случаев они не иннервируют. И наоборот, Шеррингтон, например, экспериментально доказал трехсегментную иннервацию односегментных мышечных образований.

На основании изложенного мы считаем многосегментальную иннервацию скелетных мышц результатом, с одной стороны, многосегментности образования последних,

а с другой, — тенденции к обеспечению обходных путей иннервации.

О морфологии нервных волокон в нервах скелетных мышц

В составе исследованных нервов нами установлены следующие разновидности нервных волокон:

- мякотные толстого калибра (16—24 микрон) — характерны частыми насечками Лантерманна и слабо выраженными перехватами Ранвье;

- мякотные среднего калибра (8—15 микрон) — насечки более редки, перехваты хорошо выражены;

- мякотные тонкого калибра (4—7 микрон) насечки очень редки, перехваты также хорошо выражены;

- бедные мякотью и безмякотные волокна диаметром 1—3 микрона с веретенообразными ядрами шванновской оболочки;

- тонкие мякотные волокна с перехватами, но без насечек с овальными ядрами шванновской оболочки — встречаются редко.

До сих пор нет еще единого мнения о функциональных особенностях морфологически различных групп нервных волокон, хотя сам факт существования этих особенностей признается большинством исследователей. Имеются данные, что к функционально различным группам мышц подходят различные по составу нервных волокон нервы. Однако имеющиеся в этой области данные незначительны и нуждаются в дальнейшей разработке.

Хей утверждает, что подошвенная (тоническая, красная) мышца у кошки иннервируется волокнами очень тонкого диаметра. Фернанд и Енг подтверждают это, но не считают, что данное положение относится ко всем красным мышцам кошки и склонны связывать это с положением мышцы на конечности и уровнем возникновения нерва.

У кошки же Граф, подтверждая данные Хея, сравнивал большую приводящую (белую) и полусухожильную (красную) и в отношении последней его данные совершенно противоположны данным Фернанда и Енга. Н. В. Михайлов показывает, что в нервах статодинамических мышц безмякотных нервных волокон со своеобразной формой ядер шванновской оболочки больше, чем в нервах динамических мышц. Эти данные согласуются с данными Хея.

Наши данные противоречат данным Хея. В большинстве исследованных нервов статодинамических мышц мы не обнаружили преобладания количества безмякотных волокон по сравнению с таковыми в нервах динамических мышц.

Функциональное значение диаметра нервного волокна также до сих пор целиком не ясно. Если встать на точку зрения Эклеса и Шеррингтона, которые предполагают, что диаметр волокна связан с количеством иннервируемых им мышечных волокон, то преобладающее количество мякотных волокон в нервах исследованных нами статодинамических мышц становится понятным. В этих мышцах физиологический поперечник резко превосходит анатомический, поэтому мышечных волокон в них относительно больше, чем в динамических мышцах. Наши данные показывают, что на 1 см^2 физиологического поперечника в динамических мышцах приходится значительно больше нервных волокон, чем в статодинамических мышцах.

Наши данные (табл.3) показывают также, что мышцы динамические на единицу своего веса получают нервных волокон значительно меньше, чем статодинамические. Эти данные противоположны результатам исследований А. Ковешниковой, которая подсчитывала нервные волокна на поперечных срезах мышечных нервов у белых крыс. Наши данные позволяют предполагать наличие прямой зависимости между количеством мышечных и нервных волокон,

иннервирующих их.

Мы не нашли резких границ между отдельными, близко стоящими друг к другу разновидностями нервных волокон, например, между мякотными толстого и среднего калибра. Как правило, встречаются переходные формы. Даже если взять тонкие безмякотные волокна с веретенообразными ядрами шванновской оболочки и толстые мякотные и сопоставить с другими, описанными разновидностями нервных волокон, то можно видеть, что последние являются переходными формами между двумя крайними разновидностями. Имеются специальные исследования (Латышев, 1957), показывающие, что с возрастом увеличивается количество мякотных волокон, а безмякотных - уменьшается. Сказанное свидетельствует о высокой пластичности, возрастной и приспособительной изменчивости нервной периферии.

Об источниках иннервации мышц бедра и голени

Под источником иннервации отдельного органа мы понимаем периферический нерв, ветви которого полностью или частично разветвляются в этом органе.

Периферический нерв, как известно, представляет комплекс нервных волокон, объединенных в один ствол соединительнотканными оболочками. В этот комплекс могут входить нервные волокна различного происхождения (дорзальные и вентральные корешки, симпатические волокна), строения, идущие к различным органам и тканям. Нервы, как известно, также идут к органам кратчайшим путем, занимая при этом защищенное положение (в смысле защиты от давления, растяжения, внешних травматических воздействий). Но наиболее защищенный путь не всегда является кратчайшим. В этом случае ход нерва определяется степенью преобладания и важности одного из этих факторов.

Таблица 3

**Морфологические показатели некото-
рых мышц задней конечности у лошади и
собаки**

Показатели	Название мышц					
	У лошади		У собаки			
	полусухожильная	поверхностн. пальцевый сгибатель	полусухожильная	полуперепенчатая	икроножная латеральная	поверхностн. пальцевый сгибатель
Вес мышцы, в граммах	720	82	33	90	19,5	25
Длина мышечных пучков, в см.	18	0,2	10,5	15	1,3	1,3
Анатомический поперечник, в см ²	42,7	4,6	3	6	2,8	2,2
Физиологический поперечник, в см ²	43	400	3	6	10,5	19
Количество нервных волокон в мышечном нерве	8100	3600	954	2040	1088	1670
На 1 г веса мышцы приходится нервных волокон, всего	11	45	29	22	56	67
В том числе (в процентах):						
мякотных толстого калибра	38	38,4	47	46	43	50
мякотных среднего калибра	7,7	11,6	10	8	9	11,4
мякотных тонкого калибра	11,6	20	11	10	10	6,8
Безмякотных и бедных мякотью волокон с веретенообразными ядрами шванновской оболочки	42,7	30	32	36	38	31,8
На 1 см ² физиологического	190	7	318	340	103	88

поперечника приходится нервных волокон, всего						
--	--	--	--	--	--	--

Если иннервируемые органы расположены далеко от нервных центров и близко друг от друга, то нервы к ним проходят на некотором расстоянии общим путем, пока удаленность органов друг от друга не станет настолько очевидной, что фактор кратчайшего пути станет решающим и вызовет разделение нервного ствола на соответствующее число ветвей. Например, большеберцовый и малоберцовый нервы у исследованных нами животных идут вместе до области подколенной ямки и только здесь расходятся, так как область иннервации одного находится на плантарной поверхности голени, а другого — на дорзальной.

Наличие нескольких источников иннервации может быть обусловлено большой величиной и относительной близостью иннервируемого органа к нервным центрам, отсутствием преимуществ (в смысле краткости пути и защищенности положения) одного пути нервных проводников перед другими, или тем и другим вместе. В этих случаях мы и наблюдаем так называемые «комплексы» нервов (по В. Н. Шевкуненко).

В отношении источников иннервации четырехглавой мышцы бедра и мышц голени наши данные согласуются с литературными. В отношении же источников иннервации мышц заднебедренной группы наши данные несколько расходятся с литературой. Так, в отношении двуглавой мышцы бедра А. И. Акаевский указывает, что она у лошади иннервируется ветвями каудального ягодичного, седалищного и бедренного каудального кожного нервов. По нашим данным, эта мышца у лошади и рогатого скота иннервируется ветвями только каудального ягодичного и седалищного нервов. Полусухожильная мышца у лошади, по данным Колесникова В.В., иннервируется кроме седалищ-

ного и каудального кожного бедренного нервов также ветвью каудального ягодичного, чего мы не обнаружили. В этих случаях наши данные сходны с таковыми Н. И. Акаевского (1943).

Полуперепончатая мышца у лошади, по данным упомянутых авторов, иннервируется ветвями седалищного и каудального прямокишечного нервов, тогда как нами установлено, что ветвь каудального прямокишечного нерва лишь прободает проксимальное сухожилие полуперепончатой мышцы и разветвляется затем в коже задней поверхности бедра.

Четырехглавая мышца бедра и мышцы области голени иннервируются каждая от одного нервного источника.

О местах вступления нервов в мышцы

Понятием «место вступления нерва в мышцу» мы определяем тот участок поверхности мышцы, к которому подходит мышечный нерв и где начинается его погружение в мышечную массу. В большинстве случаев здесь происходит первичное ветвление нерва на основные внутримышечные ветви.

Как наши данные, так и данные других исследователей показывают, что нервы вступают в мышцу с внутренней, то есть защищенной поверхности. Если мышца непосредственно прилежит к кости, срастается с ней, то нервы вступают в мышцу с наружной поверхности. Но в этом случае они, как правило, защищены снаружи другими, более поверхностными мышцами. Отмечено также, что нервы в большинство мышц вступают ближе к проксимальному концу их, то есть ближе к нервному центру. Наши данные показывают, что чем дистальнее расположена мышца на конечности, тем более проксимален уровень вхождения в нее нерва.

Н.В. Михайлов утверждает, что нервы вступают в мышцу в пункте наибольшей концентрации мышечной

ткани, что предохраняет нерв от давления, возникающего при растяжении мышцы. Но в некоторых мышцах в силу специфического их строения и расположения может иметь место несоответствие топографии нервных ворот указанному условию. Например, в поверхностный пальцевый сгибатель у всех исследованных животных нерв вступает в проксимальную треть, а пункт наибольшей концентрации мышечной ткани находится в средней или даже дистальной трети мышечного брюшка. Далее Михайлов и Юдичев Ю. Ф. указывают, что нерв вступает в мышцу ближе к той ее точке, которая является относительно более неподвижной в момент работы данной мышцы. Это предохраняет нерв от растяжения. Следовательно, собственные и литературные данные показывают, что нервные «ворота» располагаются в наиболее защищенном положении ближе к нервному центру.

Г.Швальбе (1879) обуславливает место вхождения нерва в мышцу геометрическим центром последней, то есть ставит в зависимость место вхождения мышц от формы мышцы, не учитывая других факторов.

В большинстве случаев нерв еще до вступления в мышцу разделяется на несколько внутримышечных нервов. Это выражено особенно ярко в том случае, если направление внутримышечных ветвей резко отличается от направления подходящего к мышце нерва. Иногда к мышце от одного нервного источника подходят несколько нервных ветвей и вступают в нее в различных местах. В этом случае первичное ветвление мышечного нерва происходит за пределами мышцы, и нервные ветви идут от нервного источника к своему участку иннервации мышцы кратчайшим путем. Во многих случаях первичное ветвление мышечных нервов происходит между отдельными мышцами, головками мышц или их частями, например, ветвление нервов в полуперепончатой мышце собаки, глу-

боком пальцевом сгибателе у лошади и рогатого скота, между мышцами спинковой поверхности голени. Как правило, в таких случаях эти мышцы, головки мышц или их части малоподвижны относительно друг друга, тесно соединены или срослись между собой, то есть представляют единый морфофункциональный комплекс. Наоборот, чем яснее выражена морфологическая самостоятельность мышцы, тем концентрированнее входят в нее нервы, то есть ветвление их начинается уже внутри мышцы, например, вступление нерва в дистальный сегмент полусухожильной мышцы у исследованных животных.

Следовательно, место вхождения нерва в мышцу определяется комплексом условий, а именно: взаиморасположением мышцы и нервного источника, формой и внутренним строением мышцы, ей взаиморасположением с окружающими органами, близостью к фиксированной точке и др. Все эти факторы отражают общую закономерность хода нервов — кратчайший путь в наиболее защищенном положении.

В исследованные нами мышцы нервы входят в области бедра на уровне проксимальной и средней трети бедра, в области голени — на уровне проксимальной трети голени.

О разветвлении нервов внутри мышц

Данные наших исследований, как и данные других авторов, показывают большое разнообразие картин внутримышечного разветвления нервов. Это обстоятельство и является, по-видимому, главной причиной противоречивости литературных данных. Некоторые авторы картину внутримышечного разветвления нервов ставят в зависимость от отдельных факторов, например, от угла вхождения нерва в мышцу, расположения мышечных пучков и т. д. Многие исследователи отмечают, что внутримышечное разветвление нервов зависит от формы и внутреннего

строения мышцы, что подтверждается и нашими исследованиями. Но это принципиально верное положение слишком обще и поэтому не выражает полностью сущности явлений. Наиболее точным и выразительным мы считаем определение Н. В. Михайлова, что нервы в мышце ветвятся радиально от места вступления. В сторону большей мышечной массы идут более крупные ветви нервов, и наоборот.

Прохождение нерва внутри мышцы является лишь определенным, пусть несколько специфичным отрезком пути нервных волокон от нервного центра до окончания. Поэтому ход и ветвление нерва в мышце определяется прежде всего теми же закономерностями, что и вне её. Из этого следует, что внутримышечные нервы от места вступления в мышцу до своего конечного разветвления идут кратчайшим путем. Радиальное их ветвление и является выражением этой закономерности.

Для более полного выявления закономерностей внутримышечного хода и ветвления нервов необходимо знать, иннервируется ли отдельное мышечное волокно одним нервным окончанием или несколькими, в одном пункте своего протяжения или в нескольких, через определенные промежутки или беспорядочно, сколько мышечных волокон может иннервировать одно нервное волокно и т. д. Имеющиеся в этой области морфологические исследования малочисленны и не решают полностью указанных вопросов, однако, позволяют высказать некоторые соображения. Так, Мавринской Л. Ф. и другими авторами установлено, что каждое мышечное волокно иннервируется не менее, чем одним нервным окончанием. Фейндел указывает, что один аксон может иннервировать до 14 удалённых друг от друга мышечных волокон. Агдур установил полисегментную иннервацию отдельных мышечных волокон. Многие авторы отмечают, что в мышцах с длинными мы-

шечными волокнами разветвление внутримышечных нервов ограничивается средней частью мышцы (Келликер, Синельников и др.). Это подтверждается гистологически (Ковешникова, Лежава и др.). Физиологами установлена меньшая активность проксимальных и дистальных участков мышц по сравнению со средними. На основании собственных исследований мы хотя и не можем утверждать наличие «безнервных» участков, однако можем отметить в мышцах динамического типа строения наибольшую концентрацию внутримышечных нервов в области вхождения нерва в мышцу и прилегающих участков. Исходя из изложенного можно предположить, что соприкосновение нервных окончаний с мышечными волокнами может ограничиться определенным участком.

С другой стороны, наши данные показывают, что мышцы статодинамические, то есть обладающие сравнительно с динамическими очень большим количеством мышечных волокон, получают на единицу своего веса значительно больше нервных волокон, чем динамические, где мышечные волокна длинные, но число их сравнительно невелико. Эти данные позволяют предположить наличие прямой зависимости между числом мышечных и нервных волокон.

Исходя из изложенного, мы пришли к заключению, что форма мышц обуславливает направление основных внутримышечных нервов, а внутреннее строение мышц — специфическую картину их разветвления. В плоских мышцах нервы разветвляются в одной плоскости (передняя большеберцовая у лошади, рогатого скота), в толстых мышцах — во многих плоскостях (большинство мышц). Удлиненная форма мышцы во многих случаях обуславливает наличие длинных внутримышечных нервов, идущих параллельно продольной оси мышцы, и коротких поперечных. В мышцах, приближающихся по форме к кубической

или шаровидной, все нервные ветви приблизительно одинаковы. Разумеется, что во всех случаях картина внутримышечного ветвления нервов во многом зависит от места их вступления в мышцу.

Обычно исследователи выделяют два основных типа внутримышечного разветвления нервов: магистральный и рассыпной и, кроме того, смешанный. Ярким примером магистрального типа нам кажется ветвление межреберных нервов. Если принять комплекс мышц одного межреберного пространства за одну мышцу, мы видим, что нерв вступает в проксимальный конец мышцы. Чтобы достичь дистально расположенных сравнительно коротких мышечных пучков, он идет параллельно длинной оси мышцы, пересекая косо расположенные мышечные пучки, и по ходу постоянно отдает последним тонкие веточки.

Те же взаимоотношения мы наблюдаем в мышцах конечностей. Магистральный тип ветвления чаще встречается в длинных, веретенообразных статодинамических мышцах, когда нерв вступает в проксимальный конец мышцы. Например, боковой пальцевый разгибатель у лошади, поверхностный пальцевый сгибатель у рогатого скота и др. Рассыпной тип ветвления наблюдается, как правило, в коротких, широких и толстых мышцах с длинными мышечными пучками.

Ввиду того, что каждое мышечное волокно должно быть иннервировано, в стато-динамических мышцах, где мышечные волокна относительно короткие, мы наблюдаем в отличие от динамических мышц более равномерное распределение внутримышечных нервов во всех участках мышечного брюшка.

Расходясь радиально от места вступления в соответствии с направлением иннервируемой мышечной массы, внутримышечные нервы идут независимо от направления мышечных пучков. Наоборот, как это отмечено ранее нами

(1956) и другими исследователями (Юдичев, 1958), внутримышечные нервы, как правило, пересекают мышечные пучки, что позволяет кратчайшим путем иннервировать большее число мышечных волокон.

Проходя к месту своего назначения кратчайшим путем, крупные внутримышечные нервы занимают при этом наиболее защищенное положение. Наши данные подтверждают мнение других авторов (Михайлов, Юдичев), что нервы проходят в большинстве случаев около сухожильных прослоек, что предохраняет их от растяжения. Приведенные факты являются выражением общей закономерности внутримышечного хода и ветвления нервов: кратчайший путь в наиболее защищенном положении.

Мы не согласны с тем, что динамические мышцы иннервируются относительно более крупными ветвями нервов, чем статодинамические мышцы. Наоборот, подсчетом нервных волокон в нервах того и другого типа мышц нами установлены обратные отношения. Многими исследователями (Васнецов, Михайлов, Рыжих, Юдичев и др.) отмечено участие внутримышечных нервов в иннервации прилежащих органов — костей, связок, суставов и др. Это подтверждается и нашими исследованиями. На этом основании указанными авторами выдвинуто положение о морфологических комплексах органов, имеющих общий источник иннервации.

Иннервацией внутримышечными нервами сухожильных образований и сосудов мышц в значительной степени объясняется и различный состав нервных волокон в нерве одной скелетной мышцы.

ВЫВОДЫ

1. Малоберцовый нерв у мелкого рогатого скота образован пучками последнего поясничного и первого крестцового сегментальных нервов, у собак — пучками двух

последних поясничных, причем преобладающее количество нервных пучков у тех и других происходит из краниального сегментального нерва.

2. Большеберцовый нерв у мелкого рогатого скота образован пучками последнего поясничного и первых двух крестцовых сегментальных нервов, а у собак - пучками двух последних поясничных и первого крестцового. Преобладающее количество нервных пучков у тех и других происходит из среднего сегмента.
3. Заднебедренные мышцы, четырехглавая мышца бедра и мышцы голени иннервируются у лошадей и рогатого скота от трех последних поясничных и первых двух-трех крестцовых, а у собак – от четырех последних поясничных и первых одного-двух крестцовых спинномозговых нервов.
4. У лошадей и рогатого скота двуглавая мышца бедра иннервируется ветвями каудального ягодичного и седалищного нервов. Полусухожильная мышца у лошадей — ветвями каудального кожного нерва бедра и седалищного нерва. Все заднебедренные мышцы собаки, полуперепончатая и полусухожильная мышцы рогатого скота и полуперепончатая мышца лошади иннервируются ветвями седалищного нерва. Четырехглавая мышца бедра у исследованных животных иннервируется бедренным нервом, мышцы епинковой поверхности голени — ветвями малоберцового, а мышцы плантарной поверхности — ветвями большеберцового нерва.
5. Седалищный нерв у овец и коз многопучковый (на уровне седалищного бугра 50—60 пучков). Его внутривенное строение представляет редкопетлистое сплетение, наиболее выраженное в местах его ветвления.
6. Большеберцовый и малоберцовый нервы у мелкого рогатого скота также многопучковые, а у собак — однопучковые.

7. Из трех сегментальных нервов, образующих седалищный нерв у овец, коз и собак, пучки краниального сегмента располагаются по ходу малоберцового нерва в краниомедиальной части его поперечного сечения, а в большеберцовом в краниолатеральной. Пучки каудального сегмента проходят в каудальной части большеберцового нерва.
8. Заднебедренные мышцы и мышцы голени иннервируются пучками нервных волокон от двух или трех сегментальных нервов каждая.
9. Мышцы дорзальной поверхности голени иннервируются от более краниальных сегментов, чем мышцы плантарной поверхности.
10. Внутривольное сплетение менее выражено в кожных и суставных ветвях седалищного нерва, чем в мышечных и смешанных.
11. Нервы скелетных мышц у лошадей, рогатого скота и собак имеют в своем составе: а) мякотные волокна толстого, б) среднего, в) тонкого калибра с насечками Лантерманна и перехватами Ранвье, г) мякотные волокна тонкого калибра, но без насечек, с овальными ядрами шванновской оболочки и д) маломыкотные и безмякотные волокна с веретенообразными ядрами шванновской оболочки.
12. Эндоневральные оболочки нервов скелетных мышц у лошадей и рогатого скота развиты сильнее, чем у собак.
13. Статодинамические мышцы на единицу своего веса получают нервных волокон значительно больше, чем мышцы динамические.
14. Увеличение числа нервных волокон на единицу веса в статодинамических мышцах в большинстве исследованных случаев сопровождается некоторым увеличением процентного содержания мякотных волокон.

15. У собак исследованные мышцы получают на единицу веса больше нервных волокон, чем одноименные мышцы лошади.
16. При одинаковых условиях окраски нервные волокна в нервах скелетных мышц рогатого скота окрашиваются бледнее, чем у собак, но с более резко очерченными внутренними структурами волокон. У лошадей нервные волокна окрашиваются интенсивно с выявлением внутренних структур (ядра шванновской оболочки, перехваты Ранвье, насечки Лантерманна и др.).
17. Нервы подходят к мышцам и проходят в них кратчайшим путем, занимая при этом наиболее защищенное положение.
18. Нервы вступают в мышцы с внутренней или наружной, но защищенной поверхности, в мышцы области бедра — на уровне проксимальной и средней трети бедренной кости, в мышцы области голени — на уровне проксимальной трети большеберцовой кости. Места вступления нервов в мышцы определяются расположением, формой и внутренним строением мышц, а также расположением источника их иннервации.
19. В большинстве случаев нервы вступают в мышцы вместе с сосудами. Последние, кроме общих с нервами ворот, вступают в мышцы и в других местах.
20. Форма мышцы определяет направление основных внутримышечных нервов, а внутреннее строение мышцы — обуславливает специфическую картину внутримышечных нервных разветвлений.
21. В плоских динамических мышцах нервы ветвятся в одной плоскости, а в сложно построенных статодинамических мышцах во многих плоскостях. Нервы располагаются в мышце независимо от расположения мышечных пучков, как правило, около сухожильных прослоек.

22. В динамических мышцах наблюдается наибольшая концентрация нервных ветвлений в средних частях мышцы, а в статодинамических нервы распределены более равномерно во всех участках мышечного брюшка.
23. Полученные данные о внутриствольном строении и внутримышечном распределении нервов расширяют наши представления о нервно-мышечных связях целостного организма, об особенностях иннервации скелетных мышц в зависимости от их морфологии и свидетельствуют о единстве структуры и функции органов.

Внутриствольное строение нервов половых органов самок

Изучение функциональной морфологии яичников, матки и влагалища требует знания внутриствольного строения нервов, снабжающих эти органы. Н.В.Михайлов (1964) обращает внимание на необходимость изучения морфологии и количественного соотношения отдельных видов волокон в комплексе с органами, которые они иннервируют, с целью установления взаимосвязи каждого вида волокон с определённой тканью органа. Выяснение путей, по которым происходит передача импульсов и регуляция деятельности половой системы, возможно на основании сведений обо всей сложности морфологического строения нервных волокон, их взаимоотношений внутри нервных стволов и связей с иннервируемыми органами.

Для изучения внутриствольного строения комплекса нервов, участвующих в иннервации половых органов самок голубого песка, В.П.Прядко (1972) применялся метод поперечных срезов нервов. При этом изучались форма поперечного сечения нерва и характер строения его соединительнотканых оболочек, диаметр нервных пучков, их расположение и форма, процентное содержание различных

тканей и структур, из которых образуется нервный ствол. Измерение поперечных срезов нервов на препаратах показали, что средний диаметр нервов справа и слева неодинаков у животных одинакового возраста.

В связи с отсутствием литературных данных по внутривольному строению нервов половых органов у самок пушных зверей, мы сочли возможным сопоставить результаты наших исследований с данными для сельскохозяйственных и домашних животных.

ЯИЧНИКОВЫЕ НЕРВЫ, окружённые жировой и соединительной тканью, на поперечных срезах располагаются вокруг одноимённых артерий. Это типичные малопучковые нервы. Они состоят из 1-10 пучков нервных волокон. Средний диаметр их справа равен 0,030 кв.мм, слева - 0,054 кв.мм. Максимальная толщина соединительной ткани периферии нервов у животных одного и того же возраста составляет 78-85 % диаметра нерва. Площадь поперечного сечения нервной ткани в этих нервах справа равна 0,024 кв.мм, слева - 0,031 кв.мм. У песцов нервы, направляющиеся к краниальным отделам рогов матки, содержат 1-2 пучка нервных волокон, площадь нервной ткани в них составляет 0,019 кв.мм. Характерно, что нервные стволы, иннервирующие яичник и краниальные отделы рогов матки, содержат маломыкотные, тонкие мыкотные и безмыкотные нервные волокна, но маломыкотные и безмыкотные волокна составляют большинство.

ПОДЧРЕВНЫЕ НЕРВЫ у песцов имеют сложное строение и состоят из 5-30 пучков нервных волокон. Расположение пучков вокруг одноимённой артерии рыхлое. Форма нерва на поперечном сечении овальная, треугольная, чаще вытянутая. Общая площадь нервной ткани составляет 0,058 кв.мм. Соединительная ткань в подчревных нервах в среднем составляет 38,86 %. В составе подчревных нервов у самок песцов мы обнаружили нервные пучки

диаметром от 4 до 28 микрон. Большинство пучков имеют диаметр 18-20 микрон, и их составе имеются безмякотные и мякотные нервные волокна. В 4-х случаях нами установлено, что при одинаковом процентном содержании соединительной ткани (3 %) в нервных стволах количество нервной ткани колебалось от 0,03 до 0,16 кв.мм и наоборот, при относительно равном количестве нервной ткани 0,06 кв.мм у разных животных количество соединительной ткани составляет 41-55 %.

ТАЗОВЫЕ И СРАМНЫЕ НЕРВЫ у самок песцов на поперечных срезах относятся к многопучковым нервам. В исследованных одноименных нервах количество пучков и площадь поперечного сечения находятся в прямой зависимости. Тазовые нервы состоят из 10-150 пучков, срамные из 45 пучков нервных волокон, что несколько обличается от таковых у домашних животных. А.Ф.Рыжих (1965) у лошади обнаружил 37-62 пучка, а у собаки - 6-8 пучков нервных волокон. Различное количество пучков в одноименных нервах различных животных можно рассматривать как проявление морфофункциональной лабильности нервной системы (Н.В.Михаилов, 1964). Анализ данных показывает наличие асимметрии во внутриствольном пучковом строении тазовых и срамных нервов справа и слева. Пучки в нервных стволах расположены компактно, иногда наблюдается рыхлое их расположение. Диаметр тазовых нервов справа равен 295 мм^2 , слева - $0,274 \text{ мм}^2$. Площадь нервных пучков без учета соединительной ткани в срамных и тазовых нервах неодинакова и составляет, во-первых, справа $0,118 \text{ мм}^2$, слева - $0,080 \text{ мм}^2$, а во-вторых, $0,042 \text{ мм}^2$, справа и $0,264 \text{ мм}^2$ слева. В тазовых нервах соединительная ткань составляет 77,4 % справа, 71,2 % слева, а в срамных нервах её содержится 69,5% справа и 52,1 % слева. Нервные стволы на поперечном сечении имеют вытянутую, веретенообразную форму. В тазовых и срам-

ных нервах самок песцов имеются мякотные и безмякотные нервные волокна. В срамных нервах мякотных волокон больше, чем в яичниковом и тазовом. В названных нервах нами обнаружены пучки нервных волокон диаметром от 2-4 до 18-20 микрон.

Отмеченную нами асимметрию во внутривольной структуре одноимённых нервов половых органов справа и слева, мы объясняем неодинаковым количеством соединительной ткани и величиной расстояния между пучками.

Индивидуальные колебания диаметра нервов гениталий у самок песка можно объяснить количеством источников формирования, различным содержанием пучков и, очевидно, различной активностью отдельных участков половой трубки.

Значительный интерес, на наш взгляд, представляют данные о содержании безмякотных нервных волокон. Нами установлено, что мякотные и безмякотные волокна в нервах половых органов преобладают. Относительно больше мякотных волокон в подчревных нервах, чем в яичниковых. Тазовые нервы содержат больше мякотных нервных волокон, чем яичниковые и подчревные, но несколько меньше, чем срамные. Основываясь на работах Н.В.Михайлова (1957), Ю.Х.Миндубаева (1960), Н.А. Жеребцова (1965), Г.Л.Яшиной (1970), З.И.Приказчиковой (1970) можно считать, что маломякотные и безмякотные волокна являются двигательными, иннервирующими гладкую мускулатуру, железы и, возможно, опорные ткани. Тазовые нервы и ветви срамных нервов для гладкомышечных органов А.Ф.Рыжих (1965) сравнивает с белыми соединительными ветвями спинальных нервов, формирующих висцеральные нервы. Представляется очевидным, что различный калибр нервных волокон в стволах нервов половых органов обусловлен сложным тканевым составом иннервируемого органа и неодинаковыми функциями нерв-

ных проводников, проводящих двигательные и чувствительные импульсы. И.П.Павлов и В.П.Воробьев рассматривают периферические нервы по содержанию в них нервных волокон как смешанные.

Если анализировать морфологию экстраорганных нервов и их окончаний на кровеносных сосудах, железах и в паренхиме исследованных органов, становится понятным различие нервноволокнистого состава внеорганных нервов. Мы можем согласиться с имеющимися в литературе сведениями относительно сельскохозяйственных животных о том, что подчревные нервы состоят из безмякотных нервных волокон, а тазовые нервы содержат только мякотные нервные волокна. В названных нервах у песцов имеются как мякотные, так и безмякотные нервные волокна, что согласуется со сведениями Г.И.Яшиной (1970) относительно овец.

Изучение поперечных срезов подчревных, тазовых и срамных нервов показывает, что у самок песцов они многопучковые, а по составу нервных волокон - смешанные. Это согласуется с данными Ю.Х.Миндубаева (1958), А.П.Приходько (1960), Н.А.Жеребцова (1965), А.Ф.Рыжих (1965), Г.Д.Яшиной (1970), З.И.Приказчиковой (1970) и других относительно таковых у сельскохозяйственных животных. Различный нервно-волокнистый состав внутриорганных нервов половых органов подтверждает положение, высказанное Б.И.Лаврентьевым (1948) о том, что нервная система не только регулирует отправление различных тканей, работу желез, выделение секрета, сокращение мускулатуры, но и поддерживает высоту дифференцировки клеточных элементов различных тканей. Нервные проводники должны сигнализировать о наименьших изменениях, как в обмене, так и в структуре клеток и тканей, ибо иначе регуляция обмена не могла бы осуществляться. Сравнительно-морфологические данные нервноволокнистого состава

нервов гениталий песка свидетельствуют о том, что в организме животных нет чисто чувствительных или чисто двигательных нервов.

О внутриорганном нервном аппарате гениталий

Сведений относительно микроморфологии интраорганного аппарата у разводимых пушных зверей в литературе мы не нашли. Нами изучены нервные сплетения и окончания, форма нейронов, а также реактивные изменения нервных проводников в органах половой сферы.

Так, в яичнике голубого песка наблюдали небольшое количество нервных стволов, расположенных большей частью в мозговой зоне и состоящих преимущественно из безмякотных нервных волокон. Общее количество мякотных нервных волокон невелико. Нервные окончания яичника представлены компактными кустиками свободного типа. Проникновение нервных волокон и их окончаний в глубокие слои фолликулярного эпителия и в ооциты в яичнике песцов не представляется возможным видеть, что согласуется с мнением И.С. Маргулис и Е.И.Кватер (1926), А.С.Гурвич (1960) и О.В.Волковой (1970) относительно кошек и кроликов. Однако, в литературе имеются положительные данные по этому вопросу (Б.И.Шапиро, 1930; А.Ф. Филиппович, 1958; И.И.Семёнова, 1957; Л.К. Быстревская, 1963 и другие). Нет единого мнения по вопросу о наличии в яичнике нервных клеток. Положительного мнения на этот счёт придерживаются Н.Гавронский, Б.И.Шапиро, В.Я.Кармышева, А.Ф. Филиппович, В.А. Колпаков, А.С.Гурвич и О.В.Волкова в строении яичников кошек и кроликов ни разу не наблюдали нервных клеток. Результаты наших исследований показывают, что внутриорганное нервное сплетение яичника песка не включает нервных клеток.

Нам удалось наблюдать между адвентициальной и кишечной оболочками шейки матки песка инкапсулиро-

ванные и неинкапсулированные ганглии. Большинство клеток в них многоотростчатые (3-7 коротких отростков) и сходны по форме с описанными Н.А.Жеребцовым в околошеечных и околоматочных ганглиях домашних млекопитающих. Их можно отнести к нейронам 1-го типа по Догелю. Кроме мультиполярных нейронов встречаются униполярные, биполярные и псевдоуниполярные клетки. В некоторых случаях длинные отростки вступают в нервные стволы, проходящие через ганглий и покидающие его. По морфологическим признакам их следует отнести к нейронам II-го типа по Догелю. Наши гистологические данные показывают наличие в симпатических ганглиях песцов двух типов нейронов, что согласуется с работами Б.И.Лаврентьева (1943), Н.Г. Колосова (1932), Н.Г.Колосова, А.А.Милохина (1963, 1969), Н.А. Жеребцова (1964), И.А.Булыгина (1966) и других, указывающих, что вегетативные ганглии являются рефлекторными центрами.

Нервные окончания межмышечного сплетения матки представлены кустиками поливалентного типа, неинкапсулированными клубочками и тельцами Фатер-Пачини. Кустики поливалентного типа преобладают среди нервных структур.

В слизистой оболочке матки имеется сеть пучков нервных волокон. Нервные окончания поливалентных кустиков в этом сплетении чаще всего имеют отношение к кровеносным сосудам и железам.

Нервные сплетения влагалища (адвентициальное, межмышечное, слизистое) песцов по строению не отличаются от таковых у сельскохозяйственных и домашних животных. В адвентиции влагалища мы наблюдали (редко) одиночные псевдоуниполярные нервные клетки. Нервные окончания свободного типа располагаются не только в эпителии, но и в соединительнотканых прослойках. Ре-

цепторный аппарат влагалища представлен кустиками поливалентного типа, площадь которых занимает несколько полей зрения, а также нервными приборами с кольцевым нервным аппаратом, терминали которых окружены ядрами специальных клеток. Лаврентьев неоднократно высказывал мысль о том, что специальные клетки следует считать своеобразным трансформатором стимула, прилагаемого к нервному окончанию. Часть рецепторов влагалища относится к сосудистотканевым. Т.Л.Григорьева (1954) объясняет наличие таких рецепторов ветвлением чувствительных нервных волокон и их окончаний одновременно в соединительной ткани и сосудистых стенках с точки зрения общности происхождения иннервируемого субстрата.

Подводя итог полученным данным по морфологии внутриорганных нервных сплетений и их клеточных элементов, следует отметить, что наиболее крупным сплетением является межмышечное сплетение матки, адвентициально-серозное сплетение шейки матки и адвентициальное влагалища. Слизистое и межмышечное сплетение матки и влагалища характеризуется отсутствием нервных клеток.

Полученные нами данные о различном расположении нервных окончаний и строении нервных сплетений в различных отделах половых органов, равно как сведения об источниках иннервации и внутриствольном строении нервов гениталий у исследованных видов животных, не претендуя на полноту изложения и изучения, могут оказаться полезными для сравнительной морфологии широкому кругу экспериментаторов, в практике предупреждения и лечения гинекологических заболеваний и для искусственного стимулирования функции иннервируемых органов.

ВЫВОДЫ

1. Внутренние половые органы песца и лисицы получают сложную множественную иннервацию из нескольких

источников: солнечного, преаортального, почечного, яичникового, подчревного, тазового, маточно-влагалищного сплетений.

2. Количество узлов в поясничной и крестцовой части пограничного симпатического ствола у песцов соответствует, а у лисиц меньше количества позвонков в этих отделах.
3. В отличие от песцов у лисиц от 4-го поясничного спинномозгового нерва берёт начало нервная ветвь, следующая параллельно симпатическому стволу и равная ему по диаметру. Одной ветвью она направляется к запирательным мышцам таза, а второй - к широкой маточной связке.
4. Солнечное сплетение песцов и лисиц хорошо развито, имеет две формы строения - рассеянную и концентрированную. У лисиц преобладающей является рассеянная, а у песцов - концентрированная.
5. Преаортальное сплетение у песцов и лисиц имеет сложное строение и образовано нервными ветвями от солнечного, почечного сплетений, 2-6-го поясничных узлов пограничного симпатического ствола.
6. От каудального брыжеечного узла у лисиц отходят парные подчревные нервы. У песцов от названного узла подчревные нервы отходят непарным стволом.
7. Яичниковые нервы у песцов происходят от правого чревного и краниального сплетений и от 3-4-го поясничных узлов симпатического ствола. У лисиц дополнительный источник их является левый чревный и почечные ганглии.
8. Область иннервации яичниковых сплетений у лисиц отличается от таковых у песцов. У лисиц нами обнаружены 1-2 ветви, идущие от яичникового сплетения не только к краниальным, но и к средним отделам рога матки соответствующей стороны. У песцов нервных

- ветвей к средним отделам рогов матки не обнаружено.
9. В формировании подчревного сплетения у песцов принимает участие непарный подчревный нерв и одна ветвь от 6-го поясничного ганглия. У лисиц оно формируется парными подчревными нервами, двумя ветвями от преаортального сплетения, а также иногда единичными ветвями от спинномозговых крестцовых нервов.
 10. У песцов от подчревного сплетения отходят веточки на тело и шейку матки. У лисиц от названного сплетения отходят ветви к мочеточнику, мочевому пузырю и широкой маточной связке.
 11. Тазовые нервы у лисиц формируются от 1-2-го, у песцов - 1-3-го крестцовых нервов. К тазовым нервам у лисиц (редко) подходят нервные стволы от крестцового отдела симпатического ствола.
 12. Тазовое сплетение у лисиц и песцов формируется подчревыми симпатическими и тазовыми парасимпатическими нервами.
 13. Ветви тазового сплетения подразделяются на следующие группы: восходящие, направляющиеся к телу, рогам матки и мочеточнику; срединные - к каудальной части тела и шейке матки; прямокишечные - к прямой кишке; нисходящие - к влагалищу и его преддверию и мышечные - к мышцам таза.
 14. Широкая маточная связка у лисиц и песцов снабжается ветвями от тазового сплетения. У лисиц, кроме того, в формировании сплетения рогов матки принимают участие восходящие веточки от сплетения на мочеточнике.
 15. У лисиц и песцов непосредственно ветвей срамного нерва к матке не установлено. Имеются лишь возвратные ветви к тазовому сплетению.
 16. Экстраорганные нервы половых органов песца многопучковые, а по видовому составу нервных волокон -

смешанные.

17. Микроморфология и топография интраорганных нервных сплетений и окончаний половых органов у самок песца наряду с общими для других млекопитающих чертами имеет и некоторые отличия, касающиеся, в частности, густоты нервоснабжения отдельных органов и их участков, локализация различных окончаний и др.
18. В фазе полового покоя у песцов наблюдается массовый распад чувствительных нервных волокон яичников.
19. Морфология экстра- и интраорганных нервов половых органов у самок пушных зверей, сохраняя общий принцип строения с таковой у самок сельскохозяйственных и домашних животных, имеет свои видовые отличия, которые следует учитывать морфологам, физиологам, клиницистам.

4.3. Возрастные изменения блуждающего нерва домашних животных

Возрастные изменения миеоархитектоники блуждающего нерва свиньи

Проведенными исследованиями Н.В.Михайлова (1964), Н.А.Жеребцова (1966), В.В.Бобина с соавторами (1969), Н.П.Салимовой (1992) установлено, что параллельно с ростом тела человека и животных увеличивается толщина периферических нервных стволов и пучков, причем наиболее интенсивные изменения в их морфологии происходят в раннем постнатальном периоде.

Анализ изменений площади поперечного сечения блуждающего нерва свиньи, проведенный Н.Г.Симановой (1993) (табл. 4), показал, что в первый месяц после рождения увеличение толщины нервных стволов незначительно и происходит, в основном, за счет утолщения нервных волокон.

Возраст от одного до шести месяцев характеризуется

значительным увеличением количества как нервной, так и соединительной ткани.

После 4 мес. в шейном отделе прирост нервной ткани замедляется, а толщина нерва продолжает увеличиваться за счет прироста соединительной ткани. В грудном отделе и дорсальном стволе аналогичные процессы проходят после 6 мес. Неоднородность указанных морфологических показателей на разных участках связана с асинхронностью развития иннервируемых органов. О прямой зависимости между размерами и функциональной активностью иннервируемых органов у домашних животных сообщали также Н.А.Жеребцов (1966), Н.В.Михайлов (1976).

Количество волокон в стволах блуждающего нерва свиньи в период от рождения до восьми месяцев значительно увеличивается (в 3,2 раза в шейном отделе, в 4,5 раза в брюшном (табл.4, рис.28, 29, 30, 31, 32).

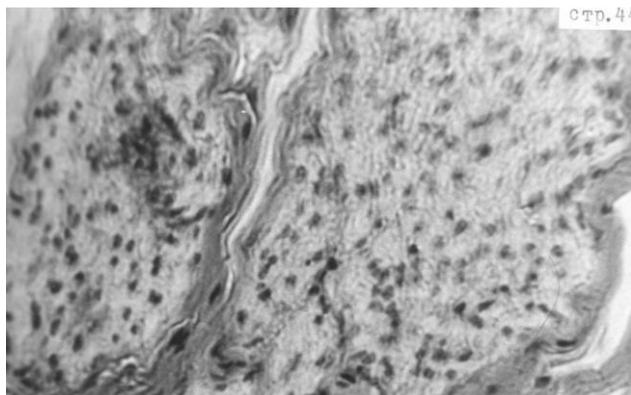


Рис.28. Поперечное сечение дорсального ствола новорожденного поросенка. Окраска по Ван Гизону

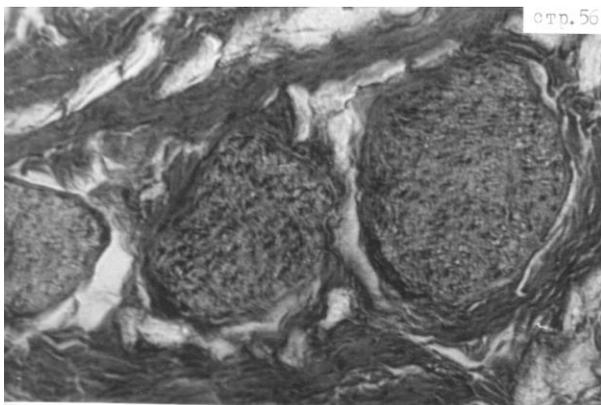


Рис.29. Поперечное сечение вентрального ствола блуждающего нерва двухмесячного поросёнка. Окраска по Ван Гизону.

Увеличение количества волокон с возрастом некоторые авторы (Новицкий, 1940; Жеребцов, 1966) связывают с прорастанием в них отростков от развивающихся нервных клеток, что в свою очередь связано с расширением периферического поля иннервации.

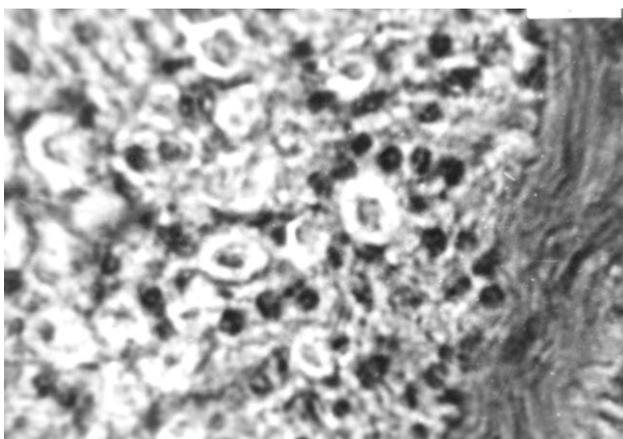


Рис.30. Поперечное сечение шейного отдела блуждающего нерва четырехмесячного поросенка. Окраска по Ван Гизону

Наши данные согласуются с мнением указанных исследователей и свидетельствуют о прямой зависимости между возрастными изменениями количества волокон в брюшном отделе и размером желудка свиньи (коэффициент корреляции - 0,97). Различная интенсивность увеличения количества волокон связана с неравномерным увеличением размеров и изменением функциональной активности иннервируемых органов. Увеличение содержания нервной ткани в стволах блуждающего нерва свиньи происходит за счет увеличения количества волокон и их миелинизации, что согласуется с данными других исследователей (Стовичек, 1971; Салимова Н.П., 1987-92), изучавшими блуждающий нерв у человека и крупного рогатого скота.

Возрастные изменения миелоархитектоники блуждающего нерва свиньи в различных отделах не одинаковы (табл. 4). Содержание безмякотных и тонких мякотных волокон в блуждающем нерве преобладает над таковым средних и толстых мякотных волокон и колеблется от 93 % в шейном отделе восьмимесячной свиньи до 99,9 % в вентральном стволе новорожденного поросёнка (табл. 5).

В период от рождения до 2 мес. увеличивается содержание средних мякотных волокон, затем оно стабилизируется, в стволах появляются толстые мякотные волокна и их содержание продолжает увеличиваться до 8 мес. Только в вентральном отделе толстые мякотные волокна отсутствуют у животных всех возрастных групп. Ассиметрия морфологического состава дорсального и вентрального стволов может быть связана с различной структурой и уровнем морфологической зрелости иннервируемых органов. Увеличение степени миелинизации в течение постнатального периода является следствием активизации функции иннервируемых органов и усиления связей их нервного аппарата с нервными центрами. Нами отмечена прямая связь между толщиной осевого цилиндра и диаметром волокна.

Таблица 4

**Возрастные изменения микроморфологии
блуждающего нерва свиньи**

Возраст (мес.)	Площадь поперечного сечения нерва, $M \pm m$, тыс. мкм^2		Площадь попереч. сечения нервной ткани, $M \pm m$, тыс. мкм^2		Количество пучков	
	слева	справа	слева	справа	слева	справа
Шейный отдел на уровне 3-4 шейного позвонка						
Н	270 ± 14	260 ± 15	150 ± 8	140 ± 6	31 ± 6	27 ± 5
1	360 ± 10*	320 ± 10*	200 ± 9*	180 ± 5*	27 ± 3	21 ± 2
2	640 ± 18*	580 ± 18*	260 ± 11*	230 ± 10*	38 ± 5	35 ± 5*
4	1700 ± 74*	1500 ± 70*	500 ± 22*	450 ± 20*	43 ± 2	39 ± 3
6	2200 ± 100*	2100 ± 110*	550 ± 24	530 ± 23*	38 ± 4	37 ± 3
10	3200 ± 180*	3100 ± 120	640 ± 28*	620 ± 27*	50 ± 6	40 ± 3
Грудной отдел на уровне основания сердца						
Н	250 ± 11*	240 ± 9	130 ± 7	120 ± 6	38 ± 5	25 ± 3
1	340 ± 15*	310 ± 12*	160 ± 8*	150 ± 6*	30 ± 4	14 ± 3*
2	530 ± 20*	450 ± 19*	210 ± 9*	180 ± 8*	20 ± 4	20 ± 2
4	1200 ± 48*	1000 ± 43*	350 ± 15*	320 ± 14*	33 ± 4	22 ± 2
6	2000 ± 95*	1800 ± 82*	500 ± 23*	450 ± 20*	31 ± 3	31 ± 6
10	2800 ± 108*	2500 ± 108*	560 ± 27	500 ± 24	28 ± 3	20 ± 2
Брюшной отдел: дорсальный ствол и вентральный ствол						
Н	230 ± 10	200 ± 8	90 ± 5	70 ± 4	27 ± 3	24 ± 3
1	250 ± 11*	210 ± 9*	100 ± 4	80 ± 5	21 ± 3	20 ± 3
2	500 ± 20*	330 ± 14*	180 ± 8*	12 ± 10*	32 ± 2*	18 ± 2
4	1200 ± 55*	900 ± 41*	300* ± 14	230 ± 13*	32 ± 3	28 ± 3
6	2000 ± 95*	1400 ± 67*	400 ± 15*	280 ± 15*	40 ± 2	29 ± 4
10	3000 ± 150*	2200 ± 110*	450 ± 18	330 ± 15	35 ± 3	22 ± 3

Обозначения: Н – новорожденные (сутки после рождения);

* - изменение показателя к таковому предыдущей возрастной группы достоверно, $P < 0,05$

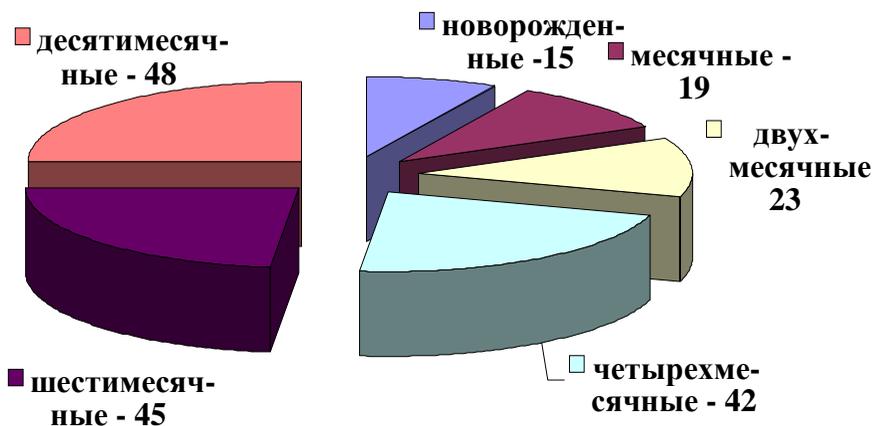


Рис. 31. Увеличение общего количества нервных волокон в шейном отделе блуждающего нерва свиньи с возрастом, слева, тыс.штук

В блуждающем нерве свиньи увеличение диаметра нервных волокон с возрастом происходит в большей степени, за счет их миелинизации и, в меньшей, за счет утолщения осевых цилиндров. О преобразовании толстых мякотных из средних путём увеличения толщины мякотной оболочки и диаметра аксона писали Г.В.Стовичек (1971), В.М. Никулин (1985). А.М.Леонтьюк, П.И.Лобко (1970), наоборот, считают, что нарастание толщины нервных волокон у позвоночных идет, главным образом, за счет увеличения диаметра осевого цилиндра. По ходу нерва в каудальном направлении количество миелиновых волокон уменьшается. По нашим данным, а также данным Н.П. Перфильевой (1976), В.М.Никулина (1985) это связано с ответвлением миелиновых волокон в составе краниального гортанного, глоточного ветвей, иннервирующих поперечно-полосатую мускулатуру одноименных органов. Потеря

миелиновых оболочек волокон может также происходить

Таблица 5

**Возрастные изменения микроморфологии
блуждающего нерва свиньи**

Возраст свиньи	Количество нервных волокон				
	всего, тыс.шт.		содержание в %		
Средний шейный отдел на уровне 3-4 шейных позвонков					
Н	15	14	99	1	-
1	19	17	97	2,5	-
2	23	21	94	5,2	0,3
4	42	38	94	5,0	0,8
6	45	44	93	5,5	1,2
10	48	46	93	5,1	2
Грудной отдел на уровне основания сердца					
Н	13	12	99	0,5	0
1	16	15	99	1,3	0
2	20	18	987	2,4	0,1
4	33	30	97	2,8	0,3
6	43	40	96	2,2	0,5
10	47	42	96	3,0	1,0
Брюшной отдел: дорсальный и вентральный стволы					
	ДС	ВС	БМ и ТМ	СМ	ТлМ
Н	9	7	99,8	0,2	0
1	10	8	99,5	0,5	0
2	17	12	99,2	0,8	0
4	28	23	99,1	0,9	0
6	38	28	99,0	1	0
10	42	31	99,0	1	0

Обозначения: ДС - дорсальный ствол; ВС - вентральный ствол;
БМ - безмякотные волокна; ТМ - тонкие мякотные волокна; СМ
- средние мякотные волокна; ТлМ - толстые мякотные волокна

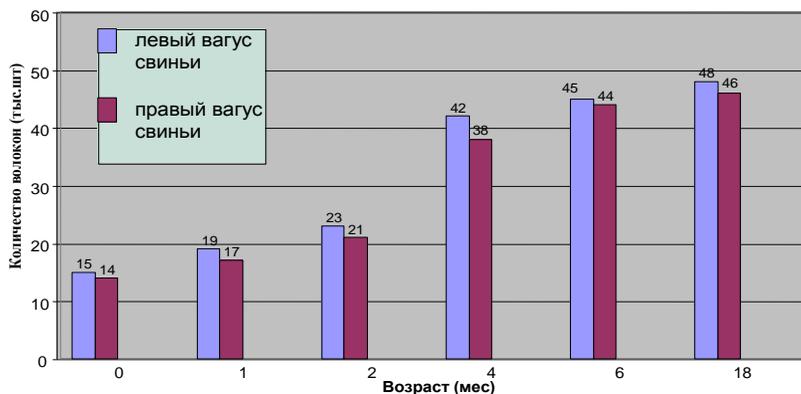


Рис. 32. Изменение общего количества нервных волокон в шейном отделе блуждающего нерва свиный

при синаптическом переключении на внутриствольных клетках блуждающего нерва, обнаруженных нами по ходу нерва.

Возрастные изменения микроморфологии дистального ганглия блуждающего нерва свиный

Большинство нервных клеток дистального ганглия свиный к моменту рождения уже дифференцированы как чувствительные псевдоуниполярные (рис. 33, 34, 35). У них хорошо развиты глиальная капсула, отростки, ядерно-нейроплазменное отношение менее 0,1, что согласуется с данными Н.А.Жеребцова (1973, 1991). Наиболее интенсивное уменьшение ядерно-нейроплазменного отношения происходит в первые два месяца жизни ввиду опережающего роста перикариона, что согласуется с данными Н.П. Салимовой (1988), полученными по телятам. Объем ядра увеличивается до двухмесячного возраста, затем начинает уменьшаться, объем перикариона увеличивается до шес-

тимесячного возраста, но более интенсивно в первые два месяца жизни.

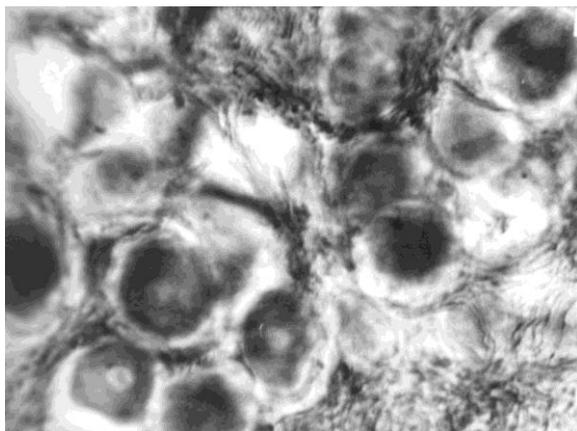


Рис. 33. Нейроциты дистального ганглия блуждающего нерва новорожденного поросёнка. Импрегнация серебром. Ок. 7. Об. 40.

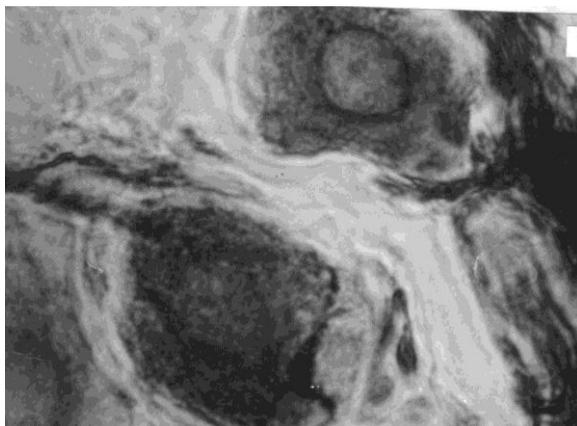


Рис. 34. Нейроциты дистального ганглия блуждающего нерва месячного поросёнка. Импрегнация по Бильшовскому-Грос. Ок.7. Об. 40.

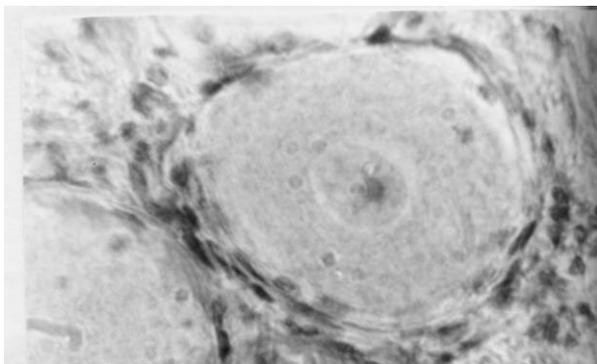


Рис. 35. Псевдоуниполярный нейрон дистального ганглия четырехмесячной свиньи. Импрегнация по Бильшовскому-Грос. Ок.7. Об. 40.

После 6 мес. этот показатель стабилизируется. Достоверной разницы между показателями объема нервных клеток и их ядер с правой и левой сторон не обнаружено, за исключением объема нейтроплазмы нервных клеток новорожденных поросят, у которых этот показатель слева (15160 мкм^3) больше, чем справа (13650 мкм^3). $P < 0,05$ (табл.6). Асимметрию морфологических показателей с правой и левой сторон мы объясняем разными сроками созревания объектов иннервации. Всего за период рождения до восьми месяцев объем нервных клеток дистального ганглия увеличивается в 2,0-2,3 раза. Содержание зрелых нейронов увеличивается на протяжении всего изученного периода.

Содержание нервных клеток типа нейробластов уменьшается до 6 мес., затем остаётся на постоянном уровне 1-2%. Содержание нервных клеток разной величины также является показателем морфологической зрелости дистального ганглия. Оно значительно изменяется от рождения до 2 мес. за счет уменьшения количества мелких клеток. Количества крупных клеток после двухмесячного

Таблица 6

Показатели биометрии нервных клеток дистального ганглия блуждающего нерва свиньи, $M \pm m$

Возраст, мес.	Объём, $\mu\text{км}^3$				Ядерно-нейроплазменное отношение	
	ядро		перикарион		справа	слева
	справа	слева	справа	слева		
Н	1306 \pm 28	1334 \pm 36	13648 \pm 506	15160 \pm 500	0,10	0,09
1	1410 \pm 70	1377 \pm 80	18555 \pm 623*	19038 \pm 727*	0,076	0,072
2	1636 \pm 52*	1580 \pm 60*	28234 \pm 1321*	26725 \pm 1040*	0,06	0,06
4	1315 \pm 60*	1353 \pm 37*	30320 \pm 1505*	29705 \pm 2223*	0,043	0,046
6	1085 \pm 52*	1100 \pm 90*	33656 \pm 1384*	33656 \pm 1384*	0,033	0,035
10	977 \pm 29	1046 \pm 57	31680 \pm 1454	31680 \pm 1454	0,03	0,03

Обозначения: Н – новорожденные; * - изменение показателя достоверно, $P < 0,05$.

возраста мало изменяется. Остаётся резерв мелких клеток, хотя величина их ядерно-нейроплазменного отношения уменьшается от 0,10 в двухмесячном возрасте до 0,07 в восьмимесячном, что согласуется с данными О.В. Александровской с соавт. (1987-1989), полученными по телятам.

Возрастные особенности миелоархитектоники блуждающего нерва и пищеводных стволов собаки

По данным Т.Г.Скрипник (2005), шейный отдел блуждающего нерва собаки объединен с симпатическим нервом в единый вагосимпатический ствол, лежащий под общим эпиневрием. От него отходят многочисленные ветви,

иннервирующие органы шеи. В грудной части от блуждающего нерва отходят ветви, иннервирующие органы грудной полости, и формируются дорсальный и вентральный пищеводные стволы.

При исследовании поперечных срезов шейного отдела блуждающего нерва (шейный вагус) и пищеводных стволов выявлено, что шейный вагус является однопучковым, а пищеводные стволы - 1-3 пучковыми нервами. Нервная ткань представлена безмиелиновыми и миелиновыми волокнами, с преобладанием первых во всех возрастных группах. Волокна различных типов равномерно распределены по всей площади нерва, лишь иногда встречаются небольшие «островки» миелиновых волокон.

Площадь поперечного сечения S (тыс. μm^2) шейного вагуса с возрастом увеличивается как слева, так и справа в $\sim 2,7$ раза: слева с 457,1 до 1243,3; справа с 436,1 до 1199. Показатели изменяются плавно, что свидетельствует о равномерном нарастании объема структур, составляющих нерв.

Площадь поперечного сечения (S) дорсального и вентрального стволов, также как и в шейном вагусе, постепенно увеличивается в 1,9 раза, с 281,3 до 405 - в дорсальном и с 190,3 до 373 - в вентральном. При этом вначале отмечается небольшое снижение, а затем увеличение значений показателей. В дорсальном стволе с двух недель до 1-го месяца S уменьшается до 267,8, а к 2-м месяцам - увеличивается до 298,2. В вентральном - с 1 до 2-х месяцев. S уменьшается с 267,8 до 258,8, а к 4-м месяцам возрастает до 287. Дальнейшее увеличение S обоих стволов протекает плавно и равномерно.

Левый блуждающий нерв во все возрастные периоды толще правого в 1,01 - 1,2, а дорсальный ствол толще вентрального в 1,03 - 1,15 раза.

Изменение S нервной ткани в шейном вагусе, как

слева, так и справа, постепенно увеличивается - в 2,9 раза, с 32,8 до 97 и с 33,4 до 93,5, соответственно. При этом наибольшая интенсивность прироста наблюдается с 4-х до 6-и месяцев. В дорсальном и вентральном стволах S с возрастом увеличивается в 2,1 раза, с 16 до 33,3 и с 14,2 до 31, соответственно. Динамика изменений S нервной ткани аналогична изменениям S названных нервов, S соединительной ткани в шейном гагусе с возрастом увеличивается в 2,3 раза с 121 до 282,5 - слева и с 112 до 264 - справа. Наибольший её прирост отмечается в первые 2-е недели и с 6 до 18 месяцев.

В дорсальном стволе S соединительной ткани с возрастом увеличивается в 1,5 раза (с 48,3 до 71,8), а в вентральной с 48,1 до 67,3.

Увеличение количества нервных волокон (J) в шейном гагусе и его стволах происходит неравномерно. При этом возрастные пики интенсивности прироста приближены у правого шейного гагуса с вентральным, а у левого - с дорсальным стволом.

Общее количество нервных волокон шейного гагуса изменяется слева от 14155 до 37458; справа - от 12627 до 36794.

Наибольшее увеличение $J_{\text{общ.}}$ нервных волокон наблюдается слева в 4 - 6 месяцев (с 27458 до 36808), справа в 6-18 месяцев (с 29261 до 36794). В дорсальном стволе $J_{\text{общ.}}$ волокон изменяется от 5253,8 до 18071, а в вентральном - от 4205,9 до 15046. Наибольшая интенсивность изменений приходится в дорсальном стволе на период 2-18 месяцев с 11833 до 18071, в вентральном стволе - 6-18 месяцев - с 11305 до 15046 волокон.

Характер распределения различных типов нервных волокон в шейном гагусе и его пищеводных стволах неодинаков. Во всех возрастных группах преобладают безмиелиновые и тонкие миелиновые волокна. Средние мие-

линовые волокна появляются в шейном вагусе и в пищеводных стволах в месячном возрасте, а толстые - только в блуждающем нерве в 6 месяцев.

Во всех названных нервах наибольшее количество безмиелиновых (б/м) волокон содержится у новорожденных животных - они составляют 12008 – 13348 (94-95%) в шейном вагусе и 4079 -5054 (96-97%) в пищеводных стволах. Затем их J снижается с одновременным увеличением тонких миелиновых (т/м) волокон.

В 1 месяц в левом шейном вагусе содержится б/м-16007,7 (82,8%), т/м - 3093,3 (16%); в правом - 15189,9 (83,7%) и 2776,6 (15,3%), соответственно, а также появляются средние миелиновые (с/м) волокна, количество которых постоянно увеличивается. К 18-месяцам количество б/м волокон снижается в левом шейном вагусе до 29854 (79,7%), в правом до 29803,1 (81%). Содержание т/м волокон к 2-м месяцам незначительно изменяется слева до 3470,1 (15,6%), справа - до 3198,9 (15,7%), а к 18-месяцам составляет 5618,7 (15%) и 5114,4 (13,9%), соответственно.

В пищеводных стволах наблюдается аналогичная картина. К 18 месяцам в дорсальном стволе содержится: б/м волокон - 15721,8 (87%), т/м - 13842,3 (9,2%); в вентральном стволе - б/м - 13842,3 (92%), т/м - 978 (6,5%).

Снижение доли б/м и т/м волокон во всех случаях сопровождается появлением и увеличением 2 с/м волокон, а в шейном вагусе в 6-18 месяцев и толстых миелиновых (тл/м) волокон.

В шейном вагусе за период от 1 до 18 месяцев содержание с/м волокон увеличивается: слева от 201,1 (1,04%) до 1760,5 (4,7%), справа (1%) до 225,7 (1,5%); тл/м с 6 до 18 месяцев, с 14,7 (0,04%) до (0,6%) - слева и с 11,7 (0,4%) до 147,2 (0,4%) - справа. В пищеводных стволах доля с/м волокон, в период от 1 до 18 месяцев, изменяется в дорсальном - от 30,6 (0,4%) до 6866,7 (3,8%), в вентральном -

от 12,9 (0,2%) до 225,7 (1,5%).

Видовая принадлежность волокон, определялась на препаратах разволокненных нервов (по В.П. Воробьеву).

Во всех возрастных группах наиболее распространенными являются волокна безмякотного типа с веретенообразными (1 вид) и сигарообразными (2 вид) ядрами нейролеммоцитов. Волокна с овальными ядрами нейролеммоцитов (3 вид) встречаются только в шейном вагусе. С возрастом отмечается снижение количества волокон 1-го вида и увеличение волокон 2-го и 3-го видов. Данные показатели (в % к общему количеству) за прослеженный период онтогенеза изменялись следующим образом: в левом шейном вагусе 1-й вид волокон - с 83 до 20; 2-й вид - с 9 до 35; 3-й вид - с 2 до 23. В правом шейном вагусе 1-й вид волокон - с 85 до 24; 2-й вид - с 8 до 35; 3-й вид - с 2 до 20. В дорсальном стволе 1-й вид волокон - с 90 до 58; 2-й вид - с 7 до 28. В вентральном стволе 1-й вид волокон - с 90 до 63; 2-й вид - с 8 до 26.

Таким образом, миелоархитектоника шейного вагуса и пищеводных стволов собаки во все возрастные периоды имеет общую закономерность - преобладание б/м волокон 1 и 2 видов и т/м волокон. С возрастом в шейном вагусе протекают процессы миелинизации, которые выражаются в появлении и увеличении численности с/м и тл/м волокон. По ходу нерва в каудальном направлении миелинизация уменьшается. Иногда в шейном вагусе встречаются нейроны сходные по морфологическим признакам с клетками мышечно-кишечного сплетения.

Возрастные особенности морфологии нейроцитов проксимального ганглия блуждающего нерва собаки

Проксимальный ганглий лежит в области яремного отверстия и представляет собой утолщение дорсальной

части блуждающего нерва округлой или веретенообразной формы, сплюснутый в дорсовентральном направлении.

Большинство его нейроцитов к моменту рождения дифференцированы как чувствительные псевдоуниполярные клетки с хорошо развитыми отростками и ганглиальными капсулами. Величина их ядерно-нейроплазменного отношения (ЯНО) менее 0,1.

Изменения ЯНО происходит асинхронно. Наибольшая интенсивность уменьшения ЯНО в левом ганглии наблюдается в период с 2 до 4 месяцев; в правом с 2-х недель до 1-го месяца. В 4 месяца значение ЯНО в обоих ганглиях уравниваются и в дальнейшем стабилизируются, т.е. клетки достигают зрелого состояния. В становлении цитоархитектоники проксимального ганглия блуждающего нерва прослеживаются следующие этапы:

1. От рождения до 1-го месяца. Проксимальный ганглий содержит клетки мелкого и среднего размера, объем клеток ($U_{кл}$) (в $\mu\text{м}^3$): слева - 6513,6 - 14072, справа - 13613 - 12945; нейроплазмы: слева - 6122,1 - 13364, справа - 13059 - 12354; V ядра: слева - 391,5 - 707,6; справа - 553,6 - 591,3; ЯНО - 0,07-0,06 и 0,07- 0,05, соответственно. Расположение нейроцитов компактное, большинство их дифференцировано как чувствительные псевдоуниполярные клетки. Величина ЯНО нейроцитов уменьшается из-за опережающего роста перикариона. Уменьшается количество мелких клеток и нейробластов. При этом показатели ЯНО остаются на уровне клеток 4 -6 месяцев и равны 0,026. Почти все клетки достигают морфологической зрелости. Состояние глиальных капсул (нейроглиальный индекс - НГИ) изменяется неравномерно, в период от 2-х недель до 4-х месяцев - асинхронно. Затем показатели НГИ стабилизируются. За весь изучаемый период онтогенеза значение НГИ изменилось слева с 10,79 до 15,86, справа с 9,6 до 16,1.

Возрастные изменения массы, нервного аппарата желудка свиньи. Взаимосвязь с динамикой постнатальных изменений морфологии блуждающего нерва

Параллельно с увеличением массы желудка у растущих поросят происходит увеличение его интрамуральных ганглиев и морфологическое созревание нервных клеток. Коэффициент корреляции между изменением массы желудка, величиной ганглиев и нервных клеток, ядерно-нейроплазменным отношением равен 0,96 – 0,98. Нервные клетки межмышечного сплетения желудка в зоне фундальных желез новорожденных и месячных поросят далеки от зрелого состояния, отростки и глиальная капсула не развиты, величина ядерно-нейроплазменного отношения 0,14 у новорожденных и 0,13 у месячных поросят (рис. 36, 37). Пользуясь классификацией Л.И.Корочкина (1965), мы отнесли их к индифферентным и детерминированным нейробластам. Индифферентные нейробласты имеют ядерно-нейроплазменное отношение 0,23 - 0,25, мало отличаются от клеток глии и составляют 60% у новорожденных и 40% у месячных поросят. Нейроны с отростками редки. Бурное развитие нервных клеток желудка, их дифференцировка происходят в период от одного до четырёх месяцев. Абсолютное большинство дифференцированных нервных клеток представлено моторными нейронами 1 типа по Догелю. Нейроны 2-ого типа встречаются крайне редко, что согласуется с данными А.А.Степочкина (1988), О.С. Бушукиной (1989). Неоднородность распределения нервных клеток объясняется тем, что чувствительная иннервация мышечного слоя желудка происходит, в основном, за счёт проксимального и дистального экстрамуральных ганглиев блуждающего нерва.

В четырёхмесячном возрасте ядерно-нейроплаз-

менное отношение нейронов межмышечного сплетения уменьшается до 0,065 и в дальнейшем мало изменяется, хотя объём ядра и перикариона продолжает увеличиваться до 8 мес. Содержание нейробластов уменьшается до 8-10% у четырёхмесячного поросёнка и до 2% у десятимесячной свиньи. Величина их ядерно-нейроплазменного отношения также уменьшается от 0,22 в двухмесячном возрасте до 0,1 в десять месяцев.

Неравномерность развития нервных клеток желудка связана с особенностями функциональной нагрузки на этот орган в различные возрастные периоды. Наши данные согласуются с данными В.Н. Ильдутовой (1987), А.А. Степочкина (1988), О.С. Бушукиной (1989), Н.П. Перфильевой (1993). Гетерохронию созревания нервных клеток в различных ганглиях Л.П. Тельцов (1984) и Н.А. Жеребцов (1991) объясняют различными сроками функциональной активности иннервируемых органов. Более раннее созревание нервных клеток дистального ганглия по сравнению с таковым межмышечного сплетения желудка объясняется опережением чувствительной иннервации над двигательной, а также разными сроками созревания объектов иннервации. Нейроциты дистального ганглия осуществляют чувствительную иннервацию не только пищеварительной трубки, но также сердца и легких.

Анализ результатов собственных исследований и данных литературы по изучению возрастных изменений микроморфологии блуждающего нерва позволяют заключить, что морфологическое развитие блуждающего нерва свиньи продолжается и в постнатальном онтогенезе. Нами впервые проведена периодизация морфологических изменений блуждающего нерва у свиньи и установлено, что их динамика выше от одного до четырёх месяцев постнатального развития. Возрастные изменения микроморфологии стволов блуждающего нерва тесно связаны с созреванием

нервных клеток экстра- и интрамуральных ганглиев объектов его иннервации. Развитие блуждающего нерва коррелирует с увеличением массы желудка, созреванием его нервного аппарата.



Рис.36. Нейроциты межмышечного сплетения желудка двухмесячной свиньи. Импрегнация по Бильшовскому-Грос

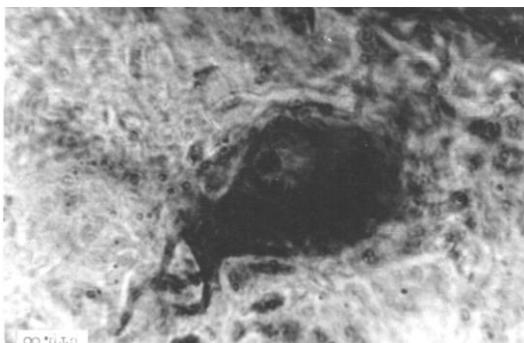


Рис.37. Нейрон 2-ого типа по Догелю в межмышечном сплетении желудка восьмимесячной свиньи. Импрегнация по Бильшовскому-Грос.

4.4. Закономерности морфогенеза спинного мозга домашних животных

За последние несколько десятилетий получены данные, свидетельствующие о том, что с возрастом у млекопитающих происходит отставание в росте спинного мозга по сравнению с позвоночником, и, следовательно, смещение мозговых сегментов, корешков спинномозговых нервов и ганглиев относительно костных сегментов. Но точные параметры этих изменений у отдельных видов лабораторных животных в конкретные периоды постнатального онтогенеза не описаны, а они представляют значительный интерес для ветеринарной клиники и экспериментальной физиологии.

Мы не нашли в доступной литературе специальных работ, в которых достаточно полно были бы описаны возрастные особенности скелетотопии спинного мозга кролика. Исследования по возрастной скелетотопии спинного мозга кролика были проведены многими учеными (Н.А.Бобринский, 1932; Н.З.Жеденов, С.С.Бигдан, В.П. Лукьянова, Е.П.Самборский, Г.М.Удовин, 1959; Ж.С.Садыков, 1960; Г.Д.Бурдей, 1960; П.Рангелов, 1962; Г.А.Попкова, 1968), но изучение ее они проводили методом проекций спинномозговых сегментов на остистые отростки. Описание ядер серого вещества спинного мозга кролика имеется у Ж.С.Садыкова и Г.А.Попковой. Наиболее полное изучение скелетотопии спинного мозга кролика и составляющих его сегментов, топографии ядер серого вещества с их количественной оценкой было Л.А. Козельской (1974), которая провела исследования в двух возрастных группах - одномесечных и годовалых.

К настоящему времени имеются факты, свидетельствующие о том, что морфогенез нейроцитов и миелинизация нервных волокон у млекопитающих далеко не заканчивается с рождением животных. Однако и по этому вопросу соответствующих удовлетворительных сведений относительно спинного мозга кролика мы также не нашли.

Настоятельная потребность изучения морфологии спинного мозга вытекает также из необходимости получения сведений о том, в каком возрасте и в каком отделе нервной системы морфологические изменения протекают у того или иного вида лабораторных животных интенсивно, когда заканчиваются и в каких размерах происходят. Глубокое знание морфо-физиологических особенностей животных, особенно в раннем возрасте, всесторонний учет этих особенностей помогут, на наш взгляд, свести к минимуму влияние неблагоприятных факторов на развивающийся организм.

Возрастные изменения морфологии спинного мозга кролика

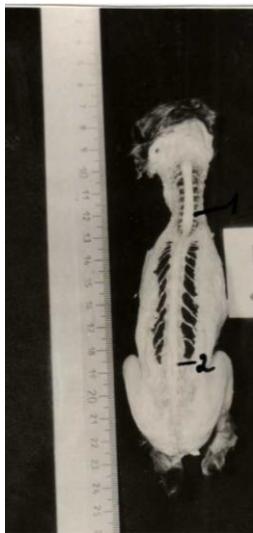


Рис.38. Спинальный мозг двухнедельного кролика.

А.Н.Фасахутдиновой (2002) установлено, что протяженность спинного мозга у кроликов возрастает с $86,6 \pm 0,93$ мм у новорожденных до $317,5 \pm 7,17$ мм у кроликов шестимесячного возраста. Отношение длины спинного мозга к длине позвоночного канала уменьшается с $0,88:1$ у новорожденных до $0,79:1$ у шестимесячных кроликов (рис.38-41). Вес спинного мозга соответственно возрасту увеличивается с $0,48 \pm 0,05$ г до $6,40 \pm 0,37$ г (в 13,3 раза).

Анализ цифровых данных, характеризующих длину позвоночного канала у разных возрастных групп кроликов показал, что его длина у шестимесячных кроликов, по сравнению с длиной у новорожденных, увеличивается в 4 раза. То, что на

отдельных этапах индивидуального развития имеются различные соотношения линейных размеров позвоночного столба и расположенного в нем спинного мозга, согласуются с литературными данными (M. Ravenel, 1877; W.Pfizner, 1884; С.И.Лебедин, 1936; Н.В. Попова-Латкина, Ж.С.Садыков, 1960; З.А.Брувер, 1963 и др.).

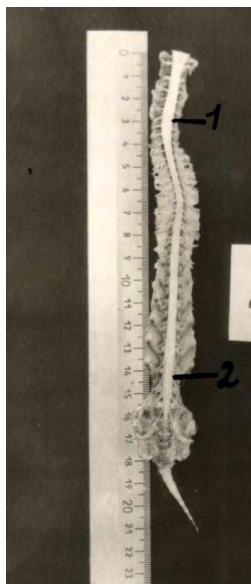


Рис.39. Спинной мозг месячного кролика.

Г.С.Титова (1956) указывает, что скелетотопия каудального конца спинного мозга у собак зависит от возраста животного. По нашим данным, эта закономерность наблюдается у кроликов. Диапазон изменчивости уровня эпиконуса относительно костных сегментов у кроликов с возрастом достигает 2 позвонков: от каудальной части третьего крестцового позвонка у новорожденных до каудальной части первого крестцового позвонка у шестимесячных животных. Таким образом, у новорожденных кроликов спинной мозг заканчивается каудальнее, чем у шестимесячных.

Краусе W. (1884), Н.А.Бобринский (1932) отмечают, что окончание спинного мозга у кролика находится на уровне 2-го крестцового позвонка, а по В.Н.Жеденову, С.С. Бигдан, В.П. Лукьяновой, Е.П.Самборской, Г.М.Удовину (1957) - 3-4 крестцовых позвонков. Л.А. Козельская (1974) указывает его границу у взрослых особей на уровне 1 крестцового позвонка. Наши данные полностью согласуются с последними.

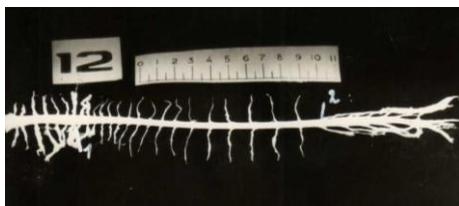


Рис.40. Спинальный мозг двухмесячного кролика.



Рис.41. Спинальный мозг шестимесячного кролика

Как у животных (С.И.Лебедин, 1936, 1937; Л.Д.Журавлева, 1976; Л.М.Шамов, 1969 и др.), так и у человека (Г.Д.Бурдей, 1968) рост различных отделов спинного мозга и позвоночника совершается

неодинаково в разные возрастные периоды. И по нашим данным, например, относительная длина шейного отдела у кролика с возрастом уменьшается. Если у новорожденных она составила 19,6 % от общей длины спинного мозга, то у шестимесячных всего лишь 17,9 %.

Относительная длина грудного отдела увеличивается. Если у новорожденных она составляет 32,1 % от общей длины спинного мозга, то у шестимесячных - 34,9 %. Относительная

длина поясничного отдела спинного мозга также увеличивается с возрастом, а длина крестцового отдела уменьшается с 12,1 % у новорожденных до 6,6 % у шестимесячных.

Прослеженные нами топографические отношения между сегментами всех отделов спинного мозга и позвоночного канала в постнатальном онтогенезе у кроликов выражают возрастную изменчивость проекции сегментов спинного мозга по отношению к телам позвонков. Так, у новорожденных кроликов шейный отдел спинного мозга

смещен каудально на величину, равную одной трети длины первого грудного позвонка, у месячных кроликов нейросегменты шейного отдела смещены краниально, каждый на величину, равную двум третям впереди лежащего позвонка. Таким образом, у одномесячных кроликов шейный отдел спинного мозга в целом "восходит", по сравнению с новорожденными. "Восхождение" также наблюдается в шейном отделе у двухмесячных и трехмесячных кроликов. У четырехмесячных кроликов наблюдается смещение в краниальном направлении в шейной части спинного мозга на две трети седьмого шейного позвонка, так же и у шестимесячных. У новорожденных частичное "восхождение" имеет место в грудном отделе. Каудальная граница грудных нейросегментов занимает длину тела Th₁₂ позвонка и прилежащей к нему межпозвоночный диск. У двухнедельных кроликов в краниальной области наблюдается "восхождение" грудных нейросегментов, а в каудальной части "нисхождение". У месячных кроликов длина грудных нейросегментов возрастает в каудальном направлении, то же наблюдается у двух-, трех- и четырехмесячных кроликов. У шестимесячных кроликов краниальные нейросегменты (Th₁ - Th₂) "восходящие", в каудальном направлении длина нейросегментов увеличивается. Проекция последних поясничных нейросегментов с возрастом у кроликов изменяется и колеблется в пределах одного - полутора позвонков (L₆ - L₇). У новорожденных каудальная граница поясничного отдела проецируется на тело седьмого поясничного позвонка, у двухнедельных - на уровне каудальной трети седьмого позвонка, у месячных - на уровне середины седьмого костного сегмента, у двухмесячных и трехмесячных - так же на уровне середины седьмого позвонка, у четырехмесячных - на уровне краниальной трети седьмого костного сегмента, у шестимесячных - двух каудальных третей шестого позвонка и позади лежащего межпозво-

ночного хряща.

Эпидурально нейросегменты крестцового отдела у всех изученных возрастных групп занимают не более 2,5 костных сегментов: у новорожденных - протяженность первого крестцового позвонка - каудальную треть третьего крестцового позвонка; у двухнедельных - от уровня середины тела первого крестцового позвонка до краниальной трети третьего крестцового позвонка; у месячных - от краниальной трети первого крестцового позвонка до каудальной части второго крестцового; у двухмесячных - от середины тела седьмого поясничного позвонка до середины тела второго крестцового; трехмесячных - от середины тела седьмого поясничного позвонка до краниальной трети второго крестцового; у четырехмесячных - от краниальной трети седьмого поясничного позвонка до конца первого крестцового; у шестимесячных - в пределах седьмого поясничного и первого крестцового позвонков.

У всех возрастных групп нейросегменты хвостового отдела полностью "покидают" соответствующую им костную основу и "восходят" в краниальном направлении. Изучая направление, длину корешков спинного мозга в эпидуральном пространстве и расположение их корешковых нитей в субдуральном пространстве, мы обратили внимание на то, что корешки спинного мозга отходят латерально, при этом корешковые нити чаще всего представляют полуразвернутый веер.

Luderity (1881) отмечает, что относительное укорочение спинного мозга связано с образованием утолщений. Ж.С.Садыков (1960) описывает каудальную границу спинного мозга кролика в области седьмого поясничного позвонка, а развитие, топографию и количество сегментов, образующих утолщения, ставит в зависимость от функциональной нагрузки на конечности. Г.Д Бурдей (1960) методом проекции нервных сегментов на остистые отрост-

ки позвонков установила, что каудальный конец спинного мозга у кролика выходит на хрящ между первым и вторым, и тело второго крестцового позвонка, а задняя граница поясничных и крестцовых сегментов проецируется на тело шестого поясничного позвонка. Поясничное утолщение располагается в области 4, 5, 6 и 7-го поясничных сегментов. По Л.А.Козельской (1974) шейное утолщение у всех одномесечных и взрослых животных образовано 6, 7 и 8 шейными сегментами и имеет овальную форму. Поясничное утолщение у кролика состоит из 6, 7-го поясничных и 1 крестцового сегментов, что согласуется с нашими данными.

Максимальные размеры шейного утолщения (4,0×7,7) у новорожденных находятся на уровне краниальной трети шестого позвонка, максимальные размеры поясничного утолщения (4,1×7,9 мм) соответствуют середине шестого поясничного позвонка. У шестимесечных кроликов максимальные размеры шейного утолщения (7,0×18,6 мм) соответствуют каудальной части пятого шейного позвонка и прилежащего к нему межпозвоночного хряща поясничное утолщение (7,1×19,2 мм) располагается на уровне краниальной трети шестого поясничного сегмента. Таким образом, мы наблюдаем у кроликов с возрастом изменение длины и "колебание" уровня "восхождения" поясничного утолщения.

Большинство спинномозговых ганглиев у кролика имеют овоидную форму, у каудальных поясничных, крестцовых и хвостовых она веретенообразная. Размеры узлов увеличиваются в каудальном направлении, кроме грудного и хвостового отделов. В шейном отделе спинномозговые ганглии располагаются в области межпозвоночных отверстий. У всех возрастных групп первый шейный ганглий развит слабо. У новорожденных самые крупные шейные спинальные узлы второй и третий. В грудном отделе все

спинальные узлы овоидной формы, некоторые даже округлой, причем размеры узлов меньше, чем в шейном, поясничном и крестцовом отделах. Спинальные узлы расположены краниальнее межпозвоночного отверстия. У каудальных поясничных, крестцовых и хвостовых длина спинального узла превышает его ширину. В краниальной части грудного отдела чаще всего спинальные узлы имеют большую величину, чем в средней части грудного отдела, в каудальной — небольшое увеличение, это наблюдается во всех возрастных группах. Величина поясничных спинномозговых ганглиев увеличивается в каудальном направлении. Длина спинального узла намного превышает ширину его, например, у четырехмесячных ($5,5 \times 1,4$ мм). Величина спинномозговых ганглиев крестцового и хвостового отделов уменьшается в каудальном направлении у всех возрастных групп, начиная с новорожденных и до шестимесячных. По нашим данным, увеличение максимума размеров спинномозговых узлов происходит в основном в первые два месяца постнатальной жизни животных, затем в трехмесячном возрасте размеры узлов остаются на прежнем уровне, начиная с четырехмесячного возраста, снова происходит увеличение размеров спинальных узлов. По сравнению с новорожденными размеры максимума спинномозговых узлов в области шейного отдела спинного мозга увеличиваются к шести месяцам в 2,0 раза, в грудном - 1,6 раза, в поясничном - 2,9 раза, в крестцовом и хвостовом соответственно в 5,5 - 4,0 раза. Из анализа вышеизложенного собственного материала следует, что интенсивность линейного роста позвоночного канала и спинного мозга у кроликов в постнатальном онтогенезе различна. Сравнение относительных величин нейросегментов шейного, грудного, поясничного и крестцового отделов спинного мозга у различных групп животных свидетельствует о темпах роста поясничного отдела. Относительная длина

грудного отдела увеличивается в меньшей степени, чем других отделов. Кaudальные грудные нейросегменты у новорожденных кроликов располагаются выше, чем у шестимесячных животных, а поясничные, в отличие от грудных, у новорожденных располагаются ниже, чем у шестимесячных кроликов. Относительная длина шейного отдела спинного мозга в онтогенезе мало изменяется, в то время как относительные размеры поясничного и крестцового отделов спинного мозга в значительной степени изменяются с возрастом. Последнее определяет диапазон изменчивости уровня эпиконуса от каудальной трети третьего крестцового позвонка (у новорожденных) до уровня первого крестцового позвонка (у шестимесячных). В постнатальном периоде у кроликов отмечается возрастная изменчивость расположения сегментов спинного мозга по отношению к телам позвонков. Большое несоответствие их друг другу отмечается с возрастом.

Каудальные поясничные и крестцовые корешки выходят из твердой мозговой оболочки под разными углами, поэтому наибольшая протяженность экстрадурального хода корешков в пределах позвоночного канала свойственна именно им.

Возрастные изменения соотношения площади серого и белого вещества и морфология серого вещества и нервных волокон белого вещества на различных уровнях спинного мозга кролика

При измерении площади поперечного сечения исследованных нами нейросегментов спинного мозга от новорожденных до шестимесячных кроликов установлено, что наибольшая площадь поперечного сечения спинного мозга имеет место в области C_6 и L_6 нейросегментов, а наименьшая — в грудном отделе спинного мозга. В процессе развития животных изменение процентного соотношения

площади белого и серого вещества спинного мозга направлено в сторону увеличения белого вещества. У новорожденных кроликов относительная площадь белого вещества спинного мозга в области максимума шейного утолщения составляет 53,1 % к шести месяцам возрастает уже до 75,1 %, в области максимума поясничного утолщения соответственно от 46,2 до 73,6 %.

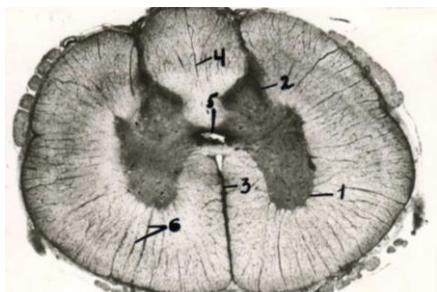


Рис. 42. Поперечный разрез спинного мозга двухнедельного кролика на уровне восьмого грудного нервосегмента. Импрегнация по Белецкому.

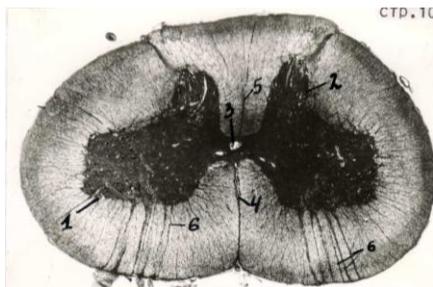


Рис. 43. Поперечный срез спинного мозга трехмесячного кролика на уровне шестого поясничного нервосегмента: 1 – вентральные рога, 2 – дорсальные рога; 3 – центральный спинномозговой канал; 4 – вентральная щель

Площадь серого вещества увеличивается более интенсивно в первый месяц после рождения, менее интенсивно - у животных старшего возраста, у которых преобладает прирост белого вещества спинного мозга (рис. 42, 43). Особенно значительное изменение соотношения между количеством серого и белого вещества претерпевает в грудном отделе мозга. Если у новорожденных кроликов серое вещество в этом отделе относится к белому как 1:1,46, у месячных - 1:2,27, у двухмесячных - 1:3,03, у трехмесячных - 1:3,45, у четырехмесячных - 1:4,03, у шестимесячных - 1:4,40, то в шейном и поясничном соответственно 1:1,13 и 1:0,86; 1:1,40 и 1:1,56;

1:1,84 и 1:1,77; 1:2,15 и 1:2,12; 1:2,21 и 1:2,33; 1:3,03 и 1:2,79.

Таким образом, увеличение белого вещества спинного мозга в зонах утолщения идет за счет коротких межсегментных путей основных пучков вентрального канатика, также за счет увеличения площади, занимаемой нервными волокнами нисходящей и восходящей систем спинного мозга (рис. 44, 45, 46).

Диаметр мягкотных волокон белого вещества

спинного мозга исследованных уровней нарастает по мере увеличения возраста животных. У новорожденных плодов в белом веществе спинного мозга преобладают мягкотные

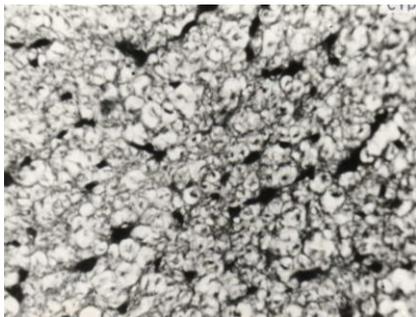


Рис. 45. Поперечный срез дорсального канатика спинного мозга одномесячного кролика на уровне шестого шейного нейросегмента. Импрегнация по Белецкому.

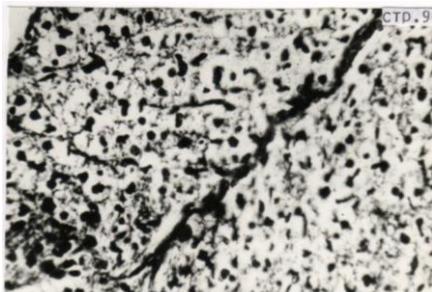


Рис. 44. Поперечный срез проводящих путей спинного мозга новорожденного кролика на уровне шестого шейного нейросегмента вентрального канатика. Импрегнация по Белецкому.

волокна тонкого (1,0 - 2,8 мкм) и, в меньшей степени, среднего диаметра с миелиновой оболочкой толщиной 0,8 - 2,5 мкм (рис. 44). У данных групп животных эти показатели находятся на одном уровне. У кроликов в возрасте одного - шести месяцев появляются волокна среднего и толстого диаметра с четко выраженной миелиновой оболочкой (рис. 45, 46, 47).

Это явление коррелирует со степенью зрелости тела животного в постнатальном периоде. При сопоставлении миелоархитектоники дорсального и вентрального канатиков, в последнем большое количество мягкотных проводников среднего и толстого калибра. Толщина миелиновой оболочки различна не только у миелиновых проводников разного калибра, но и отличается у волокон одной категории. Особенно это заметно у волокон толстого калибра. Так, в нервных проводниках спинного мозга у двухнедельных кроликов в поясничном отделе миелиновая оболочка имеет толщину в пределах 4 мкм, у месячных - 4-5 мкм, у двухмесячных - 5 мкм, у трехмесячных - 5,5 мкм, у четырехмесячных - 6 мкм, у шестимесячных - 6,4 мкм. Одновременно происходит и увеличение диаметра осевого цилиндра. У новорожденных кроли-

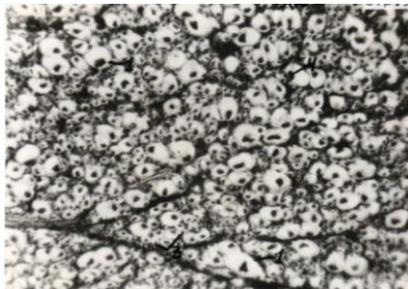


Рис. 46. Поперечный срез вентрального канатика спинного мозга одномесячного кролика на уровне шестого шейного нейросегмента. Импрегнация по Белецкому.

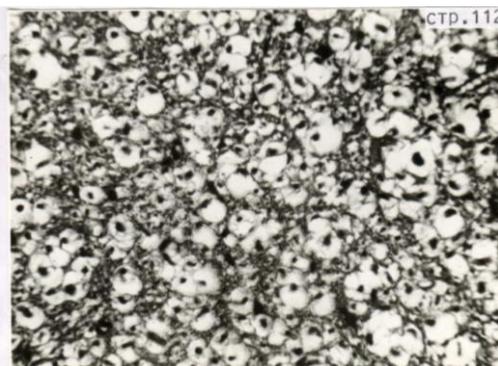


Рис. 47. Поперечный срез вентрального канатика спинного мозга в области вентрального канатика четырёхмесячного кролика на уровне шестого шейного нейросегмента. Импрегнация по Белецкому.

ков при малом количестве средних волокон (2 %) в пределах вентрального канатика имеется большое количество тонких волокон (98 %). У двухнедельных кроликов соответственно 7-93 %, у одномесячных - 31,1-66,2 %, у двухмесячных - 41,9-53,6 %, у трехмесячных - 47,7-47,0 %, у четырехмесячных - 68,9-22,2 %, у шестимесячных - 69,9-20,4 %. Толстые волокна впервые появляются у двухнедельных в поясничном отделе. Вероятно, как толстые, так и средние мякотные волокна относятся к проводникам с одинаковой функцией - являются двигательными.

В дорсальных канатиках преобладают тонкие мякотные волокна (рис. 45). В меньшем количестве зарегистрированы волокна толстого и среднего диаметра. Можно предположить, что часть тонких волокон сохраняется как стабильная форма проводников, другая же часть, накапливая миелин, становится волокнами среднего и толстого калибра. Следовательно, миелоархитектоника волокон белого вещества у кроликов с возрастом претерпевает количественные и качественные изменения, в силу чего происходит увеличение количества проводников, приспособленных к наиболее быстрому, прямому и концентрированному проведению тонкой дифференцированной сигнализации к вышерасположенным корковым центрам. Как мы отметили выше, увеличение количества серого вещества спинного мозга происходит в основном за счет разрастания медиального и латерального поля вентральных рогов. Объем серого вещества спинного мозга, по сравнению с белым веществом, с возрастом у животных исследованных групп столь резко не изменяется.

Исследование нейроцитов латеральных и медиальных ядер серого вещества вентральных рогов спинного мозга на уровне шестого шейного, восьмого грудного и шестого поясничного нейросегментов показало, что у новорожденных кроликов объем ядра нейроцитов в среднем

составляет $2,1 \pm 0,54$ тыс. мкм^3 , цитоплазмы - $9,6 \pm 1,7$ тыс. мкм^3 . Ядерно-цитоплазменное отношение равно 0,30. С возрастом у кролика продолжается процесс роста и дифференцировки нейроцитов. У двухнедельных кроликов объем ядра $2,8 \pm 0,54$ тыс. мкм^3 , цитоплазмы - $21,3 \pm 4,68$ тыс. мкм^3 . Ядерно-цитоплазменное отношение - 0,15. Таким обра-



Рис. 48. Поперечный срез спинного мозга четырехмесячного кролика на уровне восьмого грудного нейросегмента: мотонейроны вентральных рогов. Импрегнация по Белецкому.

зом, цитоплазма по темпам роста значительно опережает ядро. У месячных кроликов размеры ядра и цитоплазмы не намного изменяются, в двухмесячном возрасте наблюдается небольшое уменьшение объема ядра и цитоплазмы в среднем. В трехмесячном возрасте наблюдается резкое увеличение объема цитоплазмы по сравнению с другими возрастными группами ($34,1 \pm 6,80$ тыс. мкм^3), ядерно-цитоплазменное отношение - 0,08. Затем в четырехмесячном возрасте наблюдается небольшое уменьшение объема ядра и цитоплазмы (рис. 48), а к шестимесячному возрасту объем цитоплазмы в среднем достигает $44,1 \pm 5,21$ тыс. мкм^3 , ядра - $3,3 \pm 0,42$ тыс. мкм^3 , ядерно-цитоплазменное отношение - 0,08. В постнатальном онтогенезе у кроликов объем ядра и цитоплазмы мотонейронов имеет тенденцию к увеличению, при этом объем цитоплазмы нарастает в большей степени, чем объем ядра, в результате чего ядерно-цитоплазменное отношение уменьшается.

Дж.Шаде и Д. Форд (1976) указывают, что лишь некоторые нейроциты передних рогов спинного мозга дости-

гают объема 70,0 тыс.мкм³. По нашим же данным, эта величина подвержена значительной возрастной изменчивости даже в пределах одной возрастной группы. Это можно увязать с тем, что изученные нами клеточные группы являются двигательными центрами определенных мышц. По данным названных авторов структуры мозгового ствола и спинного мозга созревают раньше, чем структуры высших корковых центров. Полученный нами цифровой материал также свидетельствует о том, что к моменту рождения у кроликов степень дифференцировки нейроцитов серого вещества спинного мозга достаточно высока. По основным структурным признакам допустимо их сравнение с нейритами половозрелых животных.

4.5. Возрастные изменения симпатических нервов и ганглиев собаки

Чревной ганглий расположен на корнях чревной и краниальной брыжеечной артерии. Полулунный узел представляет собой единую ганглиозную массу, которую только условно можно разделить на чревной и краниальный брыжеечный узлы. Эта ганглиозная масса слева и справа имеет форму треугольных пластинок. В краниальные углы пластинок входят большие внутренностные нервы, а в дорсальный край вступают ветви малого внутренностного нерва. В формировании солнечного сплетения, также принимает участие кишечная ветвь вагуса, отходящая от дорсального пищеводного ствола.

Шейно-грудной ганглий (ШГГ) лежит на уровне шейки первого ребра и имеет звездчатую форму. От него отходят ветви к сердцу, глубокой шейной, передней межреберной, глубокой грудной и подключичной артериям, возвратному, блуждающему и диафрагмальному нервам и позвоночный нерв.

Краниальный шейный ганглий (КШГ) у собаки располагается на латеральной поверхности длинной мышцы головы или на уровне мыщелков затылочной кости. Постганглионарные волокна, отходящие от него, образуют следующие нервы: яремный, внутренний и наружный сонные. КШГ у собаки прилежит к вентрокаудальному краю дистального ганглия блуждающего нерва и вместе с ним окружен общей мощной соединительно-тканной капсулой. Оба ганглия имеют продольно-овальную или продольно вытянутую форму, а на поперечном разрезе – вертикально-овальную.

Возрастные особенности указанных ганглиев представлены на рисунках 49-70.



Рис. 49. Возрастные особенности объема ядер нейроцитов симпатических ганглиев собаки



Рис. 50. Возрастные особенности объема нейроплазмы нейроцитов симпатических ганглиев собаки



Рис. 51. Изменение ядерно-нейроплазменного отношения нейроцитов симпатических ганглиев собаки

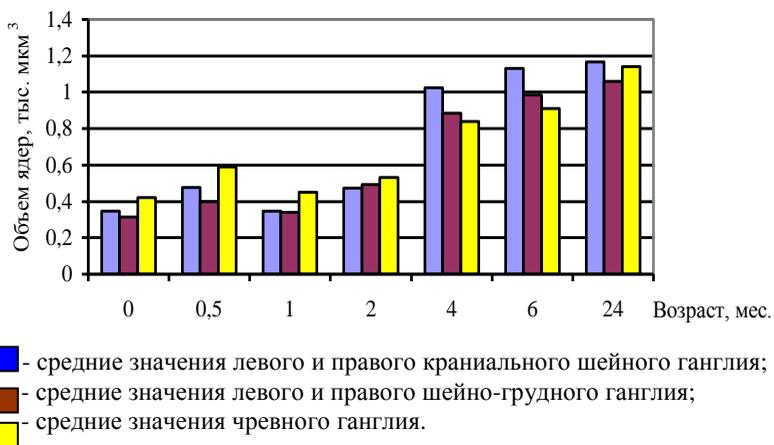


Рис.52. Возрастные особенности объема ядер нейроцитов симпатических ганглиев собаки

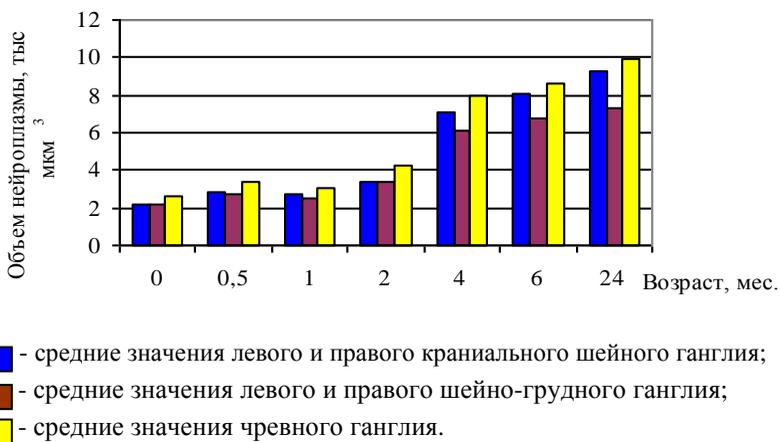


Рис. 53. Возрастные особенности объема нейроплазмы нейроцитов симпатических ганглиев собаки

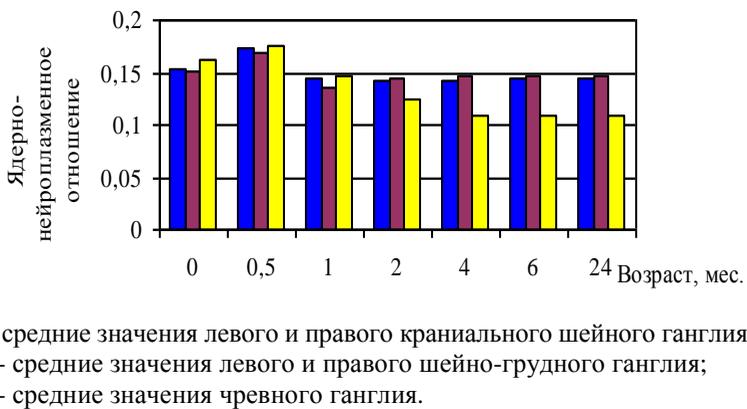


Рис. 54. Изменение ядерно-нейроплазменного отношения нейронитов симпатических ганглиев собаки

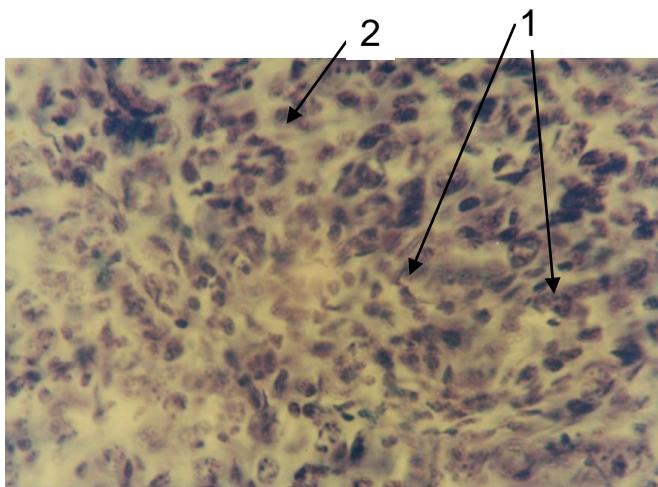


Рис. 55. Участок чревного ганглия новорожденного щенка: 1–нейроциты; 2–глиоциты (окраска по Бильшовскому–Грос; ок. 7, об. 40×0,65).

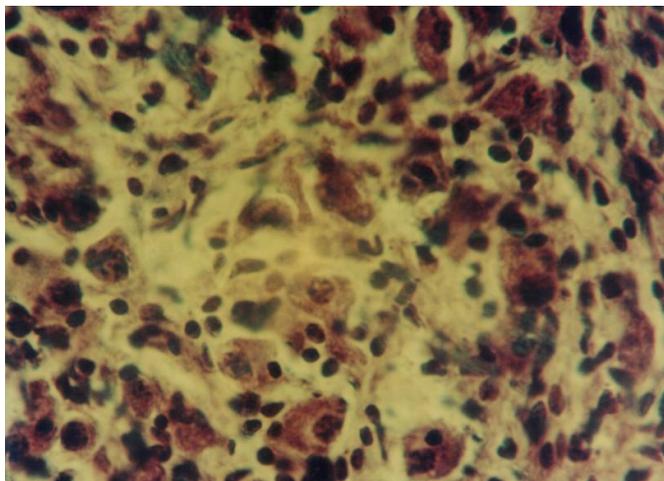


Рис.56. Участок чревного ганглия двухнедельной собаки. Окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65.

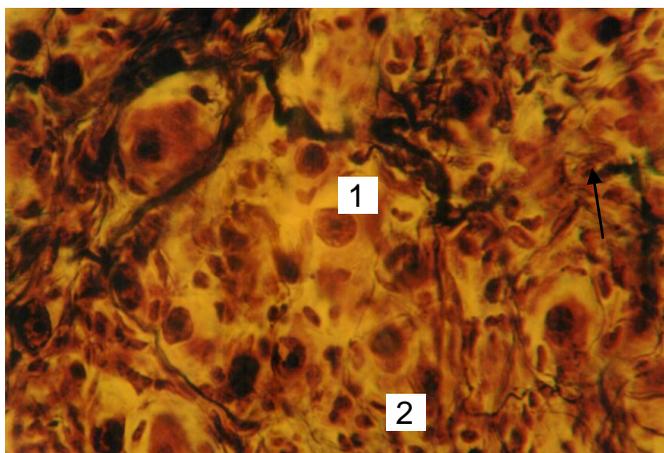


Рис. 57. Участок чревного ганглия 1-месячной собаки: 1–нейроциты; 2 – глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65).

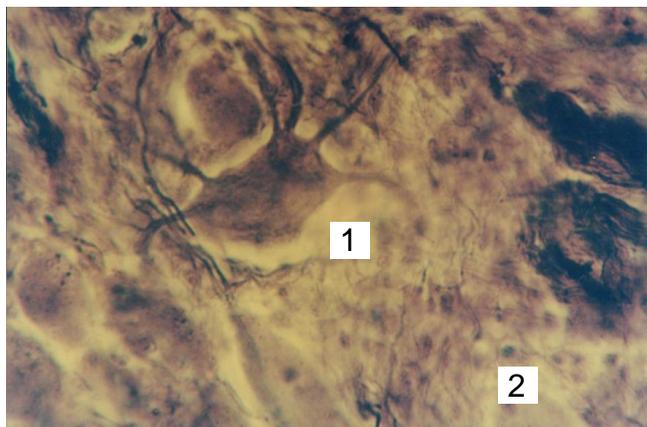


Рис. 58. Участок чревного ганглия 2-х месячной собаки: 1–нейроциты; 2 – глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

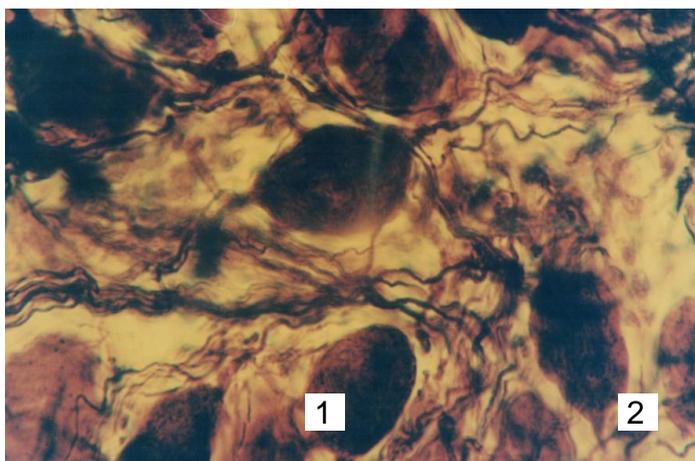


Рис. 59. Участок чревного ганглия 4-х месячной собаки: 1–нейроциты; 2 – глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

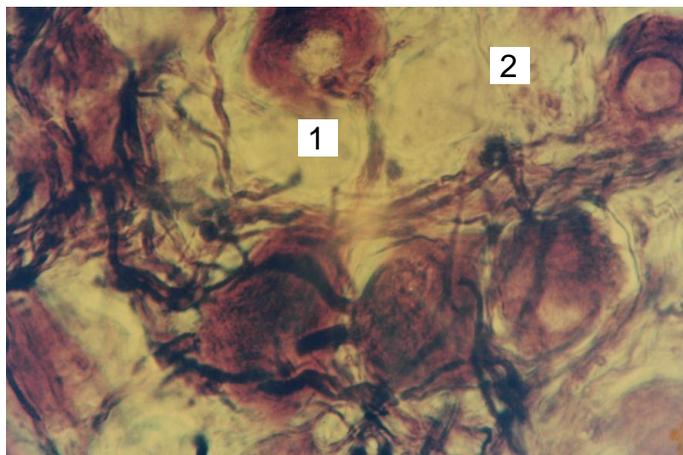


Рис. 60. Участок чревного ганглия 2-х годовалой собаки: 1–нейроциты; 2 – глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

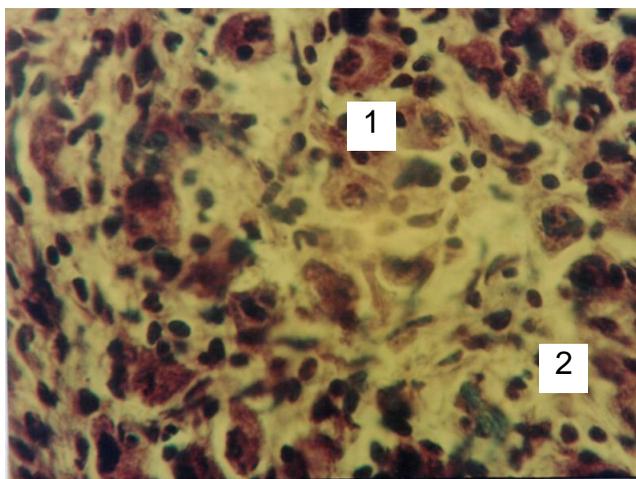


Рис. 61. Участок левого шейно-грудной ганглия 2-х недельного щенка: 1-нейроциты; 2-глиоциты (окраска по Бильшовскому–Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

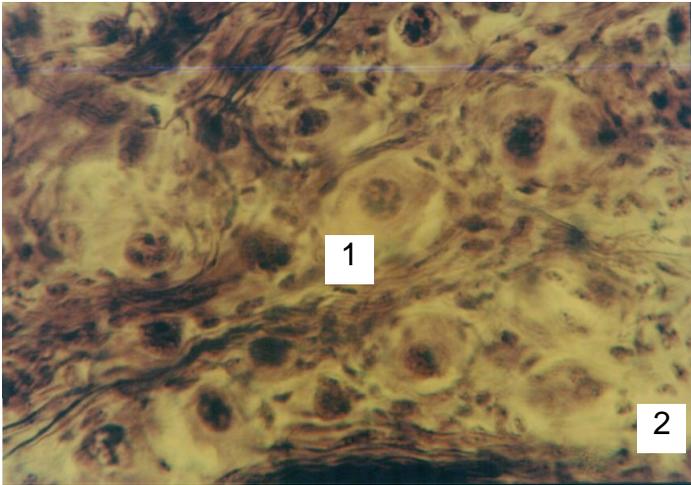


Рис 62. Участок правого шейно-грудного ганглия 2-х месячной собаки: 1-нейроциты; 2-глиоциты (окраска по Бильшовскому–Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

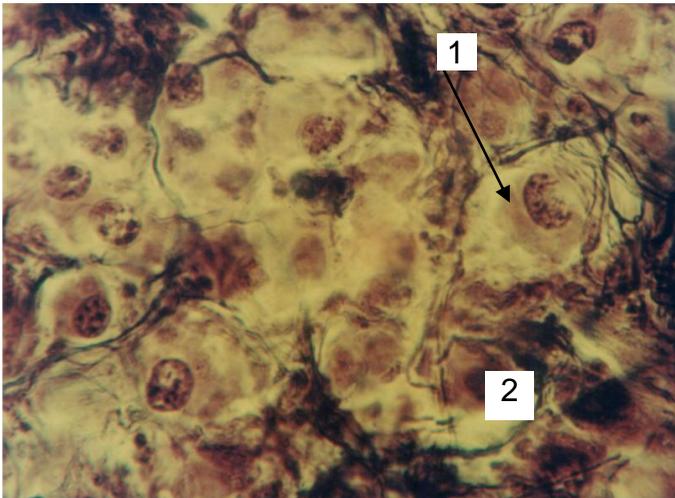


Рис. 63. Участок левого шейно-грудного ганглия 2-х месячной собаки: 1-нейроциты; 2-глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

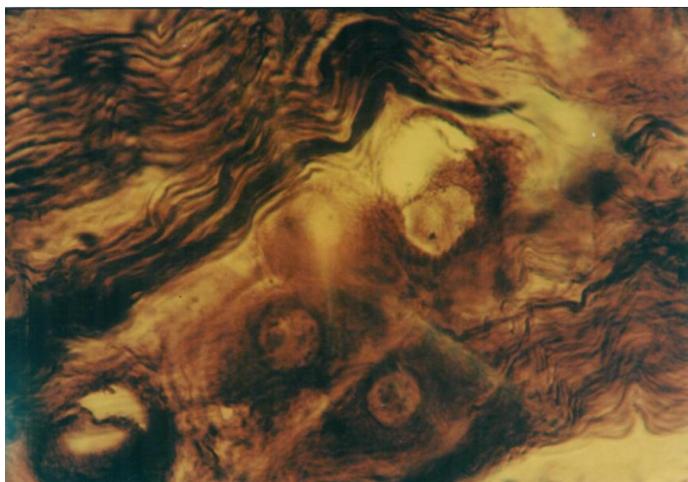


Рис. 64. Участок правого шейно-грудного ганглия 6-ти месячной собаки. Окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65



Рис. 65. Участок правого шейно-грудного ганглия 2-х летней собаки: 1-нейроциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

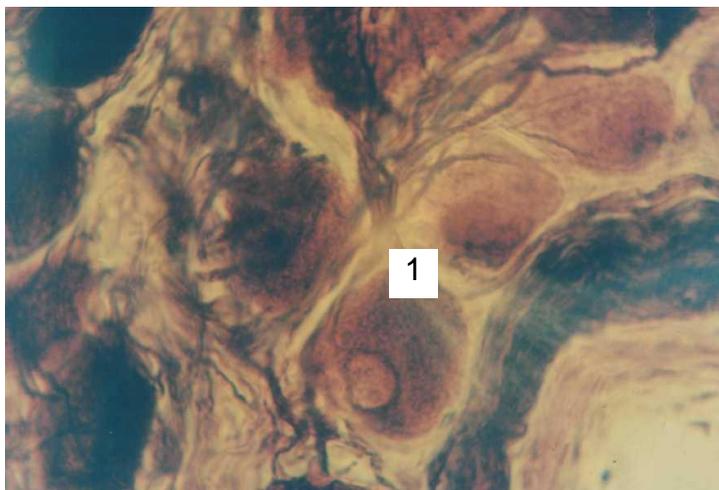


Рис. 66. Участок левого шейно-грудного ганглия 2-х летней собаки: 1-нейроциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

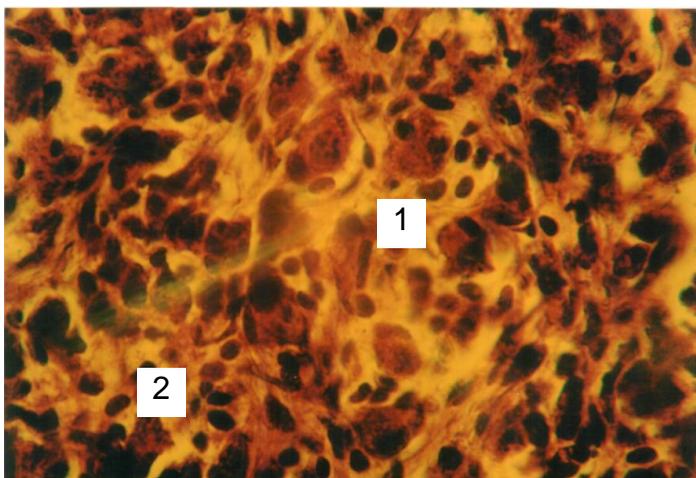


Рис. 67. Участок правого краниального шейного ганглия новорожденного щенка: 1-нейроциты; 2-глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

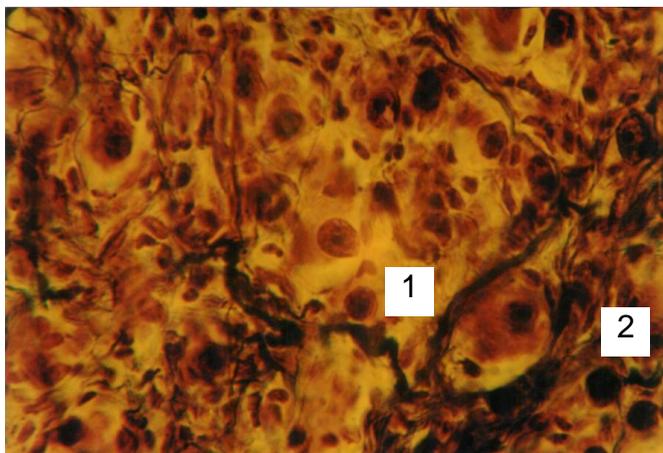


Рис. 68. Участок правого краниального шейного ганглия 2-х недельной собаки: 1-нейроны; 2-глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

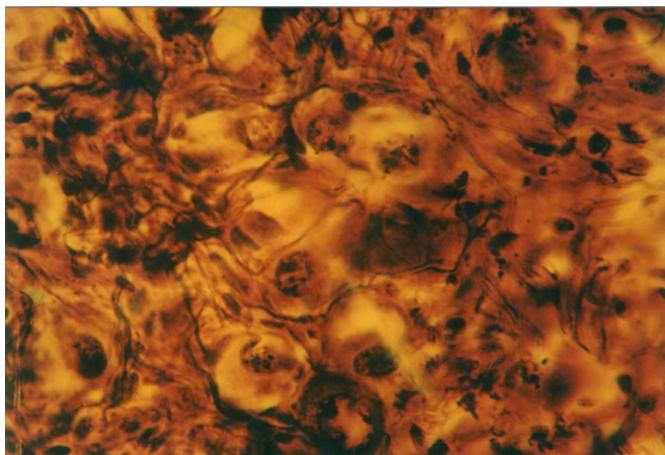


Рис. 69. Участок правого краниального шейного ганглия 4-х месячной собаки: 1-нейроны; 2-глиоциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

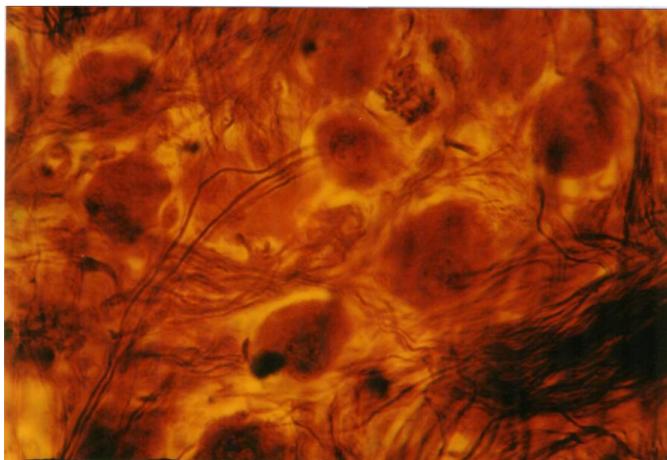


Рис. 70. Участок левого краниального шейного ганглия 2-х летней собаки: 1-нейроциты (окраска по Бильшовскому – Грос; ок. 7, об. 40×0,65)

Анализируя полученные данные, мы видим, что в изменении показателей биометрии исследуемых ганглиев прослеживаются общие закономерности.

У двухнедельных собак (рис. 61, 68) наблюдается значительное увеличение всех показателей биометрии нейроцитов исследуемых ганглиев по сравнению с новорожденными: у КШГ объем ядра ($V_{\text{я}}$) в 1,37 раза ($P < 0,05$), объем нейроплазмы ($V_{\text{н}}$) в 1,28 раза ($P < 0,05$), ядерно-нейроплазменное отношение (ЯНО) в 1,13 раза ($P > 0,05$); у ШГГ - $V_{\text{я}}$ в 1,28 раза ($P < 0,05$), $V_{\text{н}}$ в 1,3 раза ($P < 0,05$), ЯНО в 1,13 раза ($P > 0,05$); у чревного ганглия - $V_{\text{я}}$ в 1,4 раза ($P < 0,05$), $V_{\text{н}}$ в 1,3 раза ($P < 0,05$), ЯНО в 1,08 раза ($P > 0,05$). Ускорение морфогенеза нейроцитов в первые недели постнатальной жизни предположительно можно объяснить началом активной деятельности всех систем организма.

В месячном возрасте наблюдается уменьшение ($P < 0,05$) объема ядра (КШГ-27%, ШГГ – 15 %, чревного

ганглия – 24 %) при незначительном уменьшении ($P>0,05$) объема нейроплазмы (КШГ - 6 %, ШГГ – 8 %, чревного ганглия – 8 %) – это приводит к уменьшению ($P<0,05$) ядерно-нейроплазменного отношения соответственно (в 1,20; 1,26; 1,21 раза).

В 2-х, 4-х и 6-ти месячном возрасте наблюдается пропорциональное увеличение объема ядра и нейроплазмы для всех ганглиев (рис. 63-69). При этом ядерно-нейроплазменное отношение стабилизируется и составляет в 6-ти месячном возрасте ($P>0,05$): у КШГ – 0,145; у ШГГ – 0,146; у чревного ганглия 0,106.

Таким образом, морфологические изменения нейроцитов исследуемых ганглиев у собак в постнатальном периоде характеризуются:

1) изменением объема ядра и нейроплазмы, причем можно выделить два периода наиболее интенсивного роста этих показателей: – 1-й - от рождения до 2-х недель; II-й - от месяца до 2-х лет. В период от 2-х недель до месяца наблюдается уменьшение объема ядра и нейроплазмы.

2) изменением ядерно-нейроплазменного отношения. Можно выделить три периода: 1-й - увеличения, от рождения до 2-х недель и от месяца до двух месяцев, связанный с опережающим ростом ядра по отношению к нейроплазме; II-й – уменьшения, от 2-х недель до месяца, связанный с тем, что происходит уменьшение размеров ядра на 15...27 %, при незначительном уменьшении объема нейроплазмы на 6...8 %; III-й – стабильный, от двух месяцев до двух лет (до достижения половой зрелости собаки), объясняется тем, что объем ядра и цитоплазмы увеличиваются пропорционально.

Возрастные особенности миелоархитектоники симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва собаки

Симпатический грудной ствол у собаки начинается шейно-грудным узлом и заканчивается позвоночным симпатическим ганглием, расположенным позади последнего ребра (рисунок 15). В грудной полости симпатический ствол представляет цепь ганглиев, соединенных межузловыми ветвями и расположенных справа и слева у места соединения ребер с грудными позвонками, довольно отчетливо просматривающимися сквозь прикрывающую их плевру.

В области первых четырех грудных позвонков пограничный ствол прилегает к дорсо-латеральному краю длинного шейного мускула и располагается на уровне реберных головок, начиная от уровня пятого, шестого позвонков он смещается вентрально сначала на линию соединения ребер с грудными позвонками, а в области 10-12-го грудных сегментов - на латеральную поверхность позвонков. Межузловые соединительные ветви округлой формы, но каудально они принимают вид уплощенной ленты. Толщина межузловых ветвей на протяжении грудного отдела неодинакова: наиболее тонкие они между 4 и 5 узлами, краниально и каудально они утолщаются и снова утончаются на границе между грудным и поясничным отделами.

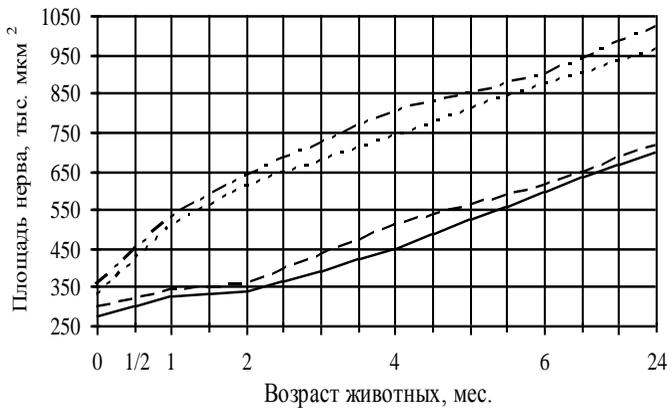
Преганглионарные волокна в области 6-12-го грудных сегментов формируют большой внутренностный нерв (рисунок 15). На своем пути в брюшную полость он сначала сопровождает симпатический ствол, затем отделяется от него. Пройдя в пояснично-реберном треугольнике между латеральной ножкой диафрагмы и поясничными мускулами в брюшную полость, он идет косо вентрокаудально к дорсально-медиальному краю надпочечника и далее вентрально в узлы солнечного сплетения.

При исследовании установлено, что миелоархитектоника вышеназванных нервов в различные периоды постнатального онтогенеза не одинакова и имеет свои особенности (рис. 71-86).

Общее количество нервных волокон СГС изменяется слева ($P < 0,05$) от $6337,5 \pm 123,5$ до $18530,3 \pm 174,7$, справа ($P < 0,05$) от $6030,0 \pm 89,5$ до $17572,5 \pm 183,8$; а БВН соответственно слева ($P < 0,05$) от $7807,5 \pm 134,4$ до $26977,5 \pm 199,1$, справа ($P < 0,05$) от $7162,5 \pm 141,8$ до $25286,3 \pm 149,9$.



Рис. 71. Изменение общего количества нервных волокон в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки



- - - - - левый; правый симпатический грудной ствол;
 - - - - - левый; ————— правый большой внутренностный нерв

Рис. 72. Изменение общей площади поперечного сечения симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва собаки



Рис. 73. Поперечный срез левого симпатического грудного ствола одномесячной собаки (окраска по Ван Гизону, ув.х 56): 1- симпатический грудной ствол; 2 – эпиневррий; 3 – эндоневрий; 4 – периневррий.

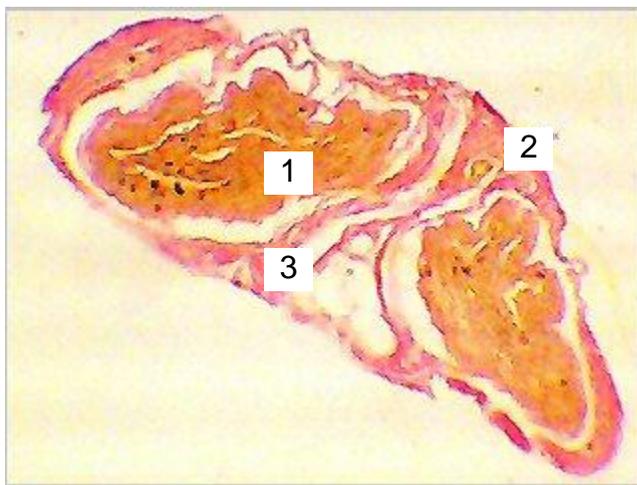


Рис. 74. Поперечный срез правого большого внутренностного нерва 2-х месячной собаки (окраска по Ван Гизону, ув.х56): 1- большой внутренностный нерв; 2 – эпиневррий; 3 – эндоневрий.

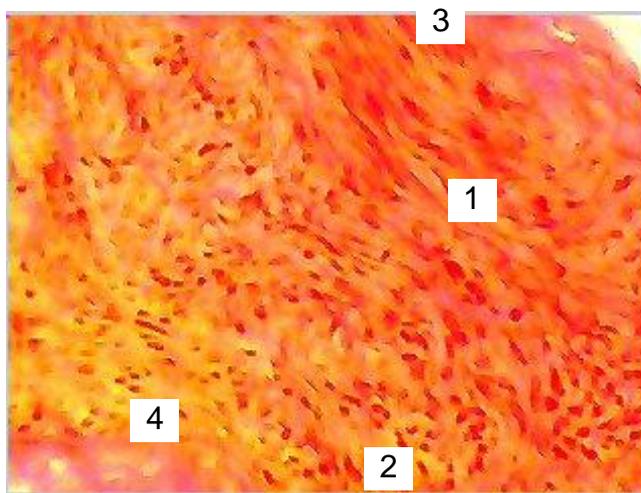


Рис. 75. Поперечный срез правого симпатического грудного ствола 1-месячной собаки (окраска по Ван Гизону, ув.х280): 1 – нервные волокна; 2– ядра нейролеммоцитов; 3 – эпиневррий; 4 – осевой цилиндр.

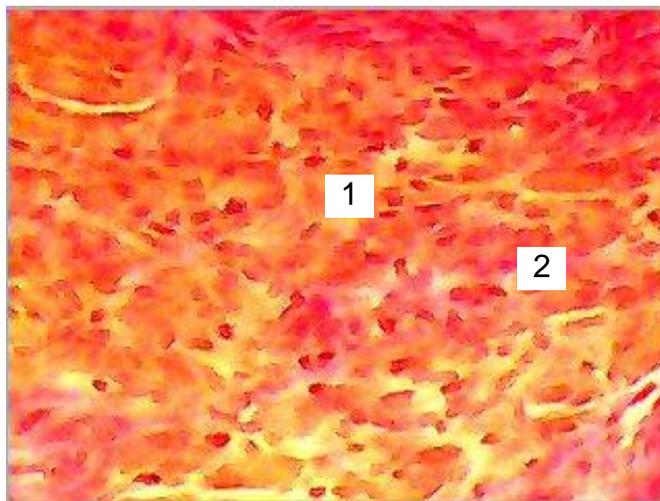


Рис. 76. Поперечный срез левого симпатического грудного ствола 2-месячной собаки (окраска по Ван Гизону, ув.х280): 1 – нервные волокна; 2 – ядра нейролеммоцитов.

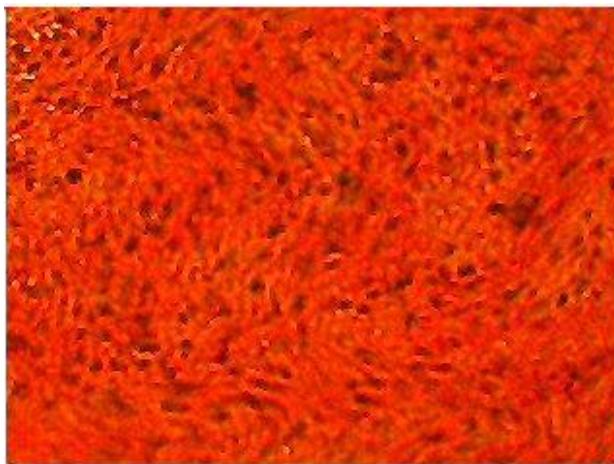


Рис. 77. Поперечный срез левого большого внутренностного нерва новорожденной собаки (окраска по Ван Гизону, ув.х 280): 1 – нервные волокна; 2– ядра нейролеммоцитов; 3 – осевой цилиндр.

Из анализа полученных данных следует, что симпатический грудной ствол собаки является однопучковым. Средняя площадь его поперечного сечения с возрастом увеличивается ($P < 0,05$) как слева, так и справа в $\approx 2,5$ раза – слева с $297,3 \pm 1,65$ до $710,6 \pm 3,82$, справа с $278,0 \pm 4,21$ до $700,9 \pm 4,39$ тыс. мкм^2 .

Показатели изменяются плавно, что свидетельствует о равномерном нарастании объема структур, составляющих нерв. При этом изменение площади поперечного сечения СГС с рождения до двух месяцев незначительное (слева 4...8 %, справа 5...8 %), а в дальнейшем, с четырех месяцев до двух лет, наблюдается увеличение интенсивности прироста (слева 14...30 %, справа 15...25 %).

Большой внутренностный нерв состоит из двух пучков. Средняя площадь поперечного сечения с возрастом, так же как и в симпатическом грудном стволе, постепенно увеличивается ($P < 0,05$) как слева, так и справа в $\approx 2,9$ раза. При этом наибольшая интенсивность прироста площади поперечного сечения БВН наблюдается в начальный период жизни собаки с рождения до четырех месяцев (слева – 16...20 %, справа 17...21 %), в последующий исследуемый период с шести месяцев до двух лет (слева – 11...12 %, справа – 9...15 %)

Левый симпатический грудной ствол и большой внутренностный нерв во все возрастные периоды толще правого, соответственно в 1,01...1,13 и в 1,03...1,08 раза. В свою очередь БВН толще СГС во все возрастные периоды, слева в 1,19...1,81 и справа в 1,19...1,79 раза.

Динамика изменения процентного содержания нервной и соединительной тканей в общей площади симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва представлена на рисунках 78, 79.



Рис. 78. Изменение процентного содержания нервной ткани в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки

Из анализа этих данных видно (рис. 68, 69), что процентное содержание нервной ткани в общей площади симпатического грудного ствола с возрастом увеличивается ($P < 0,05$) слева с 57,5 до 68,1 %, справа с 58,8 до 67,1 %, причем как слева, так и справа с рождения до одного месяца и с двух месяцев до двух лет происходит плавное увеличение, а с одного до двух месяцев наблюдается небольшое снижение ($P < 0,05$) данного показателя (слева на 0,2 %, справа на 0,5%).

Процентное содержание нервной ткани в общей площади большого внутренностного нерва изменяется равномерно ($P < 0,05$) во всех возрастах слева с 59,7 до 65,0 %, справа с 58,7 до 64,8 %.

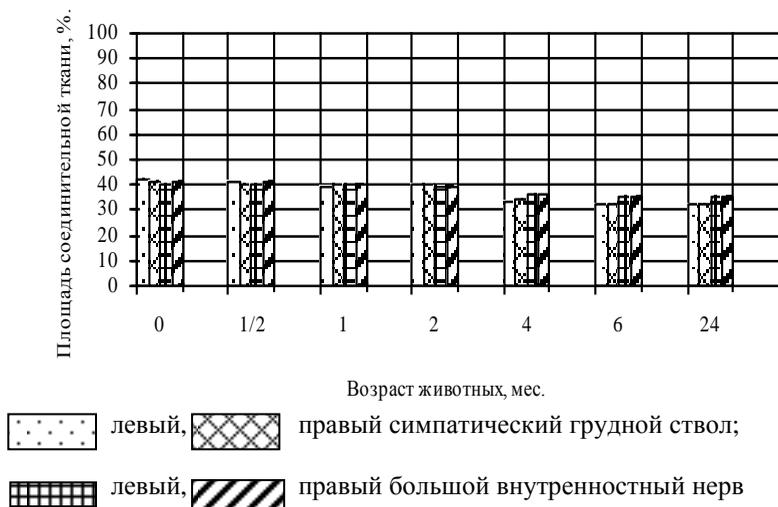


Рис. 79. Изменение процентного содержания соединительной ткани в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки

Процентное содержание соединительной ткани в общей площади симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва, наоборот, с возрастом уменьшается: в левом и правом СГС в возрасте с рождения до одного месяца ($P > 0,05$) (с 42,5 до 39,6% и 41,2 до 39,9% соответственно) и с двух месяцев до двух лет ($P < 0,05$) (с 39,8 до 31,9% и 40,4 до 32,3% соответственно). С одного до двух месяцев наблюдается незначительное увеличение ($P > 0,05$) данного показателя (слева с 39,6 до 39,8%, справа с 39,9 до 40,4%); в левом и правом БВН равномерное уменьшение ($P < 0,05$) данного показателя во всех возрастах (слева с 40,3 до 35,0 %, справа с 41,3 до 35,2 %).

Исследование внутривольной структуры дает сведения о сложности строения нервных волокон симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва собаки, их взаимоотношений внутри нервов и связях с иннервируемыми органами. Нервная ткань представлена

миелиновыми и безмиелиновыми волокнами, с преобладанием последних во всех возрастных группах (рис. 78-81).

Анализ данных общего количества и распределение различных типов нервных волокон в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве показал, что во всех возрастных группах преобладают безмиелиновые и тонкие миелиновые волокна. Средние миелиновые волокна появляются в СГС и БВН в месячном возрасте, а толстые – только в шесть месяцев. Количество различных типов нервных волокон по возрастам как в симпатическом грудном стволе, так и в большом внутренностном нерве неодинаково.

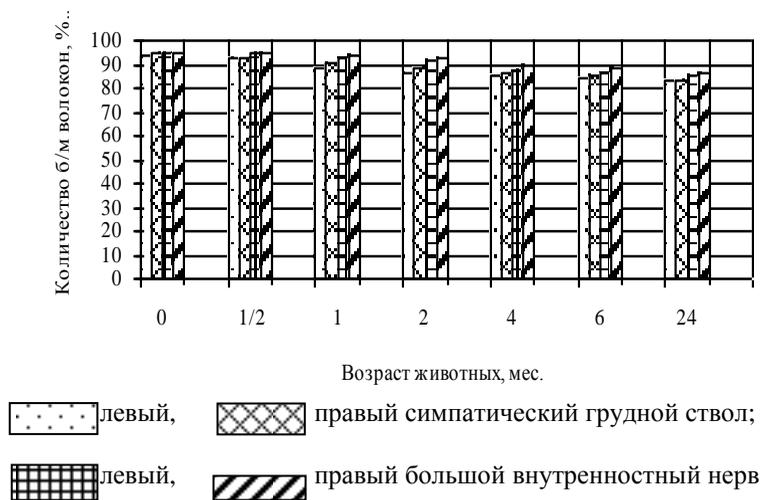


Рис. 80. Изменение процентного содержания безмиелиновых нервных волокон в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки



Рис. 81. Изменение процентного содержания тонких миелиновых волокон в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки

В обоих нервах наибольшее количество безмиелиновых волокон содержится у новорожденных животных: в СГС слева – 93,5 %, справа – 94,4 %; в БВН слева – 94,7 %, справа – 95,2 %.

К месячному возрасту происходит снижение ($P < 0,05$) их процентного содержания с одновременным увеличением доли тонких и появлением средних миелиновых волокон соответственно: в СГС слева ($P < 0,05$) до 10,6 % и 0,5 %, справа ($P < 0,05$) до 9,7 % и 0,2, в БВН слева ($P < 0,05$) до 6,9 % и 0,4 %, справа ($P < 0,05$) до 6,3 % и 0,2 %. В возрасте двух и четырех месяцев продолжается снижение процентного содержания безмиелиновых с одновременным увеличением тонких и средних миелиновых волокон. В возрасте шести месяцев в СГС и БВН появляются толстые миелиновые волокна и в последующем происходит изменение процентного содержания различных типов нервных волокон. К двум годам изученные нервы содержат: левый и



Рис. 82. Изменение процентного содержания средних миелиновых волокон в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки

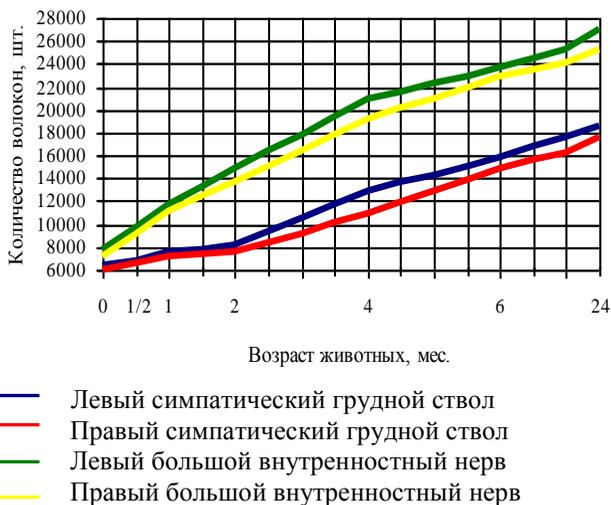


Рис. 83. Изменение общего количества нервных волокон в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве собаки.

правый СГС соответственно ($P < 0,05$) б/м – 83,4 % и 83,4 %, т/м – 11,3 % и 11,4 %, с/м – 4,7 % и 4,7 %, тл/м – 0,6 % и 0,5 %; левый и правый БВН, соответственно б/м ($P > 0,05$) – 85,7 % и 86,5 %, т/м ($P < 0,05$) – 9,5 % и 9,2 %, с/м ($P < 0,05$) – 4,4 % и 4,0 %, тл/м ($P < 0,05$) – 0,4 % и 0,3 %.

Видовая принадлежность волокон, определялась на препаратах разволокненных нервов (по В.П. Воробьеву).

Во всех возрастных группах наиболее распространенными являются волокна безмиелинового типа с овальными и примерно поровну с сигарообразными и веретенообразными ядрами нейролеммоцитов.

У новорожденных щенят на долю безмиелиновых волокон с овальными ядрами нейролеммоцитов приходится: в левом и правом симпатическом грудном стволе соответственно – 73 и 74 %; с сигарообразными ядрами нейролеммоцитов – 11 и 10 %; с веретенообразными по 10 %. Из миелиновых волокон встречаются тонкие – до 6 %.

В большом внутренностном нерве процентное содержание безмиелиновых волокон с овальными ядрами нейролеммоцитов составляет слева и справа, соответственно: 92 и 93 %; с сигарообразными ядрами 3 и 2%. Из миелиновых волокон встречаются тонкие – до 5 %.

В двухнедельном возрасте в СГС наблюдаются незначительные изменения в характере распределения процентного содержания волокон: безмиелиновые волокна с овальными ядрами нейролеммоцитов составляют слева и справа, соответственно, 69 и 70 %; с сигарообразными ядрами по 12% и с веретенообразными ядрами по 11 %. Количество тонких миелиновых волокон увеличивается до 8 % слева и до 7 % справа. Изменения процентного содержания волокон в БВН в данном возрасте аналогичны с предыдущим.

С возрастом, в левом и правом симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве, отмечается

снижение безмиелиновых и увеличение миелиновых волокон. В возрасте одного месяца появляются средние, а к шести месяцам толстые миелиновые волокна.

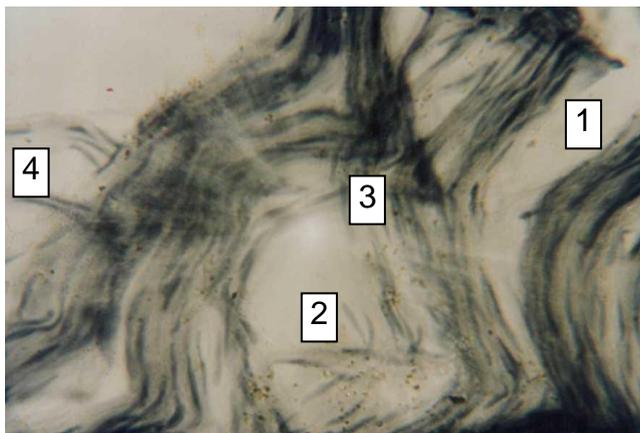


Рис. 84. Правый симпатический грудной ствол собаки (2 месяца) разволокненный по В.П.Воробьеву (окраска по Вейгерту, ув. Ч280): 1– миелиновые волокна; 2-безмиелиновое волокно с сигарообразными ядрами леммоцитов; 3- безмиелиновое волокно с веретенообразными ядрами леммоцитов; 4- безмиелиновое волокно с овальными ядрами леммоцитов.

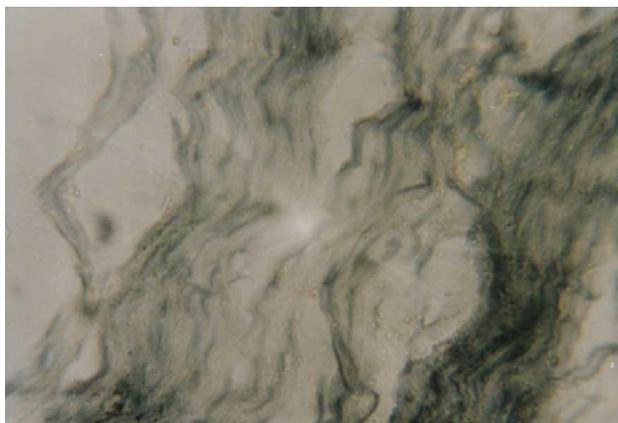


Рис. 85. Левый большой внутренностный нерв собаки (2 месяца) разволокненный по В.П.Воробьеву (окраска по Вейгерту, ув. x280)

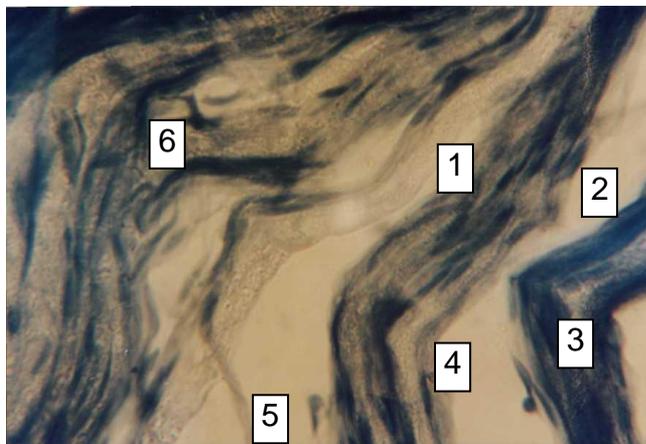


Рис. 86. Левый грудной ствол собаки (2 года) разволокненный по В.П.Воробьеву (окраска по Вейгерту, ув. X 280): 1–тонкое миелиновое волокно; 2–среднее миелиновое волокно; 3–толстое миелиновое волокно; 4–безмиелиновое волокно с сигарообразными ядрами леммоцитов; 5– безмиелиновое волокно с веретенообразными ядрами леммоцитов; 6– безмиелиновое волокно с овальными ядрами леммоцитов.

У взрослых животных процентное соотношение различных типов нервных волокон составили: в симпатическом грудном стволе слева и справа соответственно – безмиелиновые волокна с овальными ядрами леммоцитов 40 и 42 %, с веретенообразными по 20 %, с сигарообразными 23 и 21 %; миелиновые тонкие по 11 %, средние по 5 %, толстые по 1 %.

В большом внутренностном нерве содержание волокон слева и справа следующее - безмиелиновые волокна с овальными ядрами леммоцитов 72 и 73 %, с веретенообразными по 6 и 5 %, с сигарообразными по 8 %; миелиновые тонкие по 9 %, средние по 4 %, толстые по 1 %.

Таким образом, миелоархитектоника симпатического грудного ствола и большого внутренностного нерва во все возрастные периоды имеет общую закономерность – преобладание безмиелиновых волокон с овальными и при-

мерно равным распределением волокон с веретенообразными и сигарообразными ядрами нейролеммоцитов. С возрастом протекают процессы миелинизации, которые выражаются в появлении и увеличении численности средних и толстых миелиновых волокон.

ВЫВОДЫ

1. Большинство нейроцитов симпатических ганглиев (чревного, шейно-грудного и краниального шейного) новорожденных собак имеют слабо развитый дендритный аппарат. С возрастом происходит рост их перикариона и ядерно-нейроплазменное отношение изменяется от 0,150...0,163 до 0,110...0,147.

2. Морфологические изменения нейроцитов исследуемых ганглиев у собак в постнатальном периоде характеризуются:

- изменением объема ядра и нейроплазмы, причем можно выделить два периода наиболее интенсивного роста этих показателей: I-й - от рождения до 2-х недель; II-й - от месяца до двух лет. В период от 2-х недель до месяца наблюдается уменьшение объема ядра и нейроплазмы;

- изменением ядерно-нейроплазменного отношения. Можно выделить три периода: I-й - увеличения, от рождения до 2-х недель и от месяца до двух месяцев, связанный с опережающим ростом ядра по отношению к нейроплазме; II-й – уменьшения, от 2-х недель до месяца, связанный с тем, что происходит уменьшение размеров ядра на 15...27 %, при незначительном уменьшении объема нейроплазмы на 6...8 %; III-й стабильный, от двух месяцев до двух лет, объясняется тем, что объем ядра и цитоплазмы увеличиваются пропорционально.

3. В период от рождения до двух лет общее количество нервных волокон в симпатическом грудном стволе собаки увеличивается слева и справа – в 2,9 раза, в большем внутренностном нерве – в 3,5 раза.

4. Количество нервных волокон увеличивается асинхронно. Наиболее интенсивно этот процесс происходит в симпатическом грудном стволе слева и справа с 2-х до 6-ти месяцев, а в большом внутренностном нерве слева и справа с рождения до 4-х месяцев.

5. У животных всех исследованных возрастных групп в симпатическом грудном стволе и большом внутренностном нерве преобладают безмиелиновые (от 93,5...95,2 % – у новорожденных, до 83,4...86,5 % - у взрослых) и тонкие миелиновые (от 4,8...6,5 % до 9,2...11,4 %, соответственно) нервные волокна.

6. С возрастом происходит значительное увеличение количества тонких и средних миелиновых волокон, и появляются единичные проводники толстого калибра, что сопровождается соответствующим относительным уменьшением общей суммы безмиелиновых волокон.

7. Наибольшая интенсивность процесса миелинизации нервных волокон в исследованных нервах отмечается с одного до шести месяцев.

Глава 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дифференцировка нервных элементов происходит гетерохронно как в гомологичных объектах у животных разных видов, так и в различных ганглиях и нервах одного животного, а также в одной ганглии и нерве. Раньше других достигают морфологической зрелости соматические нервные структуры, позднее - автономные, среди которых внутренние элементы, и особенно нейроны ганглиев собственно слизистого сплетения желудочно-кишечного тракта. При этом имеет место проксимально-дистальный градиент скорости созревания. Морфологические преобразования нейроцитов периферического и центрального отделов нервной системы у домашних млекопитающих и птиц продолжаются на протяжении всей жизни, отличаясь особой интенсивностью в первые месяцы и годы после рождения, а также в период старения организма.

Интрамуральный нервный аппарат пищеварительной системы у новорожденных животных морфологически незрелый, уровень развития нервных структур в однотипных органах у разных видов животных неодинаков, после рождения интрамуральные ганглии развиваются быстрыми темпами. Резкий сдвиг в развитии интрамуральных ганглиев кишечника в течение 1-го месяца жизни связан с началом активного функционирования органов пищеварения.

В постнатальном онтогенезе происходит значительное увеличение общего количества нервных волокон блуждающего нерва на всех исследованных уровнях (средняя треть шеи, основание сердца, диафрагма) слева и справа. Наибольший прирост количества нервных волокон наблюдается в первые месяцы постнатальной жизни.

Параллельно нарастанию общего количества нервных волокон наблюдается увеличение количества миелиновых нервных волокон.

Выявленные закономерности морфогенеза нервной системы домашних животных имеют как прикладное, так и фундаментальное значение. Полученные данные могут использоваться:

- в учебном процессе – при изложении материала на лекциях и лабораторно-практических занятиях по темам «Нервная система»;

- при написании соответствующих разделов анатомии и гистологии в руководствах и учебных пособиях;

- в эволюционной и сравнительной морфологии;

- при проведении экспериментов общебиологического, физиологического, медицинского профиля;

- в практике ветеринарного врача при проведении лечебно-профилактических манипуляций, в патологоанатомической диагностике болезней органов грудной и брюшной полостей и т.д.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Акбирова, С.Г. Макро- и микроморфология нервного аппарата овец и кроликов / С.Г. Акбирова, Ф.И. Миншагаева // Материалы Международной научн. конф. посвящ. 125-летию КГАВМ. – Казань, 1998. – Ч.1. – С. 158-159.
2. Аккуратов, Е.Г. Структурная организация нейроцитов узлового ганглия блуждающего нерва, иннервирующих разные органы пищеварительного тракта крысы / Е.Г. Аккуратов // Морфология. – С.-Пб.: 1996. – Т. 109, Вып. 3. – С. 27-30.
3. Александровская, О.В. Закономерности пре- и постнатального морфогенеза нейроглиальной системы чувствительного и двигательного звеньев соматической рефлекторной дуги и вегетативных узлов животных / О.В. Александровская, В.Л. Арбузов, О.С. Бушукина // Материалы 2-го Всероссийского съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. – Л.-М.: 1988. – С. 5-7.
4. Александровская, О.В. Особенности ультраструктуры и динамика гистохимических показателей периферических ганглиев с.-х. животных промышленных комплексов и диких промысловых животных / О.В. Александровская, Т.И. Минеева, В.Л. Арбузов и др. // Возрастная и морфологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: Сб. научн. тр. – Ульяновск, 1987. – С. 3-6.
5. Арчаков, Н.В. Некоторые вопросы морфологии, топографии, внутривольного строения вагосимпатического нерва, звездчатых узлов и путей афферентной иннервации сосудов / Н.В. Арчаков // Вопросы морфологии нервной системы. – М.: 1973. – С. 138-144.
6. Арчакова, Л.И. Ультраструктурные основы функцио-

- нальной организации симпатических ганглиев: автореф. дис. доктора биол. наук. / Л.И. Арчакова – Минск, 1993. – 26 с.
7. Бабминдра, В.П. Нейронная организация вегетативных ганглиев / В.П. Бабминдра // Физиология вегетативной нервной системы. – Л.: Наука, 1981. – С. 178-184.
 8. Бабминдра, В.П. Структурная организация преганглионарных симпатических нейронов / В.П. Бабминдра, Т.А. Брагина, А.Н. Шабанов // Физиол. журн. СССР. – М.:, 1984. -Т. 70, № 6. – С. 773-778.
 9. Байматов, В.Н. Архитектоника нервных стволов у овец /В.Н. Байматов, З.И. Приказчикова, Г.Р. Шакирова // Мат. 3-го съезда. – Тюмень, 1994. – С. 234.
 10. Батраков, В.В. О морфогенезе интрамуральных нейроцитов двенадцатиперстной кишки у кур / В.В. Батраков // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм: Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1983. – С. 21-23.
 11. Благодатских, Г.А. Макромикроморфология экстра- и интераорганных нервов сердца домашних и некоторых лабораторных животных / Г.А. Благодатских // Профилактика и лечение незаразных болезней крупного рогатого скота. – Казань, 1982. – С. 68-74.
 12. Бобин, В.В. Возрастные особенности миелоархитектоники периферических нервов / В.В. Бобин и др. // Архив АГ и Э. – М.:, 1989. - № 12. – С. 32.
 13. Воробьев, В.П. Вегетативная нервная система / В.П. Воробьев // Избр. тр. – М.:, 1958. – С. 214-239.
 14. Гейнисман, Ю.Я. Структурные и метаболические проявления функции нейрона / Ю.Я. Гейнисман. – М.: Медицина, 1974. – 317 с.
 15. Гирфанова, Ф.Г. Особенности топографии и ветвления блуждающего нерва и его взаимоотношения с

- симпатическими нервами у кролика / Ф.Г. Гирфанова // Мат. Междунар. научн.-практ. конф. - Вып. 4. - Троицк, 2000. - С. 13-15.
16. Глинкина, В.В. Постнатальное развитие фенотипа автономного нейрона / В.В. Глинкина - М.:, 1995. - 439 с.
 17. Голуб, Д.М. О развитии ганглиев вегетативной нервной системы /Д.М. Голуб // Морфогенез и структура органов человека и животных: Сб. научн. тр. - Минск: Беларусь, 1970. - С. 17-22.
 18. Григорьева, А.В. Исследование транскрипции в симпатических нейронах крысы на разных этапах постнатального онтогенеза / А.В. Григорьева, В.Н. Ярыгин // Бюл. Эксперим. биологии и медицины. - М.:, 1981. - Т.ХСII, № 7. - С. 110-112.
 19. Джангабаев, Ж.К. О постнатальном морфогенезе нейроцитов спинальных ганглиев КРС / Ж.К. Джангабаев // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: Сб. научн. тр. - Ульяновск, 1987. - С. 18-22.
 20. Догель, А.С. Окончания чувствительных нервов в сердце и в кровеносных сосудах млекопитающих / А.С. Догель // Тр. Общества русских врачей. - С.-Пб.:, 1895-1896. - С. 466-473.
 21. Емануйлов, А.И. Аfferентная иннервация шейного отдела пищевода и трахеи в раннем постнатальном онтогенезе / А.И. Емануйлов, Е.А. Маслюкова // Морфология. - С.-Пб.:, 2004. - Т. 125, № 3. - С. 54-56.
 22. Жаботинский, Ю.М. Нормальная и патологическая морфология нейрона / Ю.М. Жаботинский. - М.:, Изд-во АМН СССР, 1956. -250 с.
 23. Жеребцов, Н.А. Динамика роста размеров нейрона в ганглиях тощей кишки свиньи / Н.А. Жеребцов // Новое о строении органов и тканей животных: Сб. на-

- учн. тр. - Ульяновск, 1973. – С. 10-12.
24. Жеребцов, Н.А. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нервной системы домашних млекопитающих и птиц / Н.А. Жеребцов // Материалы международной науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы ветеринарной медицины». 25-26 сентября 2003 г. – Ульяновск, 2003. – С. 13.
 25. Жеребцов, Н.А. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов домашних животных / Н.А. Жеребцов // Морфология. – С.-Пб.:, 2000. – Т. 117. – С. 46-47.
 26. Жеребцов, Н.А. Общие закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов и нервных волокон у домашних животных / Н.А. Жеребцов // Морфоэкологические проблемы в животноводстве и ветеринарии: Материалы докладов. – Киев, 1991. – С. 36.
 27. Жеребцов, Н.А. Строение и возрастные морфологии иннервации внутренних половых органов у самок домашних животных / Н.А. Жеребцов // Материалы Всесоюзного съезда АГ и Э. – Тбилиси, 1966. – С. 89-95.
 28. Жеребцов, Н.А. О возрастных особенностях морфологии интрамуральных нейроцитов тонкого кишечника крупного рогатого скота / Н.А. Жеребцов, Г.К. Жеребцова // Новое в морфологии, физиологии и биохимии животных в условиях крупных ферм: Сб. научн. тр. – Ульяновск, 1983. – С. 12-15.
 29. Жеребцов, Н.А. Некоторые закономерности постнатального морфогенеза нейроцитов домашних животных. Вопросы морфологии нервной системы млекопитающих и птиц / Н.А. Жеребцов, Г.К. Жеребцова, В.В. Батраков и др. // Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства: Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1987. – С.

24-36.

30. Жеребцов, Н.А. Постнатальный морфогенез мышечно-кишечного нервного сплетения двенадцатиперстной кишки собаки / Н.А. Жеребцов, Т.Г. Скрипник // Морфология. – С.-Пб.:, 2001. – Т.120, № 4. – С. 71.
31. Жеребцова, Г.К. Морфология и топография интрамуральных нейронов тонкого кишечника у свиней в возрастном аспекте / Г.К. Жеребцова // Вопросы морфологии периферической нервной системы животных: Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1971. – Т. 2, Вып. 2. – С. 6-12.
32. Журавлева, Л.Д. К вопросу о морфогенезе нейроцитов спинного мозга у свиньи / Л.Д. Журавлева // Вопросы морфологии домашних животных: Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1979. – С. 21-23.
33. Закиева, Г.Р. Критические периоды формирования узлов чревного сплетения у плодов крупного рогатого скота / Г.Р. Закиева, Г.Р. Шакирова // Материалы Всероссийской научно-методической конференции патологоанатомов ветеринарной медицины. – Уфа, 2003. – С. 192-193.
34. Иванов, И.Ф. К сравнительной гистологии вегетативной иннервации позвоночных животных / И.Ф. Иванов // Труды 5 Всесоюзного съезда АГЭ.–М.:, 1951. – С. 607-610.
35. Ильдудова, В.Н. Возрастные изменения отростков интрамуральных нейроцитов толстой кишки у КРС / В.Н. Ильдудова // Морфология, С.-Пб.:, 2000. – Т. 117, № 3. - С. 143-151.
36. Ильдудова, В.Н. О возрастных особенностях морфологии интрамуральных нейроцитов толстого отдела кишечника КРС / В.Н. Ильдудова // Новое в краевой патологии с.-х. животных и птиц: Сб. научн. тр. – Ульяновский СХИ, 1986. – С. 89-94.

37. Клишов, А.А. Проблемы ядерно-цитоплазменных отношений / А.А. Клишов // Архив АГ и Э. – Л.: 1966. – Т. 50, № 3. – С. 106-117.
38. Кнорре, А.Г. Развитие вегетативной нервной системы в эмбриогенезе позвоночных и человека / А.Г. Кнорре, Л.В. Суворова. – М.: Медицина, 1984. – 124 с.
39. Козлов, Н.А. Морфология и некоторые морфологические показатели краниального шейного симпатического ганглия крупного рогатого скота в постэмбриональном развитии / Н.А. Козлов, Т.В. Соловьёва, Л.В. Луконина // Вопросы ветеринарной биологии. – М.: 1992. – С. 58-61.
40. Колосов, Н.Г. Структурная организация вегетативных ганглиев / Н.Г. Колосов, А.Я. Хабарова. – Л.: Наука, 1978. – 72 с.
41. Корочкин, Л.И. Дифференцировка и старение вегетативного нейрона / Л.И. Корочкин. – М.-Л.: Наука, 1965. – 188 с.
42. Лаврентьев, Б.И. О нервном и тканевом компонентах в патологии эксперименте / Б.И. Лаврентьев // Доклад на Всероссийской конференции патологов. – 1934 // Теория строения вегетативной нервной системы. – М.: Медицина, 1983. – С. 253.
43. Лепехина, Л.М. Адаптационно-трофическое влияние шейных симпатических ганглиев в онтогенезе / Л.М. Лепехина.– Л.: Наука, 1984.–98 с.
44. Лобко, П.И. Экспериментальные данные об отношении больших чревных, блуждающих и диафрагмальных нервов к узлам солнечного сплетения / П.И. Лобко // Сборник «Морфология периферической нервной системы». – Минск, 1976. – С. 125-134.
45. Лукьянчиков, О.Н. Возрастные особенности микроморфологии клеток Пуркиньи и миелоархитектоники ганглиозного слоя мозжечка коры собак / О.Н. Лукья-

- янчиков // Сб. вопросы морфологии нервной системы животных. – Ульяновск, 1976. – С. 36-37.
46. Малашко, В.В. Количественная морфологическая характеристика нейронов чревного сплетения при использовании стимуляторов / В.В. Малашко // Сб. науч. тр.: Возрастная и экологическая морфология животных в условиях интенсивного животноводства. – Ульяновск, 1987. - С. 139-141.
 47. Маслюков, П.М. Морфометрические и функциональные характеристики нейронов звездчатого узла кошки в постнатальном онтогенезе / П.М. Маслюков // Материалы IV конгресса междуассоциации морфологов. – Ярославль: Ярославская гос. мед. академия, 1998. - № 3.–С. 78.
 48. Мельман, Е.П. Функциональная морфология иннервации органов пищеварения / Е.П. Мельман. – М.: Медицина, 1970. – 328 с.
 49. Мельман, Е.П. Биоструктурные проявления возрастной адаптации нейромоторных единиц при воздействии дозированных физических нагрузок / Е.П. Мельман, Б.М. Мыцкан // Архив АГ и Э.–Л.:, 1980.– Т.79, №9.–С. 31-38.
 50. Миндубаев, Ю.Х. О строении и функциях периферических нервов / Ю.Х. Миндубаев // Ученые записки Казанского вет. ин-та. – Казань, 1964. – Т. 93. – С. 9-14.
 51. Михайлов, Н.В. Морфологические основы классификации нервных волокон / Н.В. Михайлов // Материалы 2-й Белорусской конференции. – Минск, 1972. - С. 116.
 52. Михайлов, Н.В. Новые данные к пересмотру схемы строения нервной системы животных / Н.В. Михайлов// Вопросы морфологии нервной системы животных: Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1976. – С. 7-18.

53. Новожилова, А.П. Нейронная теория и новые концепции строения нервной системы / А.П. Новожилова, В.П. Бамбиндра // Морфология. – С.-Пб.:, 1996. – Т.110, №4. – С. 7-16.
54. Ноздрачев, А.Д. Периферическая нервная система. Структура, развитие, трансплантация и регенерация / А.Д. Ноздрачев, Е.И. Чумасов // – с.-Пб.: Наука, 1999. // – Цит. по О.С. Сотникову. – Морфология, С.-Пб.:, 2000. – т. 118, № 5. – С. 85.
55. Онипко, Н.А. Основные направления в исследовании вегетативной нервной системы домашних животных отечественными ветеринарными анатомами / Н.А. Онипко // Материалы научной конференции Харьковского зооветеринарного института. – Харьков, 1968. – С. 86-89.
56. Онипко, Н.А. О строении шейного отдела симпатической нервной системы свиньи / Н.А. Онипко // Материалы научной конференции Харьковского зооветеринарного института. – Харьков, 1968. – С. 106-109.
57. Перфильева, Н.П. Памяти учителя - профессора Н.А.Жеребцова: Некоторые концептуальные положения научной школы / Н.П. Перфильева, Л.Д. Журавлёва С.Н. Хохлова, А.Н.Фасахутдинова, А.А. Степочкин.// Материалы Международной научно-практической конференции «Механизмы и закономерности индивидуального развития человека и животных». – Саранск: Изд. Мордов. ун-та, ООО «Ладомир», 2013. Стр. 128-133.
58. Перфильева, Н.П. Возрастные изменения морфологии интрамуральных нервных сплетений сычуга КРС / Н.П. Перфильева // Новое в морфологии, физиологии и биохимии домашних животных в условиях крупных ферм: Сб. науч. тр. – Ульяновск, 1983. - С. 15-18.
59. Перфильева, Н.П. Изменения в морфологии интраму-

- ральных ганглиев и нейроцитов желудка у КРС при старении / Н.П. Перфильева // Известия ТСХА. – М.:, 1996. – Вып. 4. – С. 171-178.
60. Приказчикова, З.И. Современные методы исследования периферической нервной системы у животных / З.И. Приказчикова, В.Н. Байматов, Г.Р. Шакирова и др. // Методические рекомендации для слушателей ФПК, научных сотрудников, аспирантов, студентов биологических, ветеринарных и зоотехнических факультетов. – Уфа, 1989. – С. 127.
61. Румянцева, Т.А. Изменения нейроцитов интрамуральных ганглиев желудка у десимпатизированной и деафферентированной белой крысы / Т.А. Румянцева // Морфология. – С.-Пб.:, 2001. –Т.120, №4.–С. 82-83.
62. Сабитов, К.А. К вопросу формирования чревных нервов у крупного рогатого скота / К.А. Сабитов // Вопросы физиологии и морфологии человека и животных. – Семипалатинск, 1971. - С. 419-420.
63. Салимова, Н.П. Возрастная морфология яремного узла и сетевидного сплетения у КРС / Н.П. Салимова // Функциональная, возрастная и экологическая морфология внутренних органов, сердечно-сосудистой и нервной систем жвачных животных: Сб. науч. тр. – М.:, 1988. – С. 106-108.
64. Сергеева, Л.И. О возрастных особенностях строения грудной части симпатического отдела нервной системы овец мериносовской породы / Л.И. Сергеева // Ученые записки Казанского ветеринарного института. – Казань, 1978. – Т. 128. - С. 109-112.
65. Сидельникова, К.Н. Возрастные и видовые особенности нервных элементов солнечного сплетения некоторых лабораторных животных / К.Н. Сидельникова // Сб. тр. Куйбышевского мед. института. – Куйбышев, 1975. – Т. 98. – С.156-162.

66. Симанова, Н.Г. Возрастные особенности морфологии нейроцитов межмышечного сплетения желудка свиньи / Н.Г. Симанова // Животноводство: РЖ-№1. – М., 1992. – С. 12.
67. Симанова, Н.Г. Гистогенез вегетативных ганглиев собаки / Н.Г. Симанова, С.Н. Хохлова, Т.Г. Скрипник, А.Н. Фасахутдинова, Е.Н.Исаева // Вестник УГСХА. № 2.- Ульяновск: УГСХА, 2011.- С.63-68.
68. Симанова, Н.Г. Закономерности постнатальных изменений миелоархитектоники блуждающего нерва животных / Н.Г. Симанова, Т.Г. Скрипник // Материалы Международной научно-практической конференции «Актуальные вопросы аграрной науки и образования». Том 5. – Ульяновск, УГСХА, 2008.
69. Симанова, Н.Г. Гистогенез дистального ганглия блуждающего нерва свиньи / Н.Г. Симанова, С.Н. Хохлова // Материалы Международной научно-практической конференции "Аграрная наука и образование на современном этапе развития: опыт, проблемы и пути их решения". Т.3. - Ульяновск: УГСХА, 2009.-С. 74-76.
70. Симанова, Н.Г. О некоторых закономерностях взаимосвязи внутриствольного строения блуждающего нерва с развитием нервного аппарата желудка свиньи / Н.Г. Симанова // Проблемы научного обеспечения повышения эффективности с.-х. производства: Материалы III Межрегиональной науч. практ. конф. молодых ученых и специалистов. – Бишкек, 1992. – С. 172-173.
71. Симанова, Н.Г. Постнатальный морфогенез нейроцитов дистального ганглия блуждающего нерва свиньи / Н.Г. Симанова // Животноводство: РЖ. - № 1. – М., 1992. – С. 13-16.
72. Симанова, Н.Г. Развитие нервных клеток ганглиев

- блуждающего нерва свиней / Н.Г. Симанова // Морфология. – С.-Пб.:, 2000. – Т. 117, № 3. – С. 110.
73. Скрипник Т.Г. Возрастные особенности миелоархитектоники блуждающего нерва собаки // Сб.: Материалы международной научно-практической конференции “Актуальные проблемы ветеринарной медицины”- Т.1. - Ульяновск, 2003.- С.61-63.
74. Степочкин, А.А. Влияние раннего отъема поросят на некоторые показатели морфологии нейроцитов чревного ганглия / А.А. Степочкин // Новое в краевой патологии с.-х. животных и птиц: Сб. науч. тр. - Ульяновский с.-х. ин-т, 1986. – С. 101-107.
75. Стовичек, Г.В. Закономерности морфогенеза нервных связей внутренних органов на этапах постнатального развития человека / Г.В. Стовичек // Морфология. – С.-Пб.:, 2004. – Т. 125, № 3. – С. 14-18.
76. Стрелков, А.А. Связи чувствительных нейроцитов интрамуральных ганглиев / А.А. Стрелков, М.М. Фатеев, П.М. Маслюков // Морфология. – С.-Пб.:, 2002. – Т. 121, № 2-3. – С. 151.
77. Стрижилов, В.К. Сравнительная макроанатомия спинного мозга, спинальных нервов и вегетативных сплетений области таза птиц / В.К. Стрижилов // Актуальные проблемы ветеринарии. – Барнаул, 1995. – С. 42-45.
78. Тельцов, Л.П. Роль учения о критических фазах развития животных для практики животноводства / Л.П. Тельцов, Т.А. Романова, И.Р. Шашанов // Мат. междунаучно-практ. конф. Актуальные проблемы ветеринарной медицины. 25-26 сентября 2003 г. – Ульяновск, 2003. – Т. 1. – С. 14-15.
79. Фасухутдинова, А.Н. Возрастная микроморфология спинного мозга кролика / А.Н. Фасухутдинова // Современные проблемы животноводства: Мат. Между-

- нар. науч. конф. – Казань, 2000. – С. 289-300.
80. Фасахутдинова, А.Н. Морфология спинного мозга лабораторных животных / А.Н. Фасахутдинова, С.Г. Писалева // «Вестник ветеринарии»: материалы I Международной научно – практической интернет – конференции «Современные направления в диагностике, профилактике и терапии заболеваний животных», Ставрополь, 2011.- Вып. 59.- № 4.- С. 105-106.
 81. Фасахутдинова, А.Н. Микроморфология спинного мозга кролика в возрастном аспекте / А.Н. Фасахутдинова // Актуальные проблемы вет. мед.: Материалы Междунар. науч. практ. конф. – Ульяновск, 2003. – С. 89-91.
 82. Фатеев, М.М. Морфометрическая характеристика висцеро- и соматосенсорных нейроцитов каудального узла блуждающего нерва крысы / М.М. Фатеев, Е.Г. Аккуратов // Морфология. – С.-Пб.:, 2004. – Т. 125, №1. – С. 27-29.
 83. Федосеев, Н.А. Цитоархитектоника и активность сукцинатдегидрогеназы нейрон-глиальной системы узлового ганглия КРС в возрастном аспекте / Н.А. Федосеев // Проблемы вирусологии и молекулярной биологии и гистологии с.-х. животных. – М.:, 1983. – С. 73-74.
 84. Хохлова, С.Н. Закономерности постнатального морфогенеза нервной системы домашних животных // Н.Г.Симанова., С.Н. Хохлова, Н.П. Перфильева, А.Н. Фасахутдинова, А.А. Степочкин / Материалы V Международной научно-практической конференции. Ульяновская ГСХА, 2013. С. 146-154.
 85. Хохлова, С.Н. Возрастные изменения ганглиев автономной нервной системы у собак / Н.Г Симанова, А.Н. Фасахутдинова, Е.Н. Исаева // Международная научно-исследовательская конференция "Аграрная

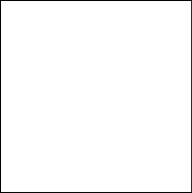
- наука", ноябрь, 2011
86. Хохлова, С.Н. Структурно-функциональные изменения некоторых симпатических ганглиев у плотоядных в разные возрастные периоды // С.Н.Хохлова, Н.Г.Симанова, А.Н.Фасахутдинова, Е.М.Марьин, О.Н.Марьина / Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2010. № 1. С. 96-100
 87. Хохлова, С.Н. Сравнительный морфогенез нейроцитов краниального шейного и звездчатого ганглиев собаки // С.Н. Хохлова, Н.Г. Симанова, А.А. Степочкин, А.Н. Фасахутдинова / Вестник Ульяновской ГСХА. 2013. № 1 (21). С. 64-69.
 88. Хохлова, С.Н. Возрастная морфология нейроцитов краниального шейного и чревного ганглиев собаки / С.Н. Хохлова, Н.Г. Симанова, А.Н. Фасахутдинова, А.А.Степочкин // Материалы Международной научно-практической конференции. – Саранск: Изд. Мордов. ун-та, ООО «Ладомир», 2013. Стр. 182-188.
 89. Чельшев, Ю.А. Выживание и фенотипическая характеристика аксотомированных нейронов спинальных ганглиев / Ю.А. Чельшев, И.С. Рагинов, Д.С. Гусев и др. // Морфология. – С.-Пб.:, 2004. – Т.125, № 3. – С. 45-49.
 90. Шаде, Д. Основы неврологии / Д. Шаде, Д. Форд. – М.: Наука, 1976. – 350 с.
 91. Шакиров, Р.Х. О микроморфологии нервов пищевода овец и КРС / Р.Х. Шакиров // Вопросы видовой, породной и возрастной морфологии животных. – Тюмень, 1971. – С. 96-98.
 92. Шакирова, Г.Р. Ультраструктура спинномозговых и симпатических ганглиев в эмбриогенезе КРС / Г.Р. Шакирова, К.И. Кузнецова, Г.Р. Закиева // Морфология. – С.-Пб.:, 2002. – Т. 121, № 2-3. – С. 175.

93. Шакирова, Д.М. Морфофункциональная характеристика солнечного сплетения при использовании витаминов А, Е и Т-активина/Д.М. Шакирова // Сб. «Новые пробиотические и иммуностропные препараты в ветеринарии». – Новосибирск, 2003. – С. 64-65.
94. Швалев, В.Н. Сравнительные представления об ультраструктуре и межнейронных связях внутриорганных ганглиев. Достижения и перспективы / В.Н. Швалев, А.А. Сосунов // Архив АГ и Э. – Л.:, 1982. – Т. LXXXII, №5. – С. 5-18.
95. Шевелева, В.С. Эволюция функции симпатических ганглиев в онтогенезе / В.С. Шевелева. – Л.: Наука, 1977. - 47 с.
96. Щелкунов, С.И. Основные принципы клеточной дифференцировки / С.И. Щелкунов. – М.: Медицина, 1977. – 270 с.
97. Ярыгин, Н.Е. Патологические и приспособительные изменения нейрона / Н.Е. Ярыгин, В.Н. Ярыгин. – М.: Медицина, 1973. – 191 с.
98. Яшина, Г.И. Изучение внутривольного строения нервов методом поперечных срезов / Г.И. Яшина // Труды Тюменского СХИ. – Тюмень: ТСХИ, 1971. – Т. 10, - С. 273-275.
99. Aberdeen, J. Guanethidine sympathectomy of mature rats leads to increases in calcitonin gene-related peptide and vasoactive intestinal polypeptide-containing nerves / J. Aberdeen, P. Milner, J. Lincoln et al // Neuroscience, 1992. – Vol.47. - № 2. – P. 453-461.
100. Albers, K.M. Overexpression of nerve growth factor in epidermis of transgenic mice causes hypertrophy of the peripheral nervous system / K.M. Albers, D.E. Wright, B.M. Davis // J. Neurosci, 1994. - Vol.14. – Pt.2. - № 3. – P. 1422-1432.
101. Baffi, J. Neuropeptides in the human superior cervical

- ganglion / J. Baffi, T. Gorks, F. Slowik et al // Brain Res, 1992. – Vol.570. - № 1-2. – P. 272-278.
102. Beaston-Wimmer, P. Gender differences in neurotransmitter expression in the rat superior cervical ganglion / P. Beaston-Wimmer, A.J. Smolen // Dev. Brain Res. – 1991. – Vol. 58. - № 1. P. 123-128.
 103. Black, I.B. Central regulation of sympathetic neuron development / I.B. Black, E.M. Bloom, R.W. Hamill // Proc. Anat. Acad. Sci. USA.-1976. – Vol. 73. - № 10. P. 3575-3578.
 104. Botar, I. Qualitative und yuantative Untersuchung der Hervensellen der Ganglion coeliacum im aitor / I. Botar // Alterserocholnungen der Sympatischen Nervensellen. Acta anat., 1956. №12. P. 28.
 105. Boydston, W. Grafting of additional periphery reduced embryonic loss of neurons / W. Boydston, G. Sohal // Brain Res. – 1979. – Vol. 178. - P. 403-410.
 106. Cannon, W. Autonomie neuro-effeetor systeme / W. Cannon, A. Rosenbluth. - Mc. Millan N.U., 1937.
 107. Castro, F. Sensory ganglia of the cranial and spinal nerves / F. Castro, // Cytology of the nervous system. Ed. By penfield. – 1932. – VI. - №4. - P. 56-57.
 108. Dail, W.G. Structure and organization of mammalian sympathetic ganglia / W.G. Dail, S. Barton // Autonomic ganglia, 1983. – P. 3-25.
 109. Davies, D. The postnatal differentiation of the sympathetic neurons in the rat superior cervical ganglion / D. Davies // J. Anat. – 1979. – Vol. 129. – P. 886.
 110. Dibner, M.D. The effect of target organ removal on development of sympathetic neurons / M.D. Dibner, I.B. Black // Brain Res. – 1976. – Vol. 103. - P. 93-102.
 111. Gabella, G. Structure of the autonomic nerves system / G. Gabella. – L.: Chapman and Hall, 1986. – 122 p.
 112. Gianutos, G. Epinephrine contents of sympathetic ganglia

- and brain regions of spontaneously hypertensive rats of different ages / G. Gianutos, K. More // *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* - 1978. - Vol. 158. - P. 45-49.
113. Heath, J.W. Structural maturation of synapses in the rat superior cervical ganglion continues beyond fore weeks of age / J.W. Heath, P.J. Glenfield, J.A. Rostas // *Neurosci. Lett.* - 1992. - Vol. 142. - №1. - P. 17-21.
 114. Hendry, I.A. Cell division in the developing sympathetic nervous system / I.A. Hendry // *J. Neurocytol.* - 1977a. Vol. 6. - P. 299-309.
 115. Hirota, M. Changes in nerve growth factor content of the submaxillary gland in the genetically dystrophic (mdx) mouse / M. Hirota, , Y. Furukawa, I. Shinoda et al. // *J. Neurol. Sci.* - 1994. Vol. 121. № 2. - P. 176-182.
 116. Kessler, J.A. Regulation of substance P in adult rat sympathetic ganglia / J.A. Kessler, I.B. Black // *Brain Res.* - 1982. - Vol. 234. - P. 182-187.
 117. Korsching, S. The neurotrophic factor concept: a reexamination / S. Korsching // *J. Neurosci.* -1993. - Vol. 13. -№ 7. - P. 2739-2748.
 118. Landmesser, L. Interaction between neurons and their targets during in vivo synaptogenesis / L. Landmesser, G. Pilar // *Fed. Proc.*-1978. - Vol. 37. - P. 2016-2022.
 119. Lieston, K. A model of selective synapse formation in the sympathetic ganglia / K. Lieston, J. Maehlen, A. Nja // *J. Neurobiol.*-1993.- Vol. 24. - № 3. - P.263-279.
 120. Messina, A. Morphometric and neurochemical changes in rat superior cervical ganglion during growth and adulthood / A. Messina, C. Bell // *Mech. Ageing Dev.* - 1993. - Vol. 67, №1-2. - P. 211-223.
 121. Oppenheim, R.W. Cell death during development of the nervous system / R.W. Oppenheim // *Annual Rev. Neurosci* - 1991. - Vol. 14. - P. 453-501.
 122. Raff, M.C. Social controls on cell survival and cell death

- / M.C. Raff // Nature – 1992. – Vol. 356. – P. 397-400.
123. Thoenen, H. The changing scene of neurotrophic factors / H. Thoenen // Trends Neurosci. – 1991. Vol. 14. - № 5. – P. 165-170.
 124. Wright, L.L. Target-specific subpopulations of the rat superior cervical ganglion neurons / L.L. Wright, J.I. Luebke, A.E. Elhaar // J. Autonom Nerv. Syst. – 1991. - Vol. 33. - № 1. – P. 105-106.
 125. Zettler, C. Chronic nerve growth factor treatment of normotensive rats / C. Zettler, R.J. Head, R.A. Rush // Brain Res. –1991. –Vol. 538. -№ 2.–P. 251-262.



Надежда Германовна Симанова
Светлана Николаевна Хохлова
Алсиня Набиуловна Фасахутдинова

Морфогенез нервной системы
домашних животных в постнатальном
онтогенезе

Монография

Редактор О.В.Кузнецова