

УДК 636.22/28.053:612.328

## АНАЛИЗ МОРФОГЕНЕЗА ИНТРАМУРАЛЬНЫХ НЕЙРОЦИТОВ СЫЧУГА У ТЕЛЯТ В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

И.П. ПЕРФИЛЬЕВА

(Кафедра физиологии и биохимии с.-х. животных)

Результаты исследования, проведенного с использованием морфометрических методов, обработаны на основании трех взаимосвязанных классификаций интрамуральных нейроцитов: по функции, размерам и характеру строения базофильного вещества. В каждой группе анализировали объемы клетки, ядра и ядрышка, толщину перинейрональной капсулы, нейроглиальный индекс, количество слоев оболочки клетки, количество ядрышек и внутриклеточные взаимоотношения: ядерно-цитоплазмное, ядрышко-ядерное и ядрышко-цитоплазмное.

При сопоставлении полученных количественных показателей были выявлены биоритмы в морфогенезе интрамуральных нейроцитов фундаментальной и пилорической зон сычуга телят в пренатальном и раннем постнатальном онтогенезе. В развитии чувствительных клеток биоритмы обнаружены у плодов в 8-месячном возрасте и месячных телят: в развитии двигательных клеток (в среднем) — к моменту рождения и месячному возрасту. Биоритмы характеризуют неравномерное, но последовательное развитие и включение интрамуральной нервной системы в регуляцию пищеварения и эвакуаторной функции сычуга.

В динамике роста и развития крупного рогатого скота в онтогенезе выявлены [7] критические фазы: у плодов — в возрасте 5—7 мес и 5—7 сут перед рождением; у телят — от рождения до 2-недельного возраста. По мнению авторов, критические фазы развития предопределяют подготовку функций организма и его систем, органов и тканей к следующему этапу развития и повышают чувствительность организма к дей-

ствию факторов окружающей среды. Вместе с этим нельзя не обратить внимания на переходный этап постнатального периода — от 1,5 до 4—6 мес, который в современных условиях интенсивной технологии выращивания при раннем включении в рацион грубых и сочных кормов наступает раньше.

В пре- и постнатальном онтогенезе у телят смена питания происходит несколько раз: во внут-

риутробный период плод питается гемотрофно и амниотрофно; в начале послеутробного развития — молозивом; после этого — молоком; в конце 1-го месяца жизни телят приучают к поеданию грубых растительных кормов. Как известно [10], «...изменение питания животных во многом обуславливает сдвиги в синхронности и асинхронности развития организма на всех уровнях морфологической организации». Поэтому небезынтересно знать, реагируют ли и, если да, то как, интрамуральная нервная система и, в частности, нервные клетки сычуга плодов и телят на меняющийся характер питания.

Закладка, развитие и становление интрамурального нервного аппарата желудка у крупного рогатого скота давно интересуют ученых [2, 4, 6, 9, 11], однако имеющиеся работы носят в основном описательный характер. В связи с этим мы поставили задачу изучить и количественно проанализировать морфогенез интрамуральных нейроцитов фундальной и пилорической зон сычуга плодов и телят с помощью морфометрических методов исследования с последующей статистической обработкой полученных данных.

### Методика

Исследование проведено на интрамуральных ганглиях подсерозного, межмышечного, подслизистого и собственно слизистого сплетений сычуга 6- и 8-месячных плодов, новорожденных, месячных и 2-месячных клинически здоровых телят помесей черно-пест-

рой и голштинской пород, выращенных на ферме УГСХА.

Для получения общей картины ганглиев использовали окраску гематоксилин-эозином, для изучения тел, ядер и ядрышек нервных клеток — окраску по Нисслю, от ростаки нейронов выявляли методом Бильшовского — Грос. Морфометрию проводили окуляр-микрометром. Расчеты по каждой клетке сводились к 10-15 показателям. В каждой возрастной группе производили до 100, но не менее 16 замеров. При статистическом анализе использовали корреляционный, регрессионный и информативный методы.

Данные собственного исследования получены и проанализированы на основании 3 взаимосвязанных классификаций интрамуральных нейроцитов: по функции, размерам и характеру строения базофильного вещества. По функции все интрамуральные нервные клетки сычуга подразделены на чувствительные и двигательные с учетом классификации А.С. Догеля; по размерам — на крупные, средние и мелкие; по строению базофильного вещества — на 3 типа соответственно классификации М.В. Угловой: I тип — с диффузным, равномерным расположением базофильного вещества — двигательные нейроны; II тип — с периферическим расположением базофильного вещества — чувствительные нейроны; III тип — с диффузным уменьшенным базофильного вещества — активно функционирующие нейроны, которые одинаково встречаются как среди клеток I, так и II типов.

## Результаты

Исследования показали, что интрамуральная нервная система сычуга представлена 4 взаимосвязанными сплетениями: подсерозным, межмышечным, подслизистым и собственно слизистым. Причем среди прочих межмышечное сплетение выделяется наибольшей степенью развития.

При морфометрическом сравнении сплетений и их ганглиев разных зон сычуга, о чем мы подробно сообщали ранее [5], установлена значительная разница в пользу развития пилорической зоны.

Морфологическая и морфометрическая характеристики нейронов интрамуральных ганглиев разных зон в те или иные возрастные периоды резко различаются между собой.

Так, у 6-месячных плодов клеточный фонд ганглиев представлен глиобластами и развивающимися нейронами на разных стадиях морфогенеза, что обусловлено гетерохронностью их созревания. Последняя, по нашему мнению, связана с функциональной зрелостью определенных групп нейронов и инневируемым субстратом. В интрамуральных ганглиях сычуга структурная дифференцировка вначале начинает

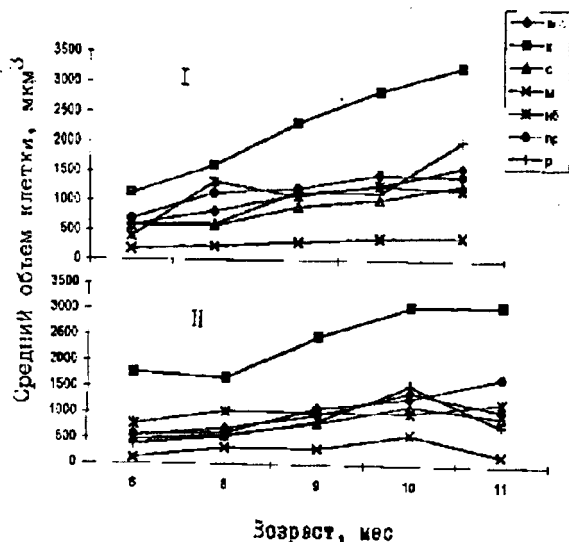


Рис. 1. Возрастные изменения объема интрамуральных нейроцитов фундальной (I) и пилорической (II) зон сычуга у телят в пренатальном и раннем постнатальном онтогенезе.

v — все нейроны; k — крупные, с — средние, м — мелкие, nb — уменьшенное количество базофильного вещества, пр — периферическое расположение базофильного вещества, p — равномерное его расположение.

проявляться у крупных, затем у средних и мелких двигательных нейронов. Чувствительные нервные клетки дифференцируются позже.

Представленные по результатам исследования графики (рис. 1) демонстрируют, что рост нейроцитов по усредненным данным происходит неуклонно и неравномерно с фазами интенсивного подъема и спада. Так, в фундальной зоне наиболее значительный рост клеток наблюдается в 2-месячном возрасте, в пилорической зоне — в месячном. У плодов с 6 до 8-месячного возраста в пило-

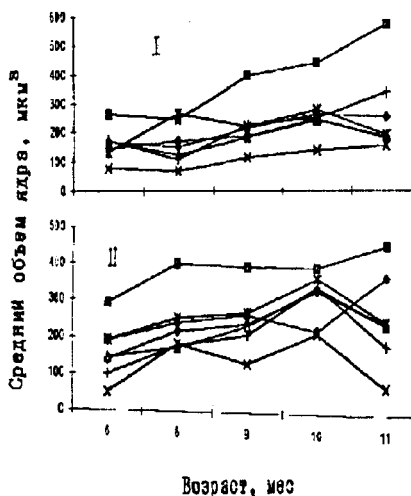


Рис. 2. Возрастные изменения объема ядра интрамуральных нейроцитов.

Обозначения те же, что на рис. 1.

рической зоне малодифференцированные клетки резко увеличиваются в объеме (со  $114,382 \pm 9,604$  до  $331,381 \pm 51,273$  мкм<sup>3</sup>). Многие ученые [1, 8, 12] связывают рост объемов нейроцитов с функциональным их состоянием и активным синтезом белковых внутриклеточных структур. Это подтверждают и наши данные, полученные при изучении связи роста нейронов и меткика их белкового обмена — базофильного вещества (вещества Ниссля).

Исследования свидетельствуют о значительной разнице в процентном соотношении нейронов разных типов по расположению базофильного вещества в пренатальном и постнатальном онтогенезе. Например, у плодов в фундальной и пилорической зонах преобладают клетки I типа. На

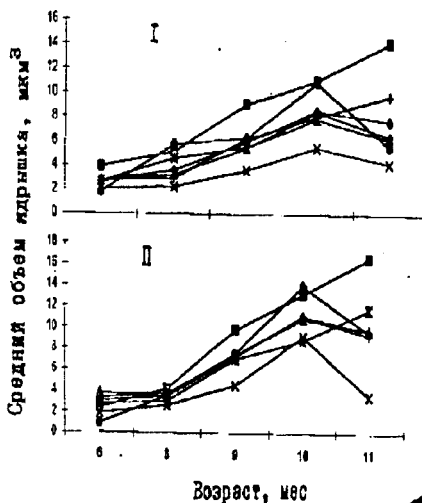


Рис. 3. Возрастные изменения объема ядрышка интрамуральных нейроцитов.

Обозначения те же, что на рис. 1.

них приходится от 40 до 85%, а на клетки II и III типов — соответственно 3—10 и 10—40%. На этом фоне у 8-месячных плодов в интрамуральных ганглиях пилорической зоны по сравнению с таковыми фундального отдела сычуга заметно резкое увеличение количества нейроцитов II типа.

После рождения в целом процентное соотношение меняется в пользу чувствительных и активно функционирующих клеток. Более ярко это проявляется в фундальной зоне. Так, в этом отделе у месячных телят содержится 33% клеток I типа, 21% клеток II типа и 46% клеток III типа. К 2-месячному возрасту количество клеток двух последних типов несколько уменьшается.

Изучение морфометрических показателей исследованных не-

йронов позволяет сделать вывод, что в пренатальный период наибольшими по величине являются клетки III типа — активно функционирующие, а в постнатальный период в фундальной зоне — клетки II типа, в пилорической — двигательные (рис. 1). В фундальной зоне первоначальный объем нейроцитов III типа составляет  $395,171 \pm 52,283$  мкм<sup>3</sup>, к 2-месячному возрасту он возрастает почти в 3 раза, до  $1187,392 \pm 134,141$  мкм<sup>3</sup>.

В зависимости от возраста и функциональной активности нейронов неуклонно увеличивается объем ядер и ядрышек (рис. 2 и 3). Однако в нарастании ядрышковой активности наблюдаются скачки — биоритмы. Наибольшие сдвиги в этом плане демонстрирует фундальная зона. Так, объем ядрышка в активно функционирующих клетках фундальной зоны у 8-месячных плодов по сравнению с 6-месячными увеличивается почти вдвое, а к месячному возрасту телят — почти в 3 раза ( $2,667 \pm 0,629$ ;  $4,577 \pm 1,707$  и  $7,831 \pm 1,052$  мкм<sup>3</sup>).

Характерно, что у чувствительных клеток этой же зоны в те же возрастные периоды разница в объемах ядрышек более существенная: в 3 и 6 раз ( $1,770 \pm 1,330$ ;  $5,720 \pm 2,716$  и  $10,878 \pm 2,254$  мкм<sup>3</sup>). Для двигательных нейронов максимальное увеличение объема ядрышек происходит в месячном (пилорическая зона) и 2-месячном (фундальная зона) возрастах.

Нами замечено и морфометрически доказано, что увеличение объема ядрышек ведет к уменьшению количества многоядрышко-

вых клеток, что указывает на существенную долю зрелых нейронов в клеточном фонде ганглиев. Возможно, синтезируемые вещества, накапливаясь в цитоплазме, вызывают интенсивный рост клетки. Последнее, по нашим данным, коррелирует с развитием перинеурональной капсулы и периферического поля иннервации. Так, в фундальной зоне у нейроцитов I типа месячных телят по сравнению с 6-месячными плодами в 2—3 раза увеличиваются диаметр аксона, а также площадь его поперечного сечения, количество дендритов, их суммарная длина и количество ответвлений от них, что косвенно указывает на растущую синаптическую эффективность нервной системы. Нами выявлена тенденция по нарастающей калибра аксона достигать определенного максимума в изученных возрастных группах. У мотонейронов фундальной и пилорической зон к 2-месячному возрасту телят он соответственно достигает  $2,48 \pm 0,18$  и  $2,32 \pm 0,21$  мкм.

Количество слоев и толщина капсулы нейрона, а также нейроглиальный индекс у всех типов нейронов увеличивается почти в 1,5 раза.

Вместе с этим следует отметить снижение значений почти всех исследованных показателей морфогенеза в 2-месячном возрасте. Наиболее наглядно это демонстрирует коэффициент по Майоноту [3], который отражает относительную скорость их роста. Так, в пренатальный период быстрее других растет ядрышко в пилорической зоне — в среднем на

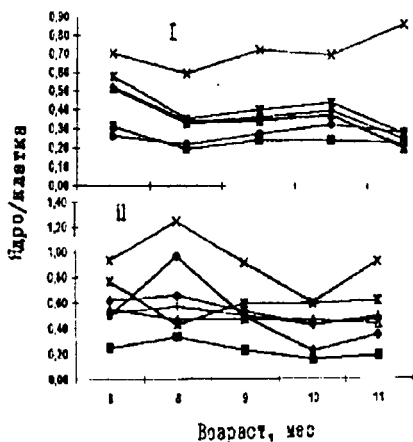


Рис. 4. Возрастные изменения ядро-цитоплазмного отношения интрамуральных нейроцитов.

Обозначения те же, что на рис. 1.

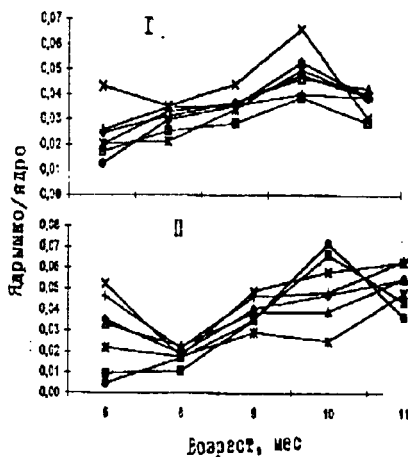


Рис. 5. Возрастные изменения ядро-ядрышкового отношения интрамуральных нейроцитов.

Обозначения те же, что на рис. 1.

106%, в фундальной — на 65%, а перикарион — соответственно на 39 и 36%. Впоследствии темпы роста тормозятся, и у 2-месячных телят по сравнению с месячными увеличивается только объем перикариона (на 24%) и толщина перинейрональной капсулы (на 37%) в фундальной зоне. Значения остальных показателей во всех зонах уменьшаются: в пилорической зоне — объем клетки — на 25%, объем ядра — на 27, объем ядрышка — на 13, толщина капсулы — на 16, НГИ — на 26, количество ядрышек — на 1%. В фундальной зоне все они несколько ниже.

Причем, если в крупных, более зрелых нервных клетках данный процесс слабо выражен, то у малодифференцированных нейронов, как менее развитых и находящихся в состоянии наиболее ин-

тенсивного роста, он вызывает резкие компенсаторные и адаптационные изменения всех показателей. Например, в пилорической зоне происходит уменьшение объема клетки на 67%, объема ядрышка — на 61, объема ядра — на 67, толщина капсулы — на 22, количества ее слоев — на 4, нейроглиального индекса — на 31% при увеличении количества ядрышек на 5%.

Вместе с тем известно, что количество ядрышек может увеличиваться при усилении функциональных нагрузок, и многие исследователи рассматривают многоядрышкость как проявление компенсаторно-приспособительных процессов [1]. Одновременно снижается ядрышко-ядерное и ядрышко-цитоплазмное и повышается ядро-цитоплазмное отношения (рис. 4, 5, 6). Указан-

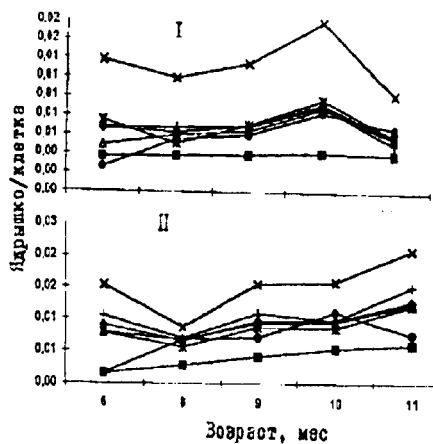


Рис. 6. Возрастные изменения ядрышко-цитоплазмного отношения интрамуральных нейроцитов. Обозначения те же, что на рис. 1.

ные изменившиеся внутриклеточные взаимоотношения особенно четко выявляют превышение объема ядра над таковым цитоплазмы и ядрышка — над ядром, демонстрируя повышенную функциональную активность нейронов. Интересно, что при этом продолжают расти нейроциты I типа в фундальной зоне (объемы перикариона, ядра и ядрышка соответственно увеличиваются на 78,36 и 22%) и II типа в пилорической зоне (объемы возрастают на 30—67%), а у активно функционирующих клеток значения данных показателей уменьшаются. Ю.Я. Гейнисман [1] считает, что «...достаточно продолжительная и интенсивная стимуляция сопровождается закономерным уменьшением размеров нейроцитов». На это же указывают и наши исследова-

ния. Отмеченные структурные изменения в нервных клетках свидетельствуют, с одной стороны, об их высокой чувствительности, а значит, и «уязвимости», с другой — о лабильности их морфогенеза.

### Заключение

Таким образом, при сравнительном анализе морфогенеза интрамуральных нейроцитов фундальной и пилорической зон сычуга была установлена ярко выраженная гетерохрония, при которой чувствительные клетки созревают значительно раньше в первой, а двигательные нейроны — во второй зоне.

Исследование позволило сопоставить полученные количественные показатели и выявить биоритмы в морфогенезе интрамуральных нейроцитов фундальной и пилорической зон сычуга телят в пренатальном и раннем постнатальном онтогенезе. В развитии чувствительных клеток биоритмы выявлены у плодов в 8-месячном возрасте и у месячных телят; в развитии двигательных клеток (в среднем) — к моменту рождения и месячному возрасту. Биоритмы характеризуют неравномерное, но последовательное развитие и включение интрамуральной нервной системы в регуляцию пищеварения и эвакуаторной функции сычуга.

На основании собственных морфометрических исследований и полученных в результате этого данных в морфогенезе интрамуральных нейроцитов сычуга телят 2-месячного возраста нами выявлена «критическая фаза», харак-

теризующаяся уменьшением размеров нейронов, их ядер и ядрышек, нейроглиальной капсулы и плотности ветвления дендритов. Отсюда можно предположить, что естественная смена питания телят стимулирует развитие интрамуральных нервных клеток сычуга, а принудительная смена типа кормления под влиянием «экономической целесообразности», связанная с ранней подкормкой телят грубыми и сочными кормами, резко тормозит темпы их роста, вызывая «алиментарный стресс» и адаптацию в пределах физиологической нормы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Гейнисман Ю.Я.* Структурные и метаболические проявления функции нейрона. М.: Наука, 1974. — 2. *Ефимов А.Е., Брунчуков П.Н.* К вопросу о развитии нервных элементов в преджелудках крупного рогатого скота. — Тр. Омск. вет. ин-та. Омск, 1958, т. 17, с. 3—11. — 3. *Красота В.Ф., Лобанов В.Т., Джапаридзе Г.Г.* Методы изучения роста. — В кн.: Разведение с.-х. животных. М.: Агропромиздат, 1990, с. 97—118. — 4. *Осипов И.П.* К морфологии вегетативной нервной системы крупного рогатого скота. — Докт. дис. М., 1953. — 5. *Перфильева Н.П.* Динамика роста и развития интрамуральных ганглиев межмышечного нервного сплетения желудка крупного рогатого скота в онтогенезе. — В сб. науч. тр. молодых ученых. Ульяновский с.-х. ин-т, 1995, вып. 2, с. 61—64. — 6. *Симкин А.И.* Воз-

растные особенности строения нервных клеток ауэрбаховского сплетения желудка и 12-перстной кишки крупного рогатого скота. — Тр. Омск. вет. ин-та, 1965, т. 23, вып. 1, с. 69—78. — 7. *Тельцов Л.П., Ильин П.А., Шашинов И.Р.* Периодизация развития и практика выращивания крупного рогатого скота при интенсивной технологии. — В сб.: Возрастная и экологическая морфология в условиях интенсивного животноводства. Ульяновск: Ульяновский с.-х. ин-т, 1987, с. 77—79. — 8. *Углова М.В.* Дифференцировка, зрелость и старение сердечных нейроцитов человека в постнатальном онтогенезе (морфометрические исследования). — Докт. дис., Куйбышев, 1978. — 9. *Шакиров Р.Х.* Макро- и микроморфология нервного аппарата пищевода и желудка домашних млекопитающих и птиц. — Автореф. докт. дис. Казань, 1979. — 10. *Шнейберг Я.И.* Особенности морфологических реакций организма животных на изменение питания в различные периоды онтогенеза. — В сб.: Влияние экологических факторов на морфофункциональное состояние внутренних органов животных. М.: Наука, 1986, с. 70—72. — 11. *Щетинов Л.А.* Ход и ветвление блуждающих нервов на желудке эмбрионов крупного рогатого скота. — Тр. Омск. с.-х. ин-та им. С.М. Кирова. 1962, т. 48, с. 117—125. — 12. *Ярыгин К.Н.* Цитологический анализ популяции растущих симпатических нейроцитов. — Канд. дис. М., 1974.

*Статья поступила 20 июня  
1996 г.*



## SUMMARY

Results of the investigation have been treated on the base of three interconnected classifications of intramural neurocytes: by function, size and structural nature of basophilic substance. In each group volumes of cell, nucleus, nucleolus, thickness of perineuronal capsule, neuroglial index, the number of layers of cell membrane, the number of nucleoluses and intracellular relations: nucleus-cytoplasmic, nucleolus-nucleus and nucleolus-cytoplasmic were analyzed.

In comparing quantitative indicators obtained, biorhythms in morphogenesis of intramural neurocytes in fundal and piloric zones of calves' abomasum in prenatal and early postnatal ontogenesis have been found. With development of sense cells biorhythms were found in 8-month embryos and in 1-month calves; with development of motor cells (on the average) — by the moment of birth and by 1 month of age. Biorhythms characterize irregular, but successive development and joining intramural nervous system in regulation of digestion and of evacuatory function of abomasum.