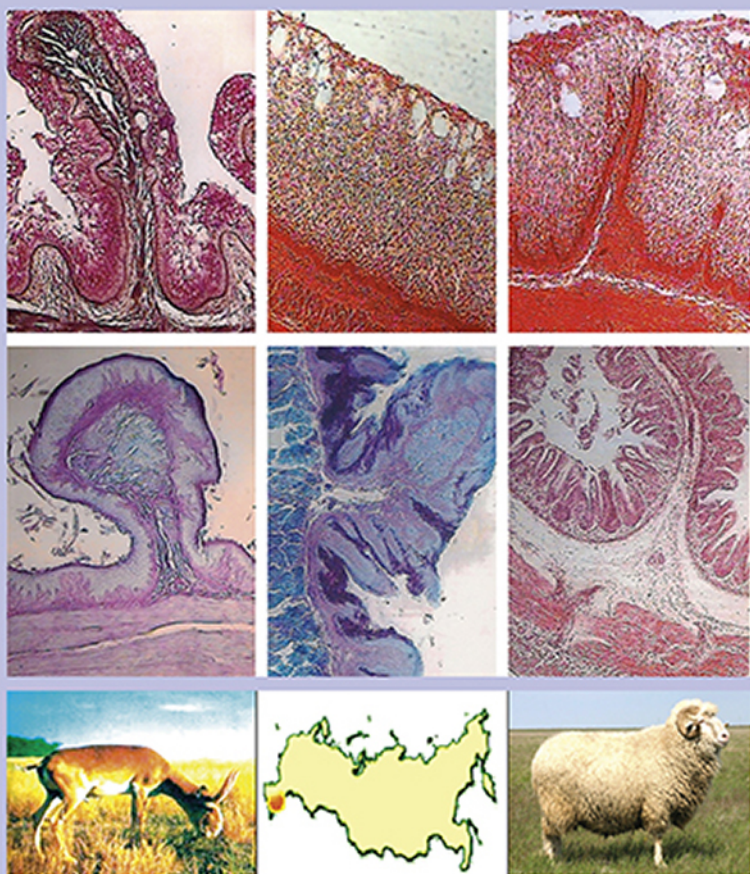


Р.М. ХАЦАЕВА

Морфофункциональные адаптации органов пищеварения полорогих (Bovidae)



МОСКВА 2018

Хацаева Р.М. Морфофункциональные адаптации органов пищеварения полорогих (Bovidae). М.: Тов-во научн. изданий КМК. 2018. 331 с.

Монография представляет собой первую в научной литературе работу, охватывающую результаты многолетних морфофункциональных исследований органов пищеварения (камеры желудка) систематически близких видов диких и домашних представителей жвачных копытных на протяжении всего онтогенеза с применением полного комплекса современных анатомо-гистологических, гистохимических, биохимических и электронно-микроскопических методов. Показаны филогенетические закономерности и особенности морфофункционального развития камер желудка диких и домашних видов жвачных копытных, определяющих степень выраженности у них типа пищеварения. Выявлены механизмы морфофункциональных адаптаций камер желудка жвачных животных и их развитие в процессе онтогенеза. Рассмотрены вопросы компенсации функций между камерами желудка и в пределах камер на всех уровнях структурной организации. Впервые исследована ультраструктура поверхности и симбиоценозов камер желудка близкородственных видов жвачных. Впервые выявлена корреляция особенностей строения желудка на всех уровнях структурной организации с особенностями питания и симбиоценозов у каждого из 6 видов. Представлено физиологическое обоснование морфологических особенностей камер желудка у исследованных животных. Предложена классификация жвачных копытных по типам питания на основе широкого спектра морфологических характеристик камер желудка.

Монография представляет интерес для широкого круга исследователей – экологов, зоологов, морфологов, цитологов, гистологов физиологов, гистохимиков, биохимиков и ветеринаров.

Илл. 149 (35 граф., 114 фотогр.). Табл. 18. Библ. 494 назв.

Ответственный редактор:
д.б.н. О.Ф. Чернова (ИПЭЭ РАН)

Рецензенты:
чл.-корр., д.б.н. А.В. Суров (ИПЭЭ РАН)
д.в.н. С.Б. Селезнев (РУДН)

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ЧАСТЬ I	7
ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ОСОБЕННОСТЕЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО АППАРАТА И ПИТАНИЯ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ...	8
1.1. Исторический очерк изучения жвачных	8
1.2. Возникновение и развитие желудка жвачных животных в онтогенезе	9
1.3. Гистогенез камер желудка жвачных	11
1.4. Влияние факторов внешней среды на развитие желудка жвачных	14
1.5. Формирование и развитие обменных процессов в желудке жвачных	15
1.6. Морфологические исследования камер желудка жвачных	19
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	22
2.1. Объекты исследований	22
2.2. Методы исследований	22
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ	26
3.1. Сайгак – <i>Saiga tatarica</i> L.	26
3.2. Домашняя овца – <i>Ovis ammon</i> f. <i>aries</i>	28
ГЛАВА 4. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЖЕЛУДКА И ЕГО КАМЕР В ОНТОГЕНЕЗЕ САЙГАКА И ОВЦЫ	30
4.1. Морфофункциональное развитие желудка сайгаков и овец в онтогенезе ...	30
4.2. Морфофункциональное развитие камер желудка сайгаков и овец в онтогенезе	34
4.2.1. Рост камер желудка сайгаков овец в онтогенезе	34
4.2.2. Гистогенез и обменные функции камер желудка сайгаков и овец в онтогенезе	42
4.2.2.1. Рубец	42
4.2.2.2. Сетка	56
4.2.2.3. Книжка	72
4.2.2.4. Сычуг	91
ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЖЕЛУДКА CAPRINAE	118
5.1. Общие закономерности и особенности морфофункционального развития желудка и его камер у Caprinae	118
5.2. Общие закономерности и особенности дифференцировки камер желудка у Caprinae	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	128
CONCLUSION	130
ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	132
ASPECTS OF RESEARCH	133
ЛИТЕРАТУРА	134

ЧАСТЬ II

ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ПИТАНИЯ И ЭКОЛОГИИ

ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ	150
1.1. Кормовые ресурсы жвачных копытных	150
1.2. Эколого-морфологические исследования пищеварительной системы жвачных	151
1.3. Симбионтное пищеварение в желудке жвачных	152
1.4. Транспорт и переваривание пищи у жвачных	154
1.5. Влияние факторов внешней среды на процессы пищеварения в желудке жвачных	156
1.6. Характеристика питания жвачных животных	159
1.7. Классификация жвачных по особенностям пищеварительного аппарата и питания	160

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объекты исследований	162
2.2. Методы исследований	163

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ ОБИТАНИЯ ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ И СПЕЦИФИКА ИХ ПИТАНИЯ И КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ

3.1. Сайгак – <i>Saiga tatarica</i> L.	166
3.2. Памирский архар – <i>Ovis ammon polii</i> Blyth	168
3.3. Снежный баран – <i>Ovis nivicola borealis</i> Severtzov	170
3.4. Домашняя овца – <i>Ovis ammon f. aries</i>	171
3.5. Безоаровый козел – <i>Capra aegagrus</i> Erxleben	173
3.6. Дагестанский тур – <i>Capra cylindricornis</i> Blyth	174

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ ЖЕЛУДКА И ЕГО КАМЕР У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ CAPRINAE

4.1. Морфологическая характеристика желудка сайгака, архара, толсторога, домашней овцы, безоарового козла и дагестанского тура	177
4.2. Морфологическая характеристика камер желудка и симбионтов сайгака, архара, толсторога, домашней овцы, безоарового козла и дагестанского тура ...	184
4.2.1. Макроморфология рубца	184
4.2.2. Микроморфология и симбионты поверхности рубца	186
4.2.3. Макроморфология сетки	193
4.2.4. Микроморфология и симбионты поверхности сетки	228
4.2.5. Макроморфология книжки	240
4.2.6. Микроморфология и симбионты поверхности книжки	260
4.2.7. Макроморфология сычуга	273
4.2.8. Микроморфология поверхности сычуга	286

ГЛАВА 5. КЛАССИФИКАЦИЯ CAPRINAE ПО ТИПАМ ПИТАНИЯ НА ОСНОВЕ ОБЩИХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ И ОСОБЕННОСТЕЙ ЖЕЛУДКА И ЕГО КАМЕР

5.1. Морфологические критерии желудка для классификации по типам питания Caprinae	292
5.2. Морфологические критерии камер желудка для классификации по типам питания Caprinae	298

5.3. Критерии эндосимбиоза для классификации по типам питания	
Caprinae	307
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	310
CONCLUSION	312
ПРАКТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	314
PRACTICAL ASPECTS OF RESEARCH	315
ЛИТЕРАТУРА	316

ЧАСТЬ I.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ ПОЛОРОГИХ (BOVIDAE)

ГЛАВА 1

СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ОСОБЕННОСТЕЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО АППАРАТА ЖВАЧНЫХ КОПЫТНЫХ

1.1. Исторический очерк изучения жвачных копытных

Среди растительноядных млекопитающих наиболее приспособленными являются жвачные животные. Они приобрели сложный многокамерный желудок (Alexander, 1991, 1993), позволяющий им, при отсутствии специфических ферментов, расщепляющих структурные компоненты растений, успешно их использовать с помощью симбиотических взаимоотношений с микроорганизмами, населяющими пищеварительный тракт.

Возможность питания определенными видами растительной массы у жвачных животных определяется многими факторами, основными из которых являются морфологические особенности строения и функции камер желудка и специфика эндосимбиоза (Саблина, 1970; Наумова, 1981; Давлетова, 1978, Давлетова, Хацаева, 1997; Соколов и др., 1995; Hofmann, Stewart, 1972; Hofmann, 1984, 1988). Очевидно, что в адаптации жвачных к экологическим условиям обитания важнейшее место принадлежит сложному многокамерному желудку, на который ложится основная функциональная нагрузка при желудочно-кишечном типе пищеварения, возникшего и закрепившегося у них в ходе эволюции.

Большинство исследований по морфологии пищеварительной системы жвачных посвящено домашним животным (Шмальгаузен, 1935; Боголюбский, 1948, 1959; Давлетова, 1959, 1960, 1967, 1997; Соколов, 1960; Силиня, 1962; Ильин, 1963, 1964, 1970, 1978; Алексеева, 1964; Мухамедгалиев, Баймухамбетов, 1964; Туревский, 1964; Вишневская, 1964; Коржуев, 1964; Лихачев, 1964; Тельцов, 1984; Langer, 1984, 1985, 1987, 1991).

Выявленные морфологические проявления адаптаций желудочно-кишечного тракта к характеру пищи, недостаточно обоснованы функционально. Они не дают полного понимания роли пищевой специализации жвачных в эволюционных преобразованиях пищеварительной системы. Имеющиеся сравнительные исследования пищевых адаптаций касаются в основном, крупных групп животных (классов,

отрядов, реже семейств) (Hofmann, Stewart, 1972; Hofmann, 1973; 1985, 1998; Соколов, и др., 1979, 1989), хотя еще А.Н. Северцов (1941) отмечал необходимость изучения близкородственных видов для выяснения истоков их дивергенции в природе и выявления закономерностей пороодообразования. Отсутствуют работы по комплексному исследованию пищевых адаптаций близких видов копытных, обитающих на одной территории.

1.2. Возникновение и развитие желудка жвачных животных в онтогенезе

Вопрос об источниках развития камер желудка жвачных животных до настоящего времени остается дискуссионным. Одни ученые признают эктодермальное происхождение камер желудка, считая эпителий преджелудков производным эктодермы ротовой полости (Krulling, Grau, 1960). Другие – энтодермальное происхождение, относя эпителий камер желудка к производным кишечной энтодермы (Герке, 1956; Ексаева, 1966; Колосс, 1969; Ильин, 1970, 1972; Бажанов, 1975, 1978). Третьи – особое происхождение, считая эпителий преджелудков производным особого эмбрионального зачатка – прехондральной пластинки (Мякина, 1952; Лазаренко, 1959; Кнорре, 1971). Ряд ученых считают преджелудки производными пищеводной трубки, а сычуг – первичной кишки (Хруцкий, 1964; Ken-ichiro Mutoh, Hidecazu Wacuri, 1989). Р. Бонне (1898), К.Э. Линдерман (1899) и Ellenberger (1911) относили преджелудки к производным конечной части пищевода. Л.В. Давлетова (1960, 1967, 1971, 1974, 1978), на основании изучения большого материала по диким и домашним овцам различных пород, пришла к выводу, что преджелудки образуются из пищеводной части общей закладки желудка из первичной кишки, а сычуг – из остальной части.

Отсутствует единое мнение и о сроках формирования камер желудка жвачных животных. У крупного рогатого скота желудок закладывается по данным некоторых авторов (Ефимов, 1965; Ильин, 1963, 1970, 1972, 1978) – в 20 дней, по Г.А. Шмидту (1954, 1957, 1960, 1964) в 28 дней утробного развития, по К.А. Васильеву (1958, 1968) – в 40 дней. И.М. Фокин (1956, 1957) указывает на наличие двух камер в 28 дней утробного развития, трех – в 30 дней, всех четырех – в 35 дней. У овец, по сведениям С.Н. Боголюбского (1954, 1959) и К.Ш. Баймухамбетова (1958, 1963), все камеры желудка формируются в 35 дней утробного времени, по Л.А. Щетинову (1971, 1976) – в 38 дней. Л.В. Давлетова (1956, 1959, 1960, 1971) дает детальные сроки закладки камер: в 22 дня – две камеры, в 25 дней – три, в 27 – все четыре. С этими сроками согласуются данные Т.В. Демидовой (1981).

Растут желудок и его камеры у жвачных животных в течение онтогенеза неравномерно. Наиболее изученными из всех камер являются рубец и сычуг, причем у домашних животных. Сведений по диким жвачным до настоящего времени крайне мало (Давлетова, 1978; Давлетова, Хацаева, 1997; Хацаева, 1999, 2002, 2004, 2011, 2013, 2016). У крупного рогатого скота в начале эмбрионального периода развития наибольшей камерой является рубец (Хруцкий, 1964; Васильев, 1958; Коннов, 1944). В начале позднеплодного периода по данным З.А. Силиня (1957) интенсивнее растут рубец и сетка, а, по мнению М.Д. Вишневской (1962) – рубец и книжка. В конце позднеплодного периода и до рождения по данным большинства авторов наиболее интенсивно растет сычуг (Хруцкий, 1964; Силиня, 1957; Васильев, 1958; Hammond, 1952, 1955; Harms, 1956), вследствие чего у новорожденных телят сычуг превосходит по объему рубец в два раза (Хруцкий, 1964), а по Л.А. Щетинову (1971) – в три раза.

После рождения желудок у телят растет, в основном, за счет рубца и книжки (Вишневская, 1960, 1962, 1964), хотя некоторые авторы указывают на интенсивный рост сычуга до месячного возраста (Хруцкий, 1964; Щетинов, 1971). У новорожденных телят, по мнению некоторых авторов (Силиня, 1957; Васильев, 1958; Harms, 1956) наибольшей камерой является рубец, наименьшей сетка, сычуг, книжка занимают соответственно среднее положение. По данным других авторов (Вишневская, 1960, 1962; Hammond, 1952, 1955) наибольшей камерой в этот период признан сычуг. У взрослых животных по сведениям всех авторов самой большой камерой является рубец, затем идут соответственно книжка, сычуг и сетка.

У овец рост желудка и его камер изучен в основном после рождения и на одомашненных видах (Бонне, 1898; Мухин, 1953; Куренкова, 1954; Ильичева, 1969; Бушманов, 1974, 1975). Рост желудка домашних овец в течение всего онтогенеза наиболее детально описан Л.В. Давлетовой (1971, 1974, 1975, 1976, 1978 а, 1978 б), К.Ш. Баймухамбетовым (1958), Щетиновым (1971, 1976), Т.В. Демидовой (1981), А.А. Свидинским (1997). По росту желудка диких жвачных имеются лишь работы Л.В. Давлетовой (1978а, 1978б, 1997) – по диким овцам и Р.М. Хацаевой (1989, 1991, 1992, 1997, 2002) – по сайгакам. Камеры желудка у домашних и диких овец, а также сайгака в течение всего онтогенеза растут неравномерно, что отмечают все авторы. По их данным, наиболее интенсивно желудок растет до середины позднеплодного периода, в основном, за счет роста рубца, который в это время превосходит массу сычуга в пять раз. Затем происходит смена интенсивности роста сычуга и рубца, вследствие чего, к

рождению сычуг по массе превосходит рубец более чем в четыре раза. На протяжении всего плодного периода сетка превышает по массе книжку в два раза (Хацаева, 1989, 2002, 2005).

Наибольшая интенсивность роста преджелудков в позднеплодный период по сведениям С.Н. Боголюбского (1954, 1959), Давлетовой (1978) и Р.М. Хацаевой (1989, 2004, 2005) свойственна диким овцам и сайгакам по сравнению с домашними овцами. У ягнят до пяти месяцев более интенсивно растут преджелудки, особенно рубец (Мухин, 1953; Боголюбский, 1954; Ильичева, 1969; Демидова, 1981; Свидинский, 1987, 1997).

У взрослых диких овец и сайгаков, по сравнению с домашними, благодаря большей интенсивности роста, преджелудки достигают большего развития, что отражает у этих видов большую выраженность желудочно-кишечного типа пищеварения, свойственного жвачным (Давлетова, 1978 а, б; Хацаева, 2002, 2004, 2005, 2006).

1.3. Гистогенез камер желудка жвачных

Литературные данные по гистогенезу камер желудка жвачных животных во многом противоречивы и не согласуются. Наиболее изучен в этом плане желудок крупного рогатого скота. У жвачных стенки всех камер желудка состоят из трех оболочек: слизистой, мышечной и серозной. Разные авторы указывают на разные сроки закладки оболочек стенок желудка. По данным П.А. Ильина (1970, 1972), А.А. Туревского (1964) и Васильева (1958) у крупного рогатого скота все три оболочки имеются уже у зародышей в 28 дней, Л.С. Филоненко (1968, 1972) указывает на плодный период (в 60 дней). Тканевые элементы камер желудка дифференцируются в разные периоды развития неравномерно и почти одинаково во всех камерах, формирование же морфофункциональных структур слизистой оболочки в каждой камере очень специфично и происходит в разное время. В этом единодушны почти все авторы (Шеянова, 1962; Васильев, 1958, 1968; Кнорре, 1966; Боголюбский, 1968; Калнциема, 1970; Свидинский, 1983, 1987). В рубце специфическими структурами слизистой оболочки являются сосочки, в сетке – перегородки ячеей разных порядков и соединительнотканые сосочки, в книжке – листочки нескольких порядков и сосочки на них, в сычуге – складки и гастроны.

У крупного рогатого скота из всех камер желудка дифференцировка слизистой оболочки стенки раньше начинается в книжке. Большинство авторов описывают в книжке крупного рогатого скота листочки четырех порядков, З.А. Силиня (1958) и А.А. Туревский (1964) – пять порядков. По данным А.Е. Ефимова и П.А. Ильина (1962) к 60

дням утробного развития имеются листочки двух порядков, А.А. Туревский (1964) и Васильев (1968) описывают в это время наличие листочков трех порядков. Очень разные сроки указывают авторы по формированию на листочках сосочков. По мнению Г.М. Шеяновой (1957, 1962) это происходит у телят в 18 дней, а по данным А.А. Туревского (1964) – в 35 дней.

В сетке дифференцировка слизистой оболочки у плодов крупного рогатого скота связана с образованием первичных перегородок ячеей и, по мнению одних авторов (Силиня, 1958; Туревский, 1964), начинается с двух месяцев, других (Мякина, 1952; Васильев, 1968; Ильин, 1972) – с трех месяцев. Вторичные перегородки по данным З.М. Мякиной (1952), З.А. Силиня (1958) и А.А. Туревского (1964) образуются у плодов в пять месяцев, по сведениям К.А. Васильева (1958, 1968) – в шесть месяцев. Сосочки на поверхности перегородок ячеей начинают образовываться, по мнению З.А. Силиня (1958) и А.А. Туревского (1964) у четырехмесячных плодов.

В рубце дифференцировка слизистой оболочки у плодов крупного рогатого скота проходит с образованием сосочков и длится, по данным одних авторов (Хруцкий, 1952; Шеянова, 1957, 1962; Ильин, 1964; Васильев, 1968), три месяца, других (Коннов, 1944; Филоненко, 1968, 1972) – четыре, по мнению И.Х. Калнциема (1970) – в шесть, Е.М. Федия (1967) – в семь. Освобождение сосочков от общего эпителиального пласта начинается по сведениям А.А. Туревского (1964) и П.А. Ильина (1970, 1972) у плодов с восьми месяцев и завершается у телят на третьей неделе.

Гистогенез камер желудка овец изучен в меньшей степени, чем у крупного рогатого скота, причем большее внимание уделено рубцу и сычугу (Боголюбский, 1954; Баймухамбетов, 1958; Гориховский, 1950; Давлетова, 1959, 1960, 1971, 1974, 1998; Демидова, 1981). По диким жвачным имеются лишь сведения Л.В. Давлетовой (1978а, 1978б, 1997) – по диким овцам, и Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 1991, 1992, 1997, 2002) – по сайгакам.

К началу плодного периода у плодов диких и домашних овец разных пород, и у сайгака стенка всех камер желудка представлена тремя оболочками: слизистой, мышечной и серозной (Давлетова, 1960, 1974, 1978, 1997, 1998; Демидова, 1981; Хацаева, 1989, 1990, 1991, 1992, 1997, 2002). Слизистая оболочка камер желудка дифференцируется, как и у крупного рогатого скота, асинхронно и в такой же последовательности. Раньше всех она дифференцируется в книжке. В начале раннеплодного периода (45 дней) в книжке овец и сайгака уже имеются листочки двух порядков (Баймухамбетов, 1958; Давле-

това, 1974, 1998; Хацаева, 1989, 1990). Листочки всех четырех порядков по сведениям С.Н. Боголюбского (1954) и Л.В. Давлетовой (1971, 1974) в книжке овец появляются у 60- дневных плодов, по данным К.Ш. Баймухамбетова (1958) – в 68 дней, у сайгака, по мнению Р.М. Хацаевой (1989, 1990) – в 70 дней. Сосочки на листочках книжки у овец, по наблюдениям Л.В. Давлетовой (1971) и Т.В. Демидовой (1981) имеются уже у новорожденных, а К.Ш. Баймухамбетов (1958) отмечает месячный возраст ягнят, у сайгака по данным Р.М. Хацаевой (1989, 1990) – в 80 дней утробного развития.

Дифференцировка слизистой оболочки сетки у плодов овец по данным одних авторов начинается в 57 дней (Давлетова, 1974, 1997; Демидова, 1981), других – 60 дней (Баймухамбетов, 1958; Мухамедгалиев, Баймухамбетов, 1964; Wardrop, 1961), а у сайгака – в 50 дней (Хацаева, 1989, 1990, 2002). Вторичные перегородки ячеек сетки, по мнению Л.В. Давлетовой, закладываются у плодов домашних овец в 90 дней, диких – в 105 дней, а их окончательное формирование завершается у ягнят к месячному возрасту. У сайгака вторичные перегородки сетки образуются в 105 дней, как у плодов диких овец, и завершается их формирование тоже к месячному возрасту сайгачат (Хацаева, 1989, 1990, 2002, 2004, 2006).

Дифференцировка слизистой оболочки рубца плодов диких и домашних овец, по данным С.Н. Боголюбского (1954) и Л.В. Давлетовой (1974, 1997), а также сайгака (Хацаева, 1989, 1990, 2002) начинается в 90 дней, а по сведениям К.Ш. Баймухамбетова (1958) – в 94 дня. Освобождение сосочков от эпителиального пласта начинается у двух-трехдневных ягнят (Давлетова, 1974, 1997; Демидова, 1981), а, по мнению Баймухамбетова (1958) – у десятидневных и завершается полностью у месячных ягнят, по сведениям Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 2002) у новорожденных сайгачат большинство сосочков уже лежат «свободно» в полости рубца. У авторов нет единого взгляда на механизм освобождения сосочков от единого эпителиального пласта. Окончательного развития стенка рубца жвачных, как и остальных камер, по мнению всех авторов, достигает по мере постепенного перехода к исключительно растительной пище.

В сычуге дифференцировка слизистой оболочки у овец заключается в закладке и формировании складок и гастронов. Формированию складок ни один из авторов не уделил должного внимания. Подробнее описано формирование гастронов. У овец по данным С.Н. Боголюбского (1954) и Л.В. Давлетовой (1974, 1997) и у сайгака по сведениям Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 2002) – гастроны в пилорической части закладываются в 40 дней, в донной – в 45 дней. Этот про-

цесс начинается с образования желудочных ямок в эпителии, преобразующихся в дальнейшем в гастроны.

Дифференцировка клеток гастронов начинается с поверхностных клеток ямочного эпителия, затем образуются добавочные и обкладочные клетки донных желез и железистые клетки пилорических желез (в 50?60 дней). Главные клетки донных желез сычуга возникают в 90 дней утробного развития. Полная дифференцировка слизистой оболочки сычуга у овец, как и у сайгаков, завершается после рождения (Боголюбский, 1954, 1959; Давлетова, 1974, 1978, 1997; Давлетова, Эрдниева, 1997 а, б; Хацаева, 1989, 1991, 2002, 2005).

1.4. Влияние факторов внешней среды на развитие желудка жвачных

На развитие желудка жвачных в онтогенезе большое влияние оказывают факторы внешней среды, в особенности – питание. В работах Л.В. Давлетовой (1971, 1974, 1978) показана связь внутриутробного питания с развитием желудка плодов у овец. Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 1991, 2002, 2004, 2005, 2006) найдена зависимость развития желудка плодов сайгаков от питания матери. В постнатальный период развития у жвачных отчетливо проявляется связь роста и дифференцировки камер желудка с особенностями питания.

Известно, что у новорожденных ягнят и телят до месячного возраста рубец растет медленнее, чем сычуг, затем рост рубца резко усиливается. Этот процесс может быть стимулирован ранним приучением их к грубым растительным кормам, что ведет не только к резкому увеличению объема рубца, но также активизирует развитие его тканей и сосочков (Харрисон и др., 1960; Вракин, 1962, 1972; Лихачев, 1964; Курилов, Короткова, 1971; Никифорова, Липовских, 2002). У телят, выращенных на молоке, размеры сосочков меньше, чем у их сверстников, получавших с раннего возраста концентраты и сено. Стимуляция развития сосочков на слизистой рубца увеличивает поверхность всей слизистой оболочки, через которую происходит всасывание многих промежуточных и конечных продуктов перевариваемого корма (Курилов, Короткова, 1971; Яцута, 1989).

Однако одностороннее увеличение количества концентратов в рационе телят-молочников нередко сопровождается не только увеличением сосочков рубца, но и явлением паракератоза (Харрисон и др., 1960). Эти авторы рекомендуют для нормализации развития слизистой оболочки преджелудков телят включать в их рацион около 10% сена. В.Ф. Вракин (1962) показал, что при даче телятам концентратов уже с 18-дневного возраста улавливаются движения рубца, ти-

пичные для моторики взрослых жвачных, а целлюлозолитическая активность к 6-недельному возрасту достигает уровня взрослых.

Результаты многих опытов свидетельствуют, что ранний перевод телят на безмолочное выращивание стимулирует развитие рубца, удлинение сосочков, ороговение поверхности слизистой, очень большое увеличение микробного населения и простейших в рубце, увеличение количества мукополисахаридов в сычуге (Свечин, 1955, 1976; Бракин, 1962, 1972; Садовская, 1961; Курилов, Короткова, 1971; Никифорова, Липовских, 2002).

Все перечисленное свидетельствует о том, что ранним включением в рацион телят и ягнят грубых, и концентрированных сухих кормов можно ускорить структурное и функциональное развитие камер желудка (Шварц, Большаков, 1964; Голубин, 1989).

На развитие камер желудка жвачных животных, равно как и на весь пищеварительный аппарат домашних животных, влияют условия кормления, содержания, и направление селекции (Боголюбский, 1936, 1948; Хэммонд и др., 1947; Пшеничный, 1950; Эктова, 1951; Мухин, 1953; Свечин, 1955, 1958; Герке, 1956; Красота, 1957; Новиков, Богданова, 1958; Тулбаев, 1959; Давлетова, 1959, 1960; Соколов, 1960; Чагиров, 1963, 1969, Щетинов, 1963; Лихачев, 1964; Курносов, 1964; 1976; Керимбеков, 1966; Порошин, 1966; Селянин, 1966; Хацаева, 2002, 2004; Hammond, 1932, 1952, 1955; Harms, 1956; Hofmann, 1991; Hofmann, Stewart, 1972).

1.5. Формирование и развитие обменных процессов в желудке жвачных

Процессы пищеварения не ограничиваются основной функцией – перевариванием питательных веществ и всасыванием их в кровь. Эти процессы оказывают влияние на весь организм животного через промежуточный и общий обмен, являясь участником обмена и, находясь в зависимости от него. Это показано во многих отечественных и зарубежных работах (Синецких, 1946, 1965; Разенков, 1948, 1949; Халлянина, 1955; Уголев, 1958, 1961, 1985; Алиев, 1962; Коржуев, 1964; Федий, 1967; Рябиков, 1979, 1985; Капралова, 1963; Давлетова, 1964, 1978; Кругляков, 1983; Тельцов, 1984, 1993, 1996, 1997, 1999, 2000; Хацаева, 2000, 2004; Вебер, 1989; Чалышев, Вебер, 1994; Кочан, 1994; Loosli, Harris, 1945; Loosli et al., 1949; McDonald, 1952, McDonald, Hall, 1957; Lewis, 1962; Lewis, McDonald, 1958; Schulz, 1962, 1963; Habel, 1963; Ogawa, 1964; Bernard, 1979).

Обменные процессы в желудке жвачных животных начинают формироваться в плодном периоде развития (Аршавский, 1964, 1966; Дав-

летова, 1976, 1977, 1997; Давлетова, Хацаева, 1992; Тельцов, 1984, 1993, 1999; Капралова, 1989; Хацаева, 1990 б, 1991, 2002 а). До сих пор участие желудка жвачных в обменных процессах изучено слабо, особенно в эмбриональное время.

Наиболее значимые исследования в этом направлении проведены Л.В. Давлетовой на овцах (1975, 1976, 1977, 1997), Р.М. Хацаевой на сайгаках и овцах (1989, 1990, 2002б). В результате этих исследований показано, что органы пищеварения участвуют в питании зародышей и плодов, с помощью их участия в обмене веществ через межутробный обмен между матерью и плодом путем экскреции веществ сквозь эпителий в полость желудка, как резерв питательных веществ. Имеются некоторые сведения по желудку крупного рогатого скота (Щербаков, 1958; Гжицкий и др., 1964; Туревский, 1964, 1966; Филоненко, 1967; Ильин, 1963, 1964, 1970 а, в, 1972, 1978; Schulz, 1962, 1963; Habel, 1963; Ogawa, 1964; Bernard, 1979).

Участие органа в определенном виде обмена можно определить с помощью биохимических и гистохимических методов исследований, позволяющих выявить наличие, количество и локализацию веществ. Углеводный обмен в организме млекопитающих осуществляется через синтез, депонирование и расходование гликогена с помощью ферментов. Поэтому, участие желудка в углеводном обмене определяют по наличию гликогена, гликопротеинов, сукцинатдегидрогеназы и фосфатаз. Гликоген выполняет энергетическую и пластическую функции при росте и дифференцировке эпителия и участвует в синтезе кератина и гликопротеинов. Гликопротеины играют важную роль в процессах роста и регенерации, участвуют в регуляции ферментативных реакций и выработке защитных свойств организма (Byorcsman, 1954; Hungate, 1961; Habel, 1963; Bernard, 1959; Hume, Warner, 1980; Hume, Vispo, 1995; Hume, Moile, 1995).

Белковый обмен совершается через синтез специфических белков с помощью ферментов. Участие в белковом обмене определяют по наличию нуклеиновых кислот, общего белка и протеолитических ферментов: пепсина и трипсина. Белки являются главным строительным материалом для организма, участвуют в создании иммунитета. Нуклеиновые кислоты служат источником синтеза белков. Протеолитические ферменты участвуют в синтезе белков (Schulz, 1962; Bjorndal, et al., 1990).

Жировой обмен совершается через нейтральные жиры и фосфолипиды с участием ферментов. Участие в жировом обмене выявляют по наличию нейтральных жиров, фосфолипидов, липазы и фосфатаз. Нейтральные жиры имеют энергетическое значение. Фосфоли-

пиды участвуют во всасывании нейтральных жиров и выполняют липолитическую функцию (Baid, 1964). Липаза и фосфатазы участвуют в обмене жиров (Эренпрейс, 1963; Ogawa, 1964).

Гликоген в желудке плодов крупного рогатого скота был обнаружен рядом авторов (Ильин, 1964, 1970 б, 1972; Туревский, 1964; Филоненко, 1967; Wyorstan, 1954; Bernard, 1979). Эти авторы отмечают большое количество гликогена в раннеплодном периоде и его убывание с возрастом. По сроку утрачивания гликогендепонирующей функции у авторов нет единого мнения. Некоторые отмечают срок – 4 недели после рождения, другие – 6 месяцев, а по данным А.А. Туревского (1964), эпителий преджелудков сохраняет эту функцию и у взрослых животных.

Гликоген в желудке овец исследован в работах Л.В. Давлетовой (1976, 1978, 1997), Т.В. Демидовой (1981), П.П. Круглякова (1978, 1979) и Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 2002) – по сайгаку. Данные этих авторов свидетельствуют о наличии гликогена в камерах желудка с самого начала их формирования (в 20 дней утробного развития) и нарастании его количества вплоть до начала дифференцировки слизистых оболочек камер. Этот факт особенно интересен тем, что в это время в печени – основном органе углеводного обмена, гликоген только начинает накапливаться (Давлетова, 1978; Термелева и др., 1991; Хацаева, 2003), что позволяет судить о важной роли желудка в углеводном обмене организма.

С началом гликогендепонирующей функции печени, гликоген в камерах желудка не исчезает. Меняется динамика его накопления и расходования на местные нужды, в основном на дифференцировку структур слизистых оболочек желудочно-кишечного тракта, поскольку локализуется он в эпителии (Давлетова, 1978, 1997; Хацаева, 1989, 1990, 2002; Lubus, 1978). После рождения гликогенсинтезирующая и гликогендепонирующая функция камер желудка значительно снижается, в результате чего у взрослых животных его мало. Л.В. Давлетова (1978, 1997) и Р.М. Хацаева (1990, 2002, 2003) отмечают большую выраженность гликогендепонирующей функции у диких жвачных по сравнению с домашними.

С убыванием гликогенсинтезирующей функции в камерах желудка крупного рогатого скота, овец и сайгаков начинает нарастать количество нейтральных и кислых гликопротеинов и липидов (Туревский, 1964; Гжицкий и др., 1964; Ильин, 1970; Давлетова, 1974, 1976, 1997; Хацаева, 1989, 1990, 2002, 2003). Локализуются гликопротеины и липиды, по мнению авторов, в оболочках эпителиальных клеток и соединительной ткани. Кроме того, у крупного рогатого скота

нейтральные гликопротеины были выявлены в эпителии защитного слоя (Туревский, 1964), нейтральные и кислые гликопротеины – в секрете донных и пилорических желез сычуга (Филоненко, 1967). У диких и домашних овец по данным Л.В. Давлетовой (1976, 1997) и сайгака по сведениям Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 2002) большое количество нейтральных гликопротеинов в раннеплодном периоде обнаруживается в клетках желез сычуга, у поздних плодов и новорожденных – в секрете клеток ямочного эпителия, клетках желез сычуга и поверхностном эпителии преджелудков. Такая же локализация характерна и для взрослых животных (Гжицкий, и др., 1964; Демидова, 1981; Кругляков, 1978). У поздних плодов в секретах этих клеток и на поверхности эпителия преджелудков выявлены кислые гликопротеины (Хацаева, 1989, 1997).

Ферменты: щелочная и кислая фосфатазы, липаза, и пепсин были описаны в камерах желудка крупного рогатого скота (Преснов, 1954; Ильин, 1965; Туревский, 1966; Пупин, 1967; Schulz, 1962, 1963; Habel, 1963; Lauwers, Sebruwes, 1974; Hoppe, 1977, Hoppe et al., 1983), диких и домашних овец (Давлетова, 1976, 1988, 1997; Шеянова, 1962; Демидова, 1981; Кругляков, 1979, 1983) и сайгака (Хацаева, 1989, 1990, 2002).

Сведения авторов о сроках выявления и локализации ферментов различны. Щелочную фосфатазу у крупного рогатого скота А.А. Туревский (1964, 1966) обнаружил в эпителии преджелудков ранних плодов, П.А. Ильин (1965), М.А. Преснов (1954), И.Г. Пупин и Л.П. Шпикула (1967) – в стенках кровеносных сосудов и поверхностных эпителиоцитах, а некоторые авторы отрицают ее наличие в эпителии преджелудков (Habel, 1963; Lauwers, Sebruwes, 1974). По данным А.А. Туревского (1966) кислой фосфатазы в преджелудках у телят нет, а у взрослых животных она выявляется в поверхностном эпителии. По сведениям П.А. Ильина (1965), Шульца (Schulz, 1962, 1963) данный фермент обнаруживается в эпителии преджелудков телят и взрослых животных.

У овец и сайгака по данным Г.М. Шеяновой (1957, 1962), Л.В. Давлетовой (1976, 1988, 1997), Т.В. Демидовой (1981), П.П. Круглякова (1979, 1983), и Р.М. Хацаевой (1989, 1990, 2002) щелочная и кислая фосфатазы присутствуют в преджелудках на всем протяжении плодного периода, располагаясь преимущественно по клеточным границам. Такое же их расположение сохраняется у новорожденных (Давлетова, 1976, 1988, 1997; Кругляков, 1979, 1983; Демидова 1981; Хацаева, 1989, 1990). У месячных ягнят они появляются в поверхностных слоях эпителия. У взрослых животных активность этих ферментов, по мнению многих авторов (Шеянова, 1962; Ильин, 1965; Давлетова, 1976; Демидова 1981; Кругляков, 1983; Хацаева, 1989; Wallace, 1948; Schulz, 1962, 1963; Habel, 1963), повышается.

Липаза у крупного рогатого скота в преджелудках плодов, по мнению А.А. Туревского (1966) отсутствует, а у взрослых животных располагается в шиповатом слое эпителия и стенках капилляров. По данным П.А. Ильина (1965) липаза выявляется по всему эпителиальному пласту. У овец и сайгака (Алиев, 1966; 1986; Демидова, 1981; Давлетова, 1997; Давлетова и др., 1988; Хацаева, 1989, 1990, 2002) липаза присутствует в желудке на всем протяжении онтогенеза. У взрослых животных ее активность в преджелудках низкая, а в сычуге – высокая.

Пепсин в сычуге у крупного рогатого скота обнаружили М.Г. Коннов (1944), А.П. Енгибарова (1963), Е.Т. Хруцкий (1964), Л.С. Филоненко (1965), у авторов нет единого взгляда на сроки его появления. Коннов (1944) и Хруцкий (1964) отмечают срок – 6-7 месяцев плодного периода, остальные авторы – 3-4 месяца. Авторы едины во мнении об увеличении активности пепсина к рождению. У плодов диких и домашних, овец и сайгака пепсин в сычуге был обнаружен в 2 месяца (Давлетова, 1997; Хацаева, 1989, 1990, 2002, 2004) с его увеличением к рождению, при большей ферментативной активности у диких жвачных по сравнению с домашними.

1.6. Макроморфология камер желудка жвачных

Рубец (*rumen*) у всех взрослых жвачных животных является самой большой камерой, представляющей собой уплощенный с боков двойной мешок (Мухин, 1953; Куренкова, 1954; Шеянов, 1957; Туревский, 1964; Рыбина, 1965, 1966, 1968; Ильичева, 1969; Саблина, 1970; Бушманов, 1974, 1975; Хацаева, 1989). Продольные борозды мощных мышечных тяжей делят рубец на дорсальный и вентральный мешки, имеющие на краниальном и каудальном концах по слепому выросту. В краниодорсальный слепой мешок открывается пищевод, переходящий дальше в пищеводный желоб. Этот слепой мешок называется преддверием рубца. Слизистая оболочка рубца лишена желез, покрыта толстым пластом многослойного плоского эпителия и имеет на поверхности множество сосочков, особенно хорошо развитых в вентральном мешке. У крупного рогатого скота они достигают до 1,0 см длины (Туревский, 1964) и 1,0 мм ширины (Лихачев, 1957), у овец – до 0,5 см (Шеянова, 1957; Рыбина, 1965, 1966, 1968). В дорсальном мешке, по данным всех авторов, сосочки менее развиты, особенно в области верхней стенки. Рост рубцовых сосочков идет параллельно с установлением ферментации корма, причем их нормальное развитие зависит от достаточного поступления легко ферментируемых кормов, (Лихачев, 1957, 1958, 1964; Туревский, 1964, 1966; Brownlee, 1962).

Сетка (*reticulum*) имеет форму сплюснутого шара и является продолжением преддверия рубца. У крупного рогатого скота это самая маленькая по объему камера (Курилов, Короткова, 1971; Рябиков и др., 1983), у домашних овец и сайгака (Рыбина, 1965, 1966, 1968; Хацаева, 1989) – третья (после рубца и сычуга), по диким овцам сведений нет. С рубцом сетка сообщается через серповидную складку и большое незакрывающееся отверстие, с книжкой – закрывающимся щелевидным отверстием. От кардиального сфинктера пищевода по дну сетки до входа в книжку идет сетковый желоб. Слизистая оболочка сетки не имеет желез, покрыта многослойным ороговевающим эпителием и образует складки, формирующие 4–6-угольные ячейки, на дне которых расположены более низкие складочки, ограничивающие ячейки второго порядка (Курилов, Короткова, 1971; Элленбергер, 1911), а по данным З.А. Силиня (1957, 1958, 1962) – и третьего порядка.

Книжка (*omasum*) у крупного рогатого скота имеет округлую форму и занимает среди камер желудка по объему третье место (Курилов, Короткова, 1971; Рябиков и др., 1983), у овец, коз и сайгака – овальную и занимает – последнее место (Шеянова, 1957; Рыбина, 1965, 1966, 1968; Хацаева 1989, 2002). У всех жвачных книжка вентроранжально сообщается через узкое, замыкающееся, щелевидное отверстие с сеткой и вентрокаудально через широкое, всегда открытое отверстие – с сычугом. Оба отверстия соединены между собой коротким мостом – дном книжки, являющимся продолжением дна сетки (Рябиков и др., 1983). Слизистая оболочка книжки безжелезистая, покрыта многослойным плоским эпителием и образует складки (листочки) разной величины (порядков). Их общее количество у крупного рогатого скота 96–112, у овец – 72–85 (Рябиков и др., 1983), у сайгака – 56 (Хацаева, 2002). О количестве порядков единое мнение у авторов отсутствует. Разными авторами описывается от трех (Коншина, 1979) до пяти порядков (Силиня, 1958; Баймухамбетов, 1959). Поверхность слизистой оболочки книжки покрыта конусовидными сосочками, имеющими большую величину со стороны сетки и меньшую – со стороны сычуга. У самых мелких представителей жвачных – оленьков (*Tragulidae*) книжка находится в зачаточном состоянии (Соколов, 1979; Саблина, 1959а, 1959б, 1970).

Сычуг (*abomasum*) – железистый желудок – единственная камера желудка, продуцирующая ферменты, имеет форму вытянутого в длину грушевидного мешка. У крупного рогатого скота, овец и сайгака он является второй по объему камерой (Силиня, 1958; Баймухамбетов, 1963, 1959; Рябиков 1985; Рябиков и др., 1983; Хацаева, 2002). Слизистая оболочка сычуга гладкая, покрыта цилиндрическим же-

лезистым эпителием, образует не расправляющиеся, продольные, спиралевидные складки разного количества, у крупного рогатого скота – 12–16, овец – 13–15, коз – 16–17 (Сахарова, 1979; Рябиков и др., 1983), сайгака – 17 (Хацаева, 2002). В слизистой оболочке сычуга, подобно однокамерному желудку, различают зоны кардиальных, донных и пилорических желез, специализированные клетки которых вырабатывают слизь, пепсиноген и соляную кислоту, а у телят и ягнят молочного периода – еще и особый сычужный фермент.

Таким образом, из обзора литературы видно, что морфофункциональное развитие желудка жвачных больше изучено у домашних жвачных. Наибольшее количество данных накоплено по вопросам роста и анатомического преобразования камер желудка. Достаточно изучены процессы пищеварения домашних жвачных. Большой вклад в изучение развития сложного желудка жвачных животных внесли А.А. Алиев, С.Н. Боголюбский, И.А. Аршавский, Л.В. Давлетова, П.И. Ильин, К.Б. Свечин, А.И. Лихачев, Л.С. Филоненко, А.А. Туревский, З.А. Силиня, К.Ш. Баймухамбетов, К.А. Васильев, Е.Т. Хруцкий, А.П. Енгибарова, Г.М. Шеянова, А.А. Свидинский, П.П. Кругляков, Т.В. Демидова, Л.А., Л.П. Тельцов, Р.М. Хацаева, Л.А. Щетинов, И.М. Фокин, R. McN. Alexander, G.W. Arnold, H. Schulz, R.E. Habel, K. Ogawa, C. Bernard, H. Lauwers и M. Sebruwes, и др.

Наряду с этим, до сих пор в литературе нет единого взгляда на происхождение и сроки формирования камер сложного желудка жвачных животных. По-разному описан характер роста желудка и его камер в разные периоды онтогенеза животных. Противоречивы данные по гистогенезу, срокам дифференцировки стенки камер желудка и формированию структур их слизистых оболочек. Нет единого мнения о механизмах и сроках «освобождения» от единого эпителиального пласта специфических образований слизистой оболочки камер желудка.

Существуют разные мнения по срокам приобретения и утрачивания гликогендепонирующей функции эпителием камер желудка. Совсем мало работ по биохимической и гистохимической характеристике камер желудка жвачных, особенно в комплексе. Часто в работах есть противоречия, недостаточно показана связь структуры и функции, анатомические данные не имеют физиологической интерпретации.

Много спорного в вопросах наличия и локализации различных ферментов в структурах слизистой оболочки желудка. Недостаточно сведений по развитию желудка в онтогенезе диких *Carpinae*, особенно в сравнении с домашними.

ГЛАВА 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Объекты исследований

В качестве объектов исследований были выбраны дикие и домашние представители подсемейства Caprinae: сайгак (*Saiga tatarica* L., 1766) и домашняя метисная овца (*Ovis ammon* f. *aries*, 1758).

Материалом для настоящих исследований послужили камеры желудка 106 животных (80 плодов, 8 новорожденных, 8 четырехмесячных и 10 взрослых).

Возраст плодов приблизительно соответствовал 40, 45, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 105, 120 дням утробного развития (Шмидт, 1964). Материал был добыт в Калмыкии в течение 1995–2004 годов.

Выбор объектов исследований обусловлен их принадлежностью к одному подсемейству, наличием желудочно-кишечного типа пищеварения, свойственного жвачным, обитанием в одном ареале и обладанием различной пищевой специализацией.

Систематическое положение и научные названия (русские и латинские) изученных видов даны по В.Г. Гептнеру, А.А. Насимовичу, А.Г. Банникову (1961), когда за основу классификации принята система Симпсона (1945), хотя существуют и другие комбинации в системе полорогих (Соколов, 1953).

Сайгак – *Saiga tatarica* L. является единственным видом рода сайгаков – *Saiga*. Домашняя овца – *Ovis ammon* f. *aries* относятся к роду баранов – *Ovis*. Роды *Saiga* и *Ovis* подсемейству Caprinae.

2.2. Методы исследований

Материал собирали следующим образом. После отстрела (по лицензиям) беременных самок сайгаков и забоя овец из них извлекали плоды, их взвешивали и измеряли. У подов вскрывали брюшную полость, извлекали желудок, отделяя его от пищевода, двенадцатиперстной кишки и сальника, взвешивали вместе с содержимым. Затем отделяли и взвешивали отдельно без содержимого рубец, сычуг, сетку и книжку. Для гистологического, гистохимического и биохимического анализов брали образцы из донной и пилорической частей сычуга, дорсального и вентрального мешков рубца, сетки и книжки. Материал для исследования онтогенеза был добыт в одно и то же время во избе-

жание неточностей, возможных при сравнении онтогенетического материала, добытого в разное время и в разных регионах. Кроме того, проведено сравнение данных исследований по сайгаку, полученных при разных экологических ситуациях.

На основании поставленных задач был применен комплекс морфометрических, гистологических, гистохимических и биохимических методов.

При изучении роста желудка и его камер в онтогенезе были использованы абсолютные и относительные показатели их массы. Сравнительное изучение роста желудка и его камер проведено на фоне общего роста плодов, новорожденных, четырехмесячных и взрослых животных. Вычисляли относительную массу камер желудка в процентах от общей массы органа, относительную массу желудка и его камер при рождении в процентах от их массы у взрослых.

Статистическую обработку цифрового материала проводили индивидуально для каждого животного с вычислением средних показателей по возрастам. Анализ данных проведен по средним показателям с учетом индивидуальных данных. По возрастным группам проведена биометрическая обработка данных с применением основных элементов вариационной статистики. Для выявления достоверности разницы вычислены доверительные интервалы ($+L$) по формуле $L = a \cdot R$, где a – амплитуда вариационного ряда, R – коэффициент, имеющийся в таблице Стрелкова в строке против числа n , показывающего общее число наблюдений. Кроме того, для каждого возраста вычисляли процентные соотношения массы камер желудка к массе всего желудка. Абсолютные показатели массы плодов, желудка и его отделов сведены в таблицы, на основании относительных данных вычерчены графики.

Для анализа роста желудка и его камер, в работе использованы простые коэффициенты, отражающие интенсивность увеличения органа за определенный промежуток времени и характеризующие периоды развития. Простые коэффициенты вычислены путем деления массы органа в старшем возрасте на его массу в младшем, результаты сведены в таблицы.

Гистологический анализ произведен на образцах камер желудка, фиксированных в жидкости Гелли (жидкость Ценкера с формалином). После фиксации материал отмывали в воде, проводили йодирование, удаляли йод, затем заливали в парафин. Срезы толщиной 5–6 мкм окрашивали методом Доминичи-Кедровского, дающего прекрасные обзорные препараты.

На гистологических препаратах описывали и измеряли толщину слоев, оболочек и длину структурных образований слизистой. В пи-

лорической и донной частях сычуга подсчитывали количество желез на единицу площади. Препараты фотографировали с помощью светооптического микроскопа фирмы Leica – DMLS для светлого поля с фотоавтоматом, видеокамерой и цветным принтером.

В настоящих исследованиях использован ряд гистохимических и биохимических методов, позволивших выявить вещества, характеризующие участие камер желудка в углеводном, белковом и жировом обмене в процессе развития.

Участие в углеводном обмене расценивали по наличию гликогена, гликопротеинов, фосфатаз и сукцинатдегидрогеназы (СДГ), выявленных неоднократно апробированными методами (Шабадаш, 1937, 1947; Гомори, 1940; Дроздов, Шамахмудов, 1950; Шубич, 1959, 1961; Нахлас, 1958).

Гликоген выявляли по методу А.Л. Шабадаша. Материал фиксировали нейтральными жидкостями Шабадаша. Фиксированные образцы заливали в парафин и срезы толщиной 5–6 мкм окрашивали реактивом Шиффа с предварительным окислением периодатом калия. Затем докрашивали «светлым зеленым», хорошо окрашивающим белки. Данный метод дает возможность установить локализацию гликогена. Количество гликогена определяли биохимически по методу Дроздова и Шамахмудова, основанному на выделении гликогена путем нагревания ткани в щелочном растворе. Выделенный гликоген кислым гидролизом переводили в сахар, количество которого устанавливали фотометрически антроновым методом и переводили в количество гликогена, определяемого по формуле: $\frac{a \cdot b}{c \cdot d} \cdot K \cdot 100 \text{ mg } \%$, где a – количество сахара исследуемого раствора, вычисленное по калибровочной кривой; b – количество разведений исследуемого раствора; c – навеска исследуемой ткани; d – количество фотометрируемого раствора; K – коэффициент перевода сахара в гликоген = 0,9. На основании данных количественного определения вычерчены графики динамики накопления и расходования гликогена.

Сульфатированные полисахариды выявляли на материале, фиксированном в нейтральных жидкостях Шабадаша с применением метода Шубича (Кутах, 1964а, 1964б; Шубич, 1961).

Щелочную и кислую фосфатазы выявляли по Гомори (Преснов, 1954; Пирс, 1962; Богданова, 1969), основанному на выпадении коричневого осадка в местах локализации фермента.

Сукцинатдегидрогеназу выявляли по Нахласу, Уокеру, Зелигману (1958), основанном на выпадении в местах локализации черного осадка. Материал фиксирован в жидком азоте. Срезы, толщиной 5–8 мкм готовили на замораживающем микротоме и в криостате.

Участие в жировом обмене характеризовали по наличию липазы и фосфатаз, определяемых по методу Гомори и Шлыгина. Липазу выявляли методом твин-80 по Гомори (Пирс, 1962), основанном на выпадении в местах локализации фермента черно-коричневого осадка сульфида свинца. Материал фиксировали в жидком азоте, затем резали на замораживающем криостате срезы толщиной 5–8 мкм.

Кроме того, липаза в сычуге была определена биохимически методом Шлыгина (1954). Материалом служили глицериновые гомогенаты. Активность липазы вычисляли по формуле: $av/100 = x$ (усл. ед.), где a – количество разведений вытяжки в последней пробирке; v – предварительное разведение гомогената; $1/100$ – коэффициент для перевода в условные единицы.

Участие в белковом обмене определяли по наличию протеолитического фермента – пепсина, выявленного методом Ансена в модификации Черникова (1962). Материалом служили глицериновые гомогенаты. По результатам данных вычерчены графики.

ГЛАВА 3

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Сайгак – *Saiga tatarica* L.

Сайгак занесен в международную Красную Книгу, охраняется WWF. Имеет охранный статус вида на грани исчезновения. Это древнейшее, экзотическое животное – типичный обитатель аридной пустынно-степной зоны.

В Европе в настоящее время сохранился, в основном, на территории Калмыкии на равнинах с плотными глинистыми почвами и большим разнообразием, последовательно сменяющихся вегетирующих видов растений. Приспособившись к суровым экологическим условиям с сильными сезонными колебаниями кормовой базы, сайгаки ведут кочевой образ жизни, передвигаясь по сложившимся миграционным путям. Это обеспечивает равновесие системы «травоядное животное – растительность» и устойчивое существование всей экосистемы (Жирнов, 1982; Фадеев, Слудский, 1982; Абатуров, 1987). Сайгак избегает не только гор, но даже холмов и местности, пересеченной оврагами и долинами. Только во время снежных буранов в суровые зимы он изредка заходит в бугристые пески, поросшие кустарником, где ищет защиту от ледяных ветров. Привязанность сайгака к равнинам с плотными почвами определено древними приспособлениями к бегу иноходью. Такой тип бега позволяет сайгаку на ровной поверхности развивать скорость до 80 км/ч, но делает его беспомощным в пересеченной местности. На бегу сайгак не способен перепрыгнуть даже узкую придорожную

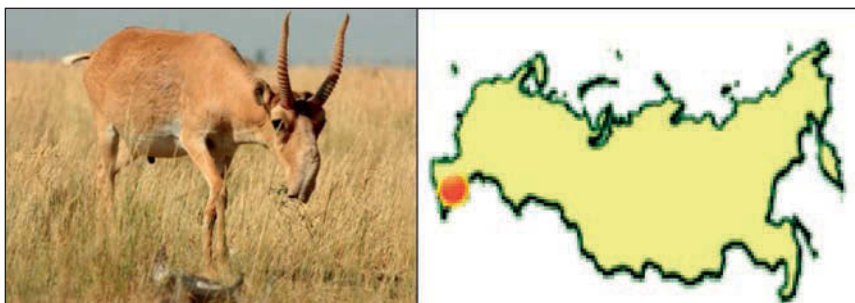


Рис. 1. Сайгак – *Saiga tatarica* L. Ареал обитания сайгака.