

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

МАДОНОВА СВЕТЛАНА ВИКТОРОВНА

**МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ГОЛОВНОГО
МОЗГА ЦЫПЛЯТ-БРОЙЛЕРОВ В ВОЗРАСТНОМ АСПЕКТЕ**

06.02.01 Диагностика болезней и терапия животных,
патология, онкология и морфология животных

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук

Научный руководитель:
Заслуженный деятель науки
Российской Федерации,
доктор ветеринарных наук,
профессор Дроздова Л.И.

Екатеринбург, 2015

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|----------|
| 1. Введение..... | 4 |
| 2. Обзор литературы | |
| 2.1. Морфология головного мозга птиц..... | 10 |
| 2.2. Морфофункциональная характеристика нейронов..... | 14 |
| 2.3. Глия и её характеристика..... | 19 |
| 2.4. Строение сосудов мозга | 22 |
| 2.5. Оболочки мозга..... | 28 |
| 2.6. Развитие головного мозга..... | 30 |
| 2.7. Гематоэнцефалический барьер..... | 33 |
| 3. Собственные исследования | |
| 3.1. Материалы и методы исследования..... | 36 |
| 3.2. Характеристика птицы кросса «Кобб-500»..... | 39 |
| 3.3. Морфология и морфометрия головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в суточном возрасте... .. | 40 |
| 3.4. Ультраструктура головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» суточного возраста..... | 54 |
| 3.5. Морфология и морфометрия головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 20-21 суток..... | 57 |
| 3.6. Ультраструктура головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 20-21 суток..... | 66 |
| 3.7. Морфология и морфометрия головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 36-40 суток..... | 70 |
| 3.8. Ультраструктура головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 36-40 суток..... | 80 |
| 4. Заключение | |
| 4.1. Обсуждение полученных результатов..... | 83 |
| 4.2. Выводы..... | 92 |

| | |
|---|------------|
| 4.3. Практические предложения и рекомендации..... | 94 |
| 5. Библиографический список..... | 95 |
| 6. Приложение..... | 116 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Птицеводство является наиболее скороспелой, наукоемкой, высокотехнологичной отраслью животноводства. Основная задача птицеводства в современных условиях - повышение продуктивности птицы и качества ее продукции для более полного удовлетворения потребностей населения в экологически безопасных и высококачественных продуктах питания. Концентрация и специализация птицеводческих предприятий выдвинула ряд новых зооветеринарных проблем, важнейшей из которых является взаимодействие птицы с окружающей средой (В.А. Агеев и соавт. 1984; В.М. Давыдов, 2004; Л.И. Дроздова, 2004 и др.). Чтобы интенсивное использование не нанесло вред организму птицы, и вследствие этого убыток производству и экономике, оно должно базироваться на знании морфологии, биологии и физиологии птицы. Организм птицы находится в постоянно меняющихся условиях среды (температура, световой режим, влажность, кормление и ветеринарные обработки) и реакция организма на эти изменения с возрастом будут неодинаковой (В.Л. Ермолаева, 1976; Б.Ф. Бессарабов; 1979, 1983, 2005, 2012; В.С. Буяров, 2004, 2009; С. Молоскин, 2001; В.И. Фисинин, 1989, 2007; В. Мельник, 2014).

Основной системой связывающей организм и внешнюю среду - является нервная система.

Нервная система – интегрирующая и регулирующая система. Элементы нервной системы пронизывают все органы и ткани организма, обеспечивая его целостность, функциональную взаимосвязь органов и взаимосвязь с внешней средой (И.В. Данилов, 1970). Нервную систему делят на центральную и периферическую. К центральной нервной системе относят головной и спинной мозг, к периферической – ганглии, нервы, нервные сплетения и нервные окончания. В связи с особенностями строения и функционирования нервную систему делят на: соматическую, которая иннервирует в основном скелет, мышцы,

кожу, а также осуществляет связи с внешней средой, и вегетативную, которая иннервирует внутренние органы, эндокринную и сердечно-сосудистую систему, регулирует обмен веществ в организме (С.Н. Оленев, 1987; Н.Г. Андреева, 1999,2003). Полноценное функционирование нервной системы, её морфологическая состоятельность в первую очередь обеспечивает здоровье всего организма (А.И. Карамян, 1976; Г.П. Мелехин,1977).

Нормальная работа головного мозга, а частности нейронов невозможна без адекватной работы, такой анатомо-физиологической структуры, как гематоэнцефалический барьер (ГЭБ). ГЭБ регулирует проникновение в центральную нервную систему веществ поступивших в кровь из вне или образовавшихся в самом организме, в том числе лекарств, способных повредить нервные клетки головного мозга.

Степень разработанности. Исследованием головного мозга различных птиц занимались многие, как отечественные ученые: Д.В. Бевзюк,1967; Л.С. Богословская, 1971, 1980,1981; Т.Г. Сазикова, 1975; Л.Н. Воронов, 1986, 1988, 1994, 1996, 1998, 2003, 2004, 2010,2012; Д.К. Обухов, 1996, 1999, 2001, 2010, 2012; А.С. Родимцев, 2004; Т.Б. Володичева, 2004; Н.В. Донкова, 2004; Н.В. Алексеева, 2008; И.Б. Солдатова, 2008; Сусленко С.А., 2009; Н.М. Табакова, 2010; А.Г. Шутенков, 2011; А.А. Самоаев, 2011; А.Е. Герасимов, 2012; В.Ю. Константинов, 2011, 2012, 2013; В.И. Дунай, 2007; А.Г. Анисимова, 2014, так и зарубежные исследователи: E.N. Craigi, 1930,1941; R. Pearson,1972; R.E. Connon, 1971; D.H. Cohen, 1974; P.M. Benett, 1985; P. Bredley, 1985; G. Rehkamper,1991; S. Kroner, 2002; A. Metzger, 2002. В доступной нам литературе мало данных об изучении морфологии и морфометрии головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте.

Исследованием морфологии и физиологии гематоэнцефалического барьера (ГЭБ) в норме и при различных патологиях занимались в основном медицинские ученые: Л.С. Штерн, 1967; Г.Н. Кассиль, 1963; Я.А. Росин,1977; М. Бредбери, 1983; Ю.А. Малашхия, 1986; П.А. Мотавкин, 1981, 1983, 1994, 2008; В.В.

Куприянов,1993; Ю.В. Погорелов, 2001; И.А. Рябухин, 2004; А.В. Котельников, 2004, 2005; Дж. Интерланди, 2013; Н. Wolburg, 1994, 2004; L.L. Rubin, 1999; N.J. Abbot, 2002, 2006; P. Ballabh, 2004; N. Weiss, 2009; F.L. Cordoso,2010. Также есть весьма ограниченное количество исследований морфологии ГЭБ у животных в норме и при воздействии различных агентов (О.В.Кочетова, 2010,2011, 2014, E.W. Dempsey, 1955; W.H. Oldendorf, 1977; R. Sedlacova, 1999, C.L.Willis,2004).

Данных о морфологии ГЭБ птиц в доступной нам литературе практически нет.

Цели и задачи исследования. Целью работы является изучение сравнительных морфологических и морфометрических показателей головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» и их гематоэнцефалического барьера в возрастном аспекте.

В соответствии с поставленной целью были определены следующие задачи:

1. Изучить морфологию и морфометрию головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте.
2. Выявить особенности морфологии головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» разного возраста.
3. Описать строение и особенности ультраструктуры гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте.

Научная новизна исследований

- Впервые описан гематоэнцефалический барьер у цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500». Выявлены возрастные изменения его структуры. Описаны особенности нейронно-сосудистых отношений.

- Установлена тенденция уменьшения количества сосудов на единицу площади ткани мозга, но увеличения площади занимаемой сосудами и их дифференцировки к концу технологического цикла.

- Выявлено уменьшение количества грушевидных клеток на единицу площади ткани мозжечка к концу технологического цикла.

- Показано пропорциональное уменьшение соотношения массы тела и массы головного мозга в процессе роста птицы.

Теоретическая и практическая значимость. Проведены сравнительные морфологические и морфометрические исследования головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте. Выявлены возрастные параметры весовой характеристики головного мозга цыплят-бройлеров разного возраста. Гистологическими электронно-микроскопическими методами исследования установлены особенности гематоэнцефалического барьера у цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500», возрастные особенности и изменения в процессе онтогенеза.

Ряд положений диссертации являются фундаментальными и могут быть использованы для написания монографий, учебных пособий и в учебном процессе на ветеринарных, биологических и зоотехнических специальностях.

Методология и методы исследования. Основным методологическим принципом для получения и анализа научной информации стало применение комплексного подхода в изучении головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500». Для достижения поставленной цели была изучена морфология, морфометрия и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в разные периоды технологического цикла.

Объектами стали клинически здоровые суточные цыплята-бройлеры кросса «Кобб-500», а так же цыплята-бройлеры этого же кросса в возрасте 20-21 суток и в 36-40 суток. Исследования проведены на кафедре анатомии и физиологии ФГБОУ ВО «Уральский государственный аграрный университет» в период с 2012 по 2015 гг.

Для выполнения поставленных задач использован комплекс визуальных, гистологических, морфометрических и электронно-микроскопических методов исследования с последующей статистической обработкой цифрового материала с использованием пакета программ LibreOffice.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Масса головного мозга в процессе роста и взросления птицы увеличивается, а соотношение массы тела и массы головного мозга пропорционально уменьшается.
2. Количество кровеносных сосудов на единицу площади ткани конечного мозга уменьшается в процессе роста птицы, но увеличивается площадь занимаемая сосудами и их дифференцировка.
3. В процессе роста птицы количество грушевидных клеток на единицу площади ткани мозжечка уменьшается.
4. Морфология и ультраструктура гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» совершенствуется в процессе роста и развития птицы.

Апробация работы. Материалы исследований по изучению головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» доложены и обсуждены на заседаниях Ученого совета факультета ветеринарной медицины и экспертизы Уральского ГАУ в 2012-2015 гг.

Материалы диссертации были представлены на Международной научно-практической конференции «Рациональное использование природных биологических ресурсов в сельском хозяйстве» (г. Екатеринбург, 22-23 мая 2014 г.), на 18-ой Международной научно-практической конференции по патологической анатомии (г. Москва, 20-25 октября 2014 г), а так же на Международной научно-практической конференции «Инновационное развитие аграрного производства в современных условиях» (г. Екатеринбург, 26–27 февраля 2015 года).

Основные результаты работы внедрены в учебный процесс на кафедре анатомии и физиологии Уральского ГАУ в курсе гистологии и патологической анатомии; кафедре анатомии и гистологии, терапии и фармакологии Алтайского ГАУ; кафедре анатомии, патологической анатомии и хирургии Красноярского ГАУ; кафедре общей патологии им. В.М.Коробова Московской академии ветеринарной медицины и биотехнологии; кафедре анатомии и физиологии «ГАУ Северного

Зауралья»; кафедре анатомии, патанатомии и гистологии Казанской академии ветеринарной медицины; в курсе «Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных» Казанского национального исследовательского технологического университета; кафедре анатомии и биологии Ижевской сельскохозяйственной академии; кафедре морфологии, патологии, фармации и незаразных болезней Башкирского ГАУ; кафедре анатомии и физиологии Костромской сельскохозяйственной академии; кафедре патологической анатомии и судебно-ветеринарной экспертизы Санкт-Петербургской академии ветеринарной экспертизы; кафедре морфологии и патологии животных Южно-Уральского ГАУ; в курсе нормальной физиологии Пермской сельскохозяйственной академии; кафедре морфологии, физиологии и ветеринарно-санитарной экспертизы Ивановской сельскохозяйственной академии.

Публикация результатов исследования. Основные положения диссертации опубликованы в 7 печатных работах. Из них 4 в изданиях рекомендуемых ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, обзора литературы, собственных исследований, обсуждения результатов, выводов, практических рекомендаций, списка используемой литературы и приложения.

Диссертация изложена на 130 страницах.

Библиографический список включает 214 источников, в том числе 60 зарубежных.

Имеется 3 - макрофотографии, 61 - микрофотография, 1 - таблица,
7 - диаграмм.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Морфология головного мозга птиц

Головной мозг птиц – encephalon, состоит из большого и ромбовидного мозга. Большой мозг делится на конечный, промежуточный, средний, а ромбовидный – на мозжечок и продолговатый мозг (И.В. Хрусталева, 2000; А.И. Акаевский, 2006; Г.С. Кочиш, 2005; А.Ф. Климов, 2011; В.И. Боев, 2014).

Конечный мозг – telencephalon – самый крупный отдел головного мозга, серовато-красного цвета; состоит из полушарий (hemispheria cerebri), разделённых срединной продольной щелью. Спереди и сбоку полушария сдавлены крупными глазными яблоками, в результате чего приобретают форму треугольника, основанием направленного назад, и состоят из плаща, обонятельного мозга, полосатых тел и базальных ганглиев.

Плащ тонким слоем покрывает полушария сверху. Поверхность плаща гладкая. Лишь параллельно продольной щели идёт не глубокая пологая борозда, отграничивая теменную долю от лобной и височной. Поперёк, отделяя лобную долю от височной, проходит боковая, или Сильвиева, борозда. Так же имеется небольшая складка, называемая валлекулой (vallecula). Эта складка отграничивает от основной части мозга особую структуру полушарий, не имеющую гомологов у рептилий и млекопитающих – дорсальное возвышение (Wulst). Мозг курицы характеризуется гипертрофией Wulst и смещением его в ростральные отделы полушарий (М.М. Курепина, 1981). У куриных, эти борозды и складки едва намечены. По гистологическому строению плащ птиц примитивнее, чем у млекопитающих. Наряду с новой корой, в состав плаща входит и старая кора (Е.К. Сепп, 1969; G.F. Striedter, 2005). По данным В.Ф. Вракина (1984) в коре птиц меньше слоёв нейронов и менее сложные переплетения нервных волокон. Здесь можно видеть 3-4 слоя: самый наружный – молекулярный слой: состоит в

основном из отростков нижележащих клеток, второй слой – слой мелких пирамид; третий – слой больших пирамид, четвёртый – слой полиморфных клеток. Нейроны второго и четвёртого слоёв ассоциативные. Большие пирамиды являются двигательными нейронами. По данным В.А. Гудина (2010) кора больших полушарий образована нейронами, расположенными в шесть слоев: молекулярный, малых пирамидных клеток, наружный и внутренний зернистый, больших пирамидных и полиморфных клеток. В исследованиях Ю.Ф. Юдичева (1999) указывается немного другой порядок расположения слоев: молекулярный, наружный зернистый, малых пирамидальных клеток, внутренний зернистый, больших пирамидальных и полиморфных клеток

Кроме коры, скопление нейронов встречается в виде подкорковых ядер. В сером веществе, кроме нейронов и безмиелиновых волокон, присутствует нейроглия. Белое вещество образовано миелиновыми волокнами и элементами нейроглии, здесь могут быть соединительнотканые прослойки, сопровождающие сосуды (И. Никулеску, 1963; К.П. Будко, 1985; D.A. Sholl, 1966).

Обонятельный мозг развит сравнительно слабо. К нему относятся обонятельные луковицы, обонятельные тракты грушевидные доли. Обонятельные луковицы выступают за пределы плаща с базальной стороны, к ним подходят обонятельные нервы. Остальные отделы анатомически слабо отделены от других участков конечного мозга. Основную массу ткани конечного мозга составляют полосатые тела – высший ассоциативный центр птиц, а также двигательный центр координированных движений (бег, полёт, плавание), безусловных рефлексов и регуляции мышечного тонуса. Между плащом, полосатым телом и базальным ганглием в каждом полушарии находится боковой желудочек. Полость его сильно сдавлена выступающим со дна базальным ганглием. Полушария связаны между собой проводящими путями, которые в отличие от млекопитающих не образуют истинного мозолистого тела, а имеют вид тонкой пластинки, состоящей из небольшого количества поперечных нервных пучков.

Промежуточный мозг – diencephalon – небольших размеров, находится позади конечного мозга, отделён от него поперечной щелью и сверху прикрыт полушариями. Составные части промежуточного мозга окружают щелевидный третий мозговой желудочек: сверху – надбугорье (эпиталамус), по бокам зрительные бугры (таламус), а снизу – подбугорье (гипоталамус). С боковыми желудочками третий желудочек связан межжелудочковым отверстием. В состав эпиталамуса входит сосудистая покрышка желудочка и нейроэндокринная железа – эпифиз.

Зрительные бугры у птиц не соединяются и развиты меньше, чем у млекопитающих. Состоят из большого количества ядер серого вещества, которые являются чувствительными центрами головного мозга и содержат проводящие пути в кору головного мозга. Гипоталамус образует основание промежуточного мозга. Это центр вегетативной деятельности, который содержит свыше 30 ядер серого вещества. От гипоталамуса вниз отходит воронка, к которой подвешена эндокринная железа – гипофиз. Щелевидное тело не развито. Впереди гипофиза к наружной поверхности гипоталамуса примыкает перекрёст зрительных нервов, из которого выходят зрительные тракты и направляются к среднему мозгу.

Средний мозг – mesencephalon - находится позади промежуточного мозга. Сверху он прикрыт полушариями, виден с базальной стороны мозга, а у куриных и с дорсальной стороны позади полушарий. Основную часть среднего мозга составляет двуххолмие (вместо четверохолмия, характерного для млекопитающих) - два зрительных холма, в которых заканчиваются зрительные тракты. С базальной стороны к двуххолмию примыкают ножки большого мозга. Между двуххолмием и ножками большого мозга имеется широкий мозговой (Сильвиев) водопровод, который соединяет третий и четвёртый мозговые желудочки.

В среднем мозге хорошо развиты участки, связанные со зрением и статикой и слабо связанные с обонянием. По важности он равен конечному мозгу. В нем имеется большое количество ядер серого вещества, в которых сосредоточены координационные, оптические, акустические и вестибулярные центры,

управление голосовым аппаратом, движениями тела, проходят афферентные и эфферентные проводящие пути, соединяющие большой мозг с ромбовидным и спинным мозгом. От среднего мозга отходят III и IV пары черепно-мозговых нервов (В.М. Селянский, 1986).

Мозжечок – *cerebellum* – у птиц чрезвычайно сильно развит. Расположен мозжечок позади среднего мозга и сверху продолговатого, спереди достигает полушарий большого мозга. Состоит из крупной средней части – тела, или червя, и небольших ушек, или клочков, отходящих по бокам от тела. Серое вещество располагается в нём поверхностно, образуя складчатую кору мозжечка, изрезанную поперечными бороздами; в глубине оно представлено ядрами. Белое вещество, проникая внутрь борозд, формирует «древо жизни». В центр мозжечка проникает четвёртый мозговой желудочек (В.Ф. Вракин, 1984; Ю.Ф. Юдичев, 1999). Гистологически в коре мозжечка различают три слоя: молекулярный, ганглиозный и зернистый. В ганглиозном слое находятся грушевидные клетки (Пуркинье), дендриты которых разветвляются в молекулярном слое, а аксоны формируют все эфферентные волокна мозжечка, выходящие за пределы коры и образующие проводящие пути белого вещества. Остальные нейроны коры мозжечка (корзинчатые, звездчатые, клетки-зёрна) являются ассоциативными. Их отростки, разветвляясь во всех трёх слоях, контактируют с грушевидными клетками, усиливая их афферентные, так и эфферентные сигналы. Со средним и продолговатым мозгом мозжечок соединен проводящими путями – ножками мозжечка, передними и задними парусами. Как центр координации движений и поддержания равновесия мозжечок соединён афферентными путями с вестибулярным аппаратом и другими органами чувств, с рецепторами кожи и скелетной мускулатурой, а эфферентными путями – с моторными нейронами черепно-мозговых нервов (А.Хэм и соавт., 1983)

Продолговатый мозг – *medulla oblongata* - самый задний участок головного мозга, колбообразной формы, лежит под мозжечком, является прямым продолжением ножек мозга. При переходе в спинной мозг сужается, особенно

заметно у гусиных (В.Ф. Лысов, 2003). Сверху в продолговатом мозге имеется ромбовидная ямка. Прикрытая мозжечком и его парусами, она становится четвёртым мозговым желудочком. С впереди лежащим третьим желудочком он соединен мозговым водопроводом, а каудально переходит в спинномозговой канал.

Серое вещество в продолговатом мозге представлено большим количеством ядер, от которых отходят черепно-мозговые нервы с V по XII пары. Белое вещество формирует проводящие пути, соединяющие вышележащие отделы со спинным мозгом. В продолговатом мозге осуществляется управление движениями, которые служат для приема, механической обработки и транспортировки пищи, дыхательным механизмом, сердцебиением, а также общей моторики тела, регулируемой через статоакустический аппарат (А.П. Стрельников, 1978; Ю.Т. Техвер, 1965).

2.2. Морфофункциональная характеристика нейронов

Нервные клетки многоклеточных животных характеризуются большим разнообразием своего строения, формы, размеров и ядерно-плазменных отношений (А.А. Заварзин, 1954; С. Куффлер и соавт., 1979; R.G. Northcutt, 1994). Тем не менее, всем нервным клеткам свойственен ряд общих типовых признаков организации. Они определяются общими функциональными задачами и сходными внутриклеточными механизмами, лежащими в основе функциональной деятельности нервных клеток. Одним из характерных внешних признаков нервных клеток является наличие у них отростков. В связи с этим в нейроне выделяют тело клетки с ядром и окружающей его цитоплазмой, так называемый перикарион, и отростки. У большинства нервных клеток отростки двух типов –

дендриты, по которым нервный импульс обычно распространяется к телу клеток, и нейрит, или аксон, по которому импульс распространяется от тела клетки. Аксон в терминальной части распадается на тонкие веточки, имеющие на концах утолщения – телодендрии (Ю.Г. Васильев, 2013). В зависимости от количества отростков нервные клетки делятся на мультиполярные, биполярные, псевдоуниполярные и униполярные (Н.А. Козлов, 2004).

По данным В.Л. Быкова (1999) наибольшее разнообразие по форме, размерам и количеству отростков обнаруживается в группе мультиполярных клеток. У позвоночных животных к ним относится большинство ассоциативных и эффекторных нейронов соматической и все нейроны вегетативной нервных систем. В эту группу попадают крупные нейроны типа двигательных клеток спинного мозга, клетки Пуркинье мозжечка и гигантские пирамидные клетки коры больших полушарий. Их общей особенностью является большая длина аксона. Количество, размеры и формы ветвления дендритов при этом весьма разнообразны (М.Ш. Аврущенко, 1981). Здесь наблюдаются и относительно короткие и маловетвящиеся дендриты двигательных клеток передних рогов спинного мозга, и дендриты с причудливым ветвлением, весьма характерным для клеток Пуркинье, и весьма своеобразные дендриты пирамидальных клеток коры больших полушарий. К мультиполярным клеткам относятся также клетки-зёрна в коре мозжечка, корзинчатые и звездчатые клетки и целый ряд других мелких ассоциативных клеточных элементов. Последние характеризуются относительно небольшими размерами перикариона, короткими дендритами и аксонами значительно меньшей длины по сравнению с двигательными нейронами спинного мозга. Таким образом, даже в пределах одной группы мультиполярных нейронов у позвоночных наблюдается весьма широкий диапазон ядерно-плазменных отношений (А. Хэм и соавт., 1983; А.Г. Гунин, 2005). В мелких ассоциативных нейронах они мало отличаются от обычных ядерно-плазматических отношений в других соматических клетках. В крупных нейронах с длинными аксонами или дендритами ядерно-плазматические отношения оказываются резко сдвинутыми в

сторону преобладания в клетках нейроплазмы. Биполярные нейроны представлены у позвоночных преимущественно специализированными рецепторными нервными клетками органа зрения и обоняния и некоторыми ассоциативными нейронами (Т.А. Студеникина и соавт., 2013). По данным Э.Г. Улумбекова и соавт. (1998): «Близки к чувствительным биполярным клеточным элементам псевдоуниполярные нервные клетки позвоночных животных. Для них характерно наличие одного длинного клеточного отростка, который затем Т-образно разветвляется, образуя длинный дендрит, уходящий на периферию, и относительно более короткий аксон, идущий в спинной мозг. В принципе мы имеем здесь дело с биполярной клеткой, часть тела которой преобразована в длинный клеточный вырост». Дендриты увеличивают общую площадь поверхности нервной клетки, предназначенную для восприятия сигналов. Для дендритов, зрелых мультиполярных нервных клеток, характерным является наличие на поверхности коротких выступов – шипиков, на которых образуются межнейронные синаптические контакты. Особенно большое количество шипиков имеют дендриты клеток Пуркинье в мозжечке и дендриты пирамидальных клеток в коре больших полушарий мозга.

Особую разновидность нейронов составляют относительно немногочисленные узкоспециализированные униполярные клетки. Они представлены амакриновыми нервными клетками. Амакриновые клетки имеются в разных отделах центральной нервной системы. Наибольшее распространение получают они в оптических нервных центрах (С.Л. Кузнецов и соавт., 2005).

Все структурные части нервной клетки покрыты плазматической мембраной, которая, поляризована (В.Б. Косткин и соавт., 1999). В цитоплазме дендритов имеется большое количество ориентированных продольно и расположенных на относительно одинаковом расстоянии друг от друга микротрубочек, а так же немногочисленные микрофиламенты и удлинённые митохондрии. Компоненты гранулярной эндоплазматической сети, как правило, встречаются в цитоплазме дендритных выпячиваний (Э.Г. Улумбеков и соавт., 1998). Перикарион (тело)

нервной клетки может иметь разные размеры (от 4 до 100 мкм и более) и различную форму: круглую (в спинномозговых ганглиях), пирамидальную (в коре больших полушарий мозга), грушевидную (в коре мозжечка), веретенообразную, звездчатую и др. Для большинства нейроцитов характерным является ядро, расположенное в центре перикариона (О.В. Александровская,1987).

Ядро в перикарионах крупных нервных клеток, как правило, имеет вид пузырька, в котором на фоне светлой кариоплазмы отчетливо выявляется очень плотное крупное ядрышко. Однако во многих мелких нервных клетках, например, в клетках – зернах коры мозжечка в ядре содержатся глыбки гетерохроматина и оно выглядит темным (В.Г. Елисеев и соавт.,1983). Большая часть хроматина такого ядра имеет диффузное состояние, что наряду с большим числом ядерных пор в оболочке ядра и большим количеством базофильных глыбок в цитоплазме свидетельствует о высокой интенсивности в нервных клетках белкового синтеза (В.И. Соколов и соавт.,2004).

Цитоплазма перикарионов нервных клеток содержит различные органеллы, необходимые и для поддержания жизнедеятельности самого нейрона, и для выполнения им своих функций.

При световой микроскопии срезов, окрашенных основными красителями (толлуидиновый синий, тионин, крезильный фиолетовый, метиленовый синий и др.) в цитоплазме перикарионов и цитоплазме дендритов обнаруживают разную по величине, форме и расположению характерную базофильную зернистость и глыбчатость. Особенно отчетливо такая глыбчатость выражена в перикарионах крупных двигательных нейроцитов спинного мозга, перикарионах нервных клеток узлового ганглия блуждающего нерва и других, в которых она может иметь форму базофильных пятен, разделенных менее базофильными и поэтому более светлыми участками цитоплазмы. Гистохимическими исследованиями установлено, что базофильные гранулы содержат большое количество рибонуклеиновой кислоты, а их электронно-микроскопическим эквивалентом являются сгруппированные и нередко расположенные параллельно и близко друг

к другу цистерны гранулярной эндоплазматической сети. Однако помимо упорядоченного расположения компонентов гранулярной эндоплазматической сети встречаются и небольшие беспорядочно расположенные группы цистерн или отдельные изолированные цистерны. Наружная поверхность мембран, ограничивающих цистерны, покрыта прикрепленными полисомами, которые между цистернами могут располагаться в свободном состоянии. Обилие в цитоплазме нервных клеток полисом, не прикрепленных к мембранам, а также большое количество цистерн гранулярной эндоплазматической сети характеризует их как клетки, имеющие большой уровень синтеза белков, предназначенных не только для внутриклеточного использования, но и как клетки с интенсивной секреторной активностью. Гранулярная эндоплазматическая сеть и свободные полисомы в аксонах отсутствуют, и поэтому синтез белка в них невозможен. В промежутках между элементами гранулярной эндоплазматической сети располагаются другие органеллы общего типа. Близко прилежащие друг к другу гладкие цистерны плазматического комплекса расположены, как правило, в околядерной зоне, где из таких цистерн сформированы изогнутые, протяженные и расширенные на концах комплексы, вблизи концов которых, находятся группы мелких пузырьков и вакуолей. Относительно равномерно по цитоплазме перикариона расположены мелкие, нередко овальные или вытянутые митохондрии, а также окруженные одиночной мембраной лизосомы, большая часть которых заполнена электронно-плотным содержимым (С.Л. Кузнецов и соавт., 2005).

Аксон специализирован для быстрого проведения на различные расстояния от тела нервной клетки к своим окончаниям нервных импульсов (потенциалов действия), которые передают информацию на следующие в цепи нервные или эффекторные клетки другой ткани – мышечные, эпителиальные и др.

От перикариона аксон начинается конусообразным выступом, называемым аксонным холмиком, в цитоплазме которого отсутствует базофильная зернистость. По этому признаку при световой микроскопии гистопрепаратов, окрашенных

основными красителями, аксонный холмик отличается от дендритных выступов. В проксимальном участке, по своей длине, аксон может отдавать коллатеральные ветви, которые, как правило, отходят от него под прямым углом. В своем конечном участке аксон нередко сильно ветвится и образует синаптические связи со многими последующими нейронами (Л.В. Крушинский, 1986).

Аксонный холмик и следующий за ним участок, не покрыты изолирующей оболочкой, называемой инициальным сегментом аксона, являются особыми, наиболее возбудимыми зонами в нервной клетке, так как в них генерируется потенциал действия – нервный импульс (В.Г. Скопичев и соавт.2003).

По данным А.А. Заварзина (1976) в нервных системах высших многоклеточных животных процессы репродукции дифференцированных нервных клеток стойко и необратимо блокированы.

2.3. Глия и её характеристика

Глиальные клетки обеспечивают деятельность нейронов, играя вспомогательную роль: опорную трофическую, электроизоляционную, барьерную, защитную (А.А. Заварзин, 1976).

Глия ЦНС:

- а) микроглия – происходит из промоноцитов;
- б) макроглия – происходит из глиобластов, сюда относятся астроглия, эпендимная глия и олигодендроглия.

Микроглия.

Микроглиоциты – мелкие клетки с продолговатым ядром и небольшим числом отростков. Они встречаются и в сером, и в белом веществе ЦНС. В соответствии со своим происхождением из промоноцитов, клетки глиии способны к фагоцитозу и выполняют роль глиальных макрофагов (С.Л. Кузнецов, 2005).

Различают три типа микроглии:

- Амебоидная микроглия – встречается в развивающемся мозге, до раннего постнатального периода включительно. Микроглиоциты способны к амебоидным движениям и активно фагоцитируют – например, фрагменты разрушающихся клеток.

Со временем они превращаются в следующий тип микроглии:

- Покоящаяся (или ветвистая) микроглия – содержится в сформировавшемся мозгу. Клетки имеют ветвящиеся отростки; фагоцитарная активность клеток – мала. Реактивная микроглия – образуется из покоящейся микроглии после травм мозга и вновь отличается высокой фагоцитарной активностью.

Астроглия.

Астроциты (астроглиоциты) имеют многочисленные отростки, идущие во все стороны, это придает клеткам звездчатую форму, чем и обусловлено их название. На концах многие отростки астроцитов имеют пластинчатые расширения (Y. Chen, 2003).

Толщина и длина отростков зависит от типа астроглии. По этому признаку астроглию подразделяют на 2 вида:

1. Протоплазматические астроциты: отростки – толстые и короткие. Такие клетки находятся преимущественно в сером веществе мозга.

2. Волокнистые астроциты: отростки – тонкие, длинные, слабоветвящиеся. Эти клетки в основном, в белом веществе мозга (хотя встречаются и в сером веществе).

Функция нейроглии:

- Поддерживающая сеть (опорная функция);
- Глиальные пограничные мембраны с капиллярами – важнейший элемент гематоэнцефалического барьера (барьерная функция);
- Содержат системы транспорта определенных веществ в нейроны, и, видимо из нейронов (транспортная функция и в том числе, нейротрофическая);

- Выделяют факторы роста нейронов – в период развития мозга и при регенерации нервной ткани (регуляторная функция); Участвуют в обмене медиаторов (обменная функция)(M. Nedergaard,2003, T. Takano ,2006).

Эпендимная глия

По данным Л.Г. Сентюровой (1998,2013,2014) эпендимоциты образуют эпендиму – ткань, которая выстилает спинномозговой канал и желудочки мозга, а также покрывает сосудистые сплетения желудочков.

Эпендима на большом своем протяжении является однослойной и состоит из клеток цилиндрической формы (В.Н. Гурин, 1991). В других же участках (III и IV желудочки мозга и соединяющий их водопровод) она может быть многослойной.

Под эпендимой находится белое вещество мозга. Эпендиму часто рассматривают как разновидность эпителия. Однако, в отличие от других видов эпителия эпендима во многих участках не имеет базальной мембраны и в эпендимоцитах нет кератиновых филаментов.

Ядра эпендимных глиоцитов – темные, удлиненные; ориентированы, в основном перпендикулярно к поверхности желудочка. На апикальной поверхности многих эпендимоцитов находятся микроворсинки и подвижные реснички (киноцилии). От базальной поверхности некоторых клеток отходят отростки. Подобные клетки называют таницитами. Между собой клетки эпендимы связаны, в основном, интердигитациями и нексусами.

Секреторной активностью обладает большинство эпендимоцитов. Но основную роль в образовании ликвора (цереброспинальной жидкости) играет эпендима, покрывающая сосудистые сплетения желудочков.

С помощью же ресничек эпендимоциты приводят ликвор в движение, препятствуя его застою в каком-либо желудочке или канале. В большинстве участков эпендимы между клетками нет плотных контактов, что позволяет ликвору проникать из желудочка в подлежащее белое вещество мозга.

В отличие от этого, эпендимоциты, покрывающие сосудистые сплетения желудочков, соединены плотными контактами, что тоже (как и отростки

астроцитов) создает гематоэнцефалический барьер, или в более узком понимании - ликворо-церебральный барьер (Г.Н. Кассиль, 1963).

Олигодендроглия.

Олигодендроциты (олигодендроглиоциты) – небольшие глиальные клетки с малым числом отростков. К тому же отростки короткие и мало ветвящиеся. Олигодендроциты ЦНС и периферические глиоциты подразделяются на:

- Клетки-сателлиты – окружают тела нейронов (в сером веществе ЦНС и нервных ганглиях), контролируя тем самым обмен веществ между нейронами и окружающей средой;

- Олигодендроциты нервных волокон – окружают отростки нейронов (в белом веществе ЦНС и в периферических нервах), образуя нервные волокна.

По существу, клетки обоих типов выполняют сходные функции: трофическую, барьерную и электроизоляционную (В.А. Отеллин, 2000).

2.4. Строение сосудов мозга

Эндотелиоциты капилляров головного мозга принципиально отличаются от эндотелиоцитов других органов и тканей организма (F. Joo, 1996; W.C. Aird, 2004). Именно им отводится одна из основных ролей в непосредственной регуляции проницаемости гематоэнцефалического барьера. Эндотелий сосудов одни авторы рассматривают как эпителиальную ткань мезенхимального (ангиодермального) происхождения. Другие видят его как ткань внутренней среды. Имеется мнение, согласно которому эндотелий выделяется как самостоятельная группа тканей, занимающая промежуточное положение. Доказательства, приводимые всеми авторами, имеют вескую основу. В пользу того, что эндотелий является видом однослойного эпителия, говорит следующее: эндотелий занимает пограничное

положение, лежит на базальной мембране, формирует пласты, клетки плотно прилегают друг другу, создавая многочисленные контакты. Но есть и особенности. В основе промежуточных филаментов эндотелия лежат не цитокератины (как в эпителиях), а виментины (как в тканях внутренней среды). Эндотелиоциты способны сквозь базальную мембрану проникать почти во все органы, мигрировать, формируя новые кровеносные сосуды (что совершенно не характерно для обычных, без признаков злокачественного опухолевого перерождения, эпителиев). Эндотелий сосудов мезенхимального происхождения имеет единые с фибробластами и клетками крови (тканями внутренней среды) клетки-предшественники. Наконец, факторы, стимулирующие ангиогенез, в основном совпадают с факторами, активирующими разрастание соединительной ткани (фактор роста фибробластов, тромбоцитарный фактор роста, интерлейкины). И все же по формальным морфологическим канонам принято считать эндотелий видом эпителиальной ткани (И.В. Ганнушкина, 1977).

Эндотелий – это обычно вытянутые в длину, плоские, весьма незначительной высоты клетки, форма которых гармонирует с основной функцией – транспортом веществ из крови в ткань. Примерно треть клетки занимает овальное ядро, его оболочка состоит из двух мембран и имеет поры.

В цитоплазме эндотелиальных клеток находятся органоиды, которые свойственны всем клеточным элементам; они концентрируются главным образом в области ядра и весьма редко встречаются в периферических, истонченных местах клетки (В.Н. Николаенко, 2008).

Хорошо развитый эндоплазматический ретикулум состоит из цистерн и канальцев, стенки которых образуют или гладкие, или шероховатые мембраны с прикрепленными рибосомами. Одиночные свободные рибосомы и полисомы рассеяны по всей цитоплазме клеток. Пластинчатый комплекс содержит многочисленные субмикроскопические вакуоли, небольшие пузырьки и уплощенные, параллельно расположенные цистерны. Иногда в зоне Гольджи отмечают наличие довольно крупных мультивезикулярных телец, которые

образуются как следствие поглощаемого клетками материала из окружающей среды. Разбросанные в цитоплазме клетки без особого порядка лизосомы представляют собой тела с диаметром от 0.3 до 2 мкм. Форма и величина митохондрий разнообразны, но чаще всего имеют вид вытянутых овалов и относительно правильных кругов в наибольшем диаметре 0.5-3 мкм. В плотном матриксе митохондрий заключены многочисленные кристы различной длины. Это говорит о большой энергоёмкости эндотелиоцитов (Л.Г. Воронин, 1979).

Сосудистому эндотелию принадлежит существенная регулирующая роль в процессах трансцеллюлярной проницаемости, одним из морфологических выражений которой являются пиноцитозные и плазмолеммальные пузырьки. Они имеют сферическую форму со светлым содержимым, ограниченным элементарной мембраной, и располагаются на люминальной, базальной поверхности и свободно в цитоплазме клетки (Р.А. Stewart, 2000). Известно что, церебральные эндотелиоциты отличаются минимальным количеством пиноцитарных пузырьков, что значительно ограничивает как трансцеллюлярный, так и парацеллюлярный транспорт воды и электролитов (J.Van Bree and A.de Boer, 1990; P.M. Friden, 1994; P.J. Robinson, 1994).

Сосудистый эндотелий функционирует не как совокупность отдельных клеток, как монослойный пласт, целостность которого обуславливает межклеточное соединение. Взаимоотношения между контактирующими поверхностями смежных артериальных клеток в артериях мозга отличаются большим разнообразием и динамичностью организации. Наиболее простым видом взаимосвязи соседних клеток является сопоставление или наложение периферических отростков противоположащими боковыми поверхностями друг на друга. Более сложные контакты образованы по типу одиночных или множественных инвагинаций одной клеточной поверхности в другую. Иногда межклеточные взаимоотношения строятся по типу интердигитирующих вставлений многочисленных цитоплазматических выростов смежных эндотелиальных клеток. В области соединения зачастую находятся краевые

заслонки или клапаны, образованные апикальной или реже базальной поверхностью концевых отделов цитоплазмы одной или обеих эндотелиальных клеток. Кроме этого встречается множество переходных форм, обусловленных меняющимися условиями функционирования артерий (П.А. Мотавкин, 1983; J. Fenstermacher, 1988). Так же используют понятия как плотные соединения (tight junctions) и контакты сцепления (adherens junctions).

Плотные соединения между эндотелиоцитами представляют собой физический барьер, ограничивающий транспорт через межклеточное пространство для большинства молекул и соединений, приводящий, таким образом, к транспорту веществ через цитоплазму клетки (J.M. Staddon, 1996; U. Kniesel, 2000).

Контакты сцепления обеспечивают адгезию эндотелиоцитов между собой, контактное торможение во время роста сосудов и при реваскуляризации, поддержание заряда клеток, а также участвуют в регуляции межклеточной проницаемости. Установлено, что плотные контакты и контакты сцепления могут быть структурно взаимосвязаны (Бассел, 2005; W.M. Pardridge, 2005). Известна функция эндотелия как ткани, выстилающей поверхность сосудов. Эндотелиоциты предотвращают свертывание крови за счёт отрицательного мембранного потенциала, особенностей гликокаликса внутренней (люминальной) поверхности. Эндотелиоциты выполняют не только покровную, антиагрегатную и барьерные функции. Они могут выполнять роль местного регулятора гомеостаза. Эндотелий вырабатывает факторы роста (фактор роста фибробластов, тромбоцитарный), простагландины и простациклины, интерферон и интерлейкины, оксид азота, эндотелины и другие биологически активные вещества. Эти вещества могут регулировать степень расширения сосудов и их проницаемость, регенераторные процессы в тканях (G.W. Goldstein, 1988; D. Ribatti, 2006).

Перициты. В дупликатурах (раздвоениях) базальной мембраны располагаются перициты (И.А. Рябухин и соавт., 2003; P. Dore-Duffy, 2008;

А. Armulik, 2010). Перициты, или клетки Руже, представляют собой удлиненные многоотростчатые клетки, расположенные вдоль длинной оси капилляра. Для цитоплазмы перицитов характерно наличие фибриллярных элементов и микропиноцитозных пузырьков, на мембранах которых выявляется АТФ-азная активность. Многочисленные отростки, охватывают капилляры и посткапиллярные венулы, контактируют с эндотелиальными клетками и аксонами симпатических нейронов. Они передают нервное возбуждение от нейрона эндотелиоцитам, что приводит к накоплению или потере клеткой жидкости (С.В. Лебедев и соавт., 2007). Это, в свою очередь, приводит к расширению или сужению сосудов. В настоящее время перициты считаются малодифференцированными клеточными элементами, участвующими в ангиогенезе, эндотелиальной пролиферации и в воспалительных реакциях. Они оказывают стабилизирующий эффект на новые сформировавшиеся сосуды и приостанавливают их рост. Образование перицитов и накопление внеклеточных матричных белков способствует окончательному развитию сосудов и переходу их в стабильное состояние. В случае отсутствия перицитов отмечается эндотелиальная гиперплазия, патологическая васкуляризация головного мозга и повышенная проницаемость ГЭБ (М. Komouchi, 2011; Т. Dalcara, 2011).

Средняя оболочка сосудов мозга. Материал, локализованный между эндотелием и средней оболочкой, имеет неоднородное строение и может быть разделен на три зоны. Узкая осмиофобная зона примыкает к основаниям эндотелиоцитов. Величина ее даже на протяжении одной клетки значительно варьирует. Вещество этой зоны имеет много общего с материалом, заполняющим межклеточные щели, но и дополнительно включает волокнистый элемент.

Довольно высокая электронная плотность следующей зоны обусловлена осмифильностью ее фибриллярного компонента. Волокна его, ориентируясь в самых разных направлениях, образуют мелкочаеистую сеть. У птиц здесь встречаются единичные коллагеновые волокна. Третью зону представляет эластическая мембрана, в которой сконцентрированы эластические волокна.

Эластическая мембрана – это светлое компактное образование, сформированное из микрофибрилл, ориентированных в аморфном материале продольно. Наличие в мембране многочисленных фенестр повышает ее эластические свойства и, помимо этого, позволяет цитоплазматическим отросткам эндотелиальных и гладких мышечных клеток проникать через эти дефекты (J.Y. Li, 2001).

Основным элементом средней оболочки артерий являются гладкомышечные клетки, которые располагаются по отношению к продольной оси сосуда под углом 20-25°. Мышечные клетки мозговых сосудов имеют веретенообразную форму. Ядра миоцитов бывают круглыми, овальными, палочковидными. Нередко на поверхности образуются множественные складки. Специальными метаплазматическими образованиями гладкомышечных клеток являются миофибриллы. Миофибриллы занимают большую часть цитоплазмы, не имеют строгой продольной ориентации, а находятся под некоторым углом к длинной оси клетки. Основу миофибрилл составляют сократительные белки: из актина строятся тонкие, и миозина толстые филаменты. Мышечные клетки артерий головного мозга заключены в базальную мембрану. Известно, что миоциты средней оболочки артерий образуют единый сократительный аппарат, функциональные связи в котором осуществляются в значительной степени через многочисленные межклеточные контакты. Тесные взаимоотношения между клеточными элементами наблюдаются как внутри одного слоя, так и между слоями. Пространство между мышечными слоями заполняют коллагеновые и в меньшей степени эластические волокна. Последние, располагаются параллельно длинной оси артерии, а коллагеновые волокна, кроме этого, проходят ещё и перпендикулярно этой оси. Подобные взаимоотношения между волокнистыми элементами соединительной ткани и гладкой мышечными клетками, ориентированными в артериях головного мозга по спирали, позволяют сосудам сокращаться, даже если давление внутри них высокое (И.В. Алмазов, 1978).

Наружная оболочка сосудов мозга. Наружная оболочка сосудов включает многочисленные фибриллярные и клеточные элементы, погруженные в основное

вещество. Ее толщина увеличивается пропорционально диаметру сосуда. Свободный край оболочки образован фибробластами, которые, контактируя друг с другом образуют замкнутое кольцо. У птиц фибробласты располагаются 2-3 слоя. Фибробласты чаще всего имеют веретенообразную форму и обладают довольно длинными истонченными отростками, которые пересекают адвентицию сосудов вплоть до средней оболочки. Сравнительно крупные ядра этих клеток имеют неправильную или округлую форму, митохондрии и эндоплазматический ретикулум равномерно распределены по всей цитоплазме. Элементы аппарата Гольджи сконцентрированы преимущественно в околядерной зоне, хотя на периферии они встречаются не менее часто. Фибробласты имеют микронити, образованные из белков типа актина и миозина (И.В. Ганнушкина, 1977; J. Ctrvos-Navarro, 1988).

Иннервация сосудистой стенки.

Согласно исследованиям П.А. Мотавкина (2008) иннервация сосудистой стенки происходит с помощью нейромышечного, нейропаркринного, эндотелиозависимого механизмов регуляции.

2.5. Оболочки мозга

Головной и спинной мозг надёжно защищены костными структурами – костями черепа и костными элементами позвонков, участвующими в образовании спинномозгового канала. Кроме того, органы центральной нервной системы окружены тремя мозговыми оболочками.

Наружная – твердая мозговая оболочка, самая прочная, непосредственно прилежит к костям и служит здесь своеобразной надкостницей. В некоторых местах: вдоль швов, на гребнях костей, вокруг отверстий. От этой оболочки отходят волокнистые прослойки, отделяющие затылочные доли больших

полушарий от мозжечка. По линии прикрепления коллагеновых волокон этих прослоек расположены венозные синусы.

Твёрдая мозговая оболочка – *dura mater spinalis* – состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, содержащей сети эластических волокон. В позвоночном канале эта оболочка отделена от надкостницы эпидуральным пространством, в котором находятся элементы рыхлой соединительной и белой жировой ткани, обеспечивающие оболочке некоторую подвижность.

Следующая оболочка - паутинная – *arachnoidea spinalis* – состоит из компонентов рыхлой соединительной ткани, из которой сформированы эластические сети. Между твердой и паутинной оболочками находится очень узкое субдуральное пространство, в котором содержится некоторое количество цереброспинальной жидкости (ликвора). Особые выросты паутинной оболочки – грануляции внедряются в полость венозных синусов через пластинку твердой мозговой оболочки и участвуют в фильтрации ликвора в венозное русло. Ликвор играет важную роль в гомеостазе центральной нервной системы. Ликвор образуется в сосудистых сплетениях, эпендиме и мозговой паренхиме. Основным путем образования ЦСЖ является её секреция сосудистыми сплетениями желудочков головного мозга (Л.Г. Сентюрова, 1998). В первую очередь ликвор, можно рассматривать как водную подушку для головного и спинного мозга, выполняющую механическую защиту. Он уравнивает внутреннее давление и кровенаполнение мозга, что способствует нормальному функционированию артериальной и венозной систем.

Ликвор является средой для обмена веществ между мозгом и кровью и носителем питательных веществ от хориоидальных кровеносных сосудов к нервным клеткам. Как и капилляры мозга, ликвор является местом выделения и удаления ряда конечных продуктов метаболизма мозговой ткани. Это связано с отсутствием в мозге собственной лимфатической системы, через которую эти метаболиты удаляются в других органах. После выделения в ликвор, продукты

метаболизма удаляются через сосудистые сплетения в арахноидальные ворсинки (Е.М. Цветанова, 1986; М. Papadopoulos, 2004).

Паутинная оболочка выстлана тонким слоем уплощенных эпителиоморфных клеток и отделена от ниже лежащей мягкой мозговой оболочки узким подпаутинным (субарахноидальным) пространством, заполненное, так же и субдуральное, ликвором.

Мягкая мозговая оболочка – *pia mater spinalis* – прилежит непосредственно к мозговой ткани, состоит из компонентов рыхлой соединительной ткани. В этой оболочке разветвляются артериальные сосуды артериальные сосуды, питающие мозг, и содержатся нервные волокна. От ткани мозга мягкую оболочку отграничивает краевая глиальная мембрана, образованная несколькими слоями отростков астроцитов. Мягкая мозговая оболочка также выстлана эпителиоморфными клетками. С паутинной оболочкой мягкая оболочка связана сетью перекладин из пучков коллагеновых и эластических волокон. Эпителий, выстилающий мозговые оболочки, называют менинготелий, а сами оболочки – менингами (Н.Г.Андреева,2003; D. Courthey,2012).

2.6. Развитие головного мозга

Нервная система развивается из элементов наружного зародышевого листка – эктодермы. Начальный этап развития нервной системы состоит в том, что на дорсальной стороне зародыша обособляется участок эктодермы – нервная пластинка, элементы которой интенсивно размножаются и дифференцируются, превращаясь в узкие цилиндрические нейроэпителиальные клетки, отличные от соседних клеток покровного эпителия. В результате интенсивного деления и неравномерного роста нейроэпителия происходит его инвагинация с последующим формированием нервной трубки. В этой стадии развития в ней

можно выделить три слоя: внутренний – эпендимный, средний – мантийный, клеточный состав которого пополняется как за счет митотического деления собственных клеток, так и путем перемещения их из внутреннего эпендимного слоя, наружный слой – краевая вуаль. Последний слой образован отростками двух предыдущих слоев. В дальнейшем клетки внутреннего слоя превращаются в цилиндрические (эпендимные) глиальные клетки. Клеточные элементы мантийного слоя дифференцируются в двух направлениях. Из них возникают нейробласты, которые постепенно превращаются в зрелые нервные клетки, и спонгиобласты, дающие начало различным видам клеток нейроглии (астроцитам и олигодендроцитам) (Е.К. Сепп, 1969; S. Venetjee, 2007). Нейробласты и нейроны в период эмбрионального развития нервной системы делятся митозом. Нейроны являются несменяемой клеточной популяцией. Свойственна только физиологическая регенерация, заключающаяся в непрерывной смене структурных белков цитоплазмы.

Замыкание нервной трубки начинается в середине зародыша, затем процесс распространяется к концам эмбриона, где некоторое время остаются незамкнутыми отверстия – передний и задний нейропоры. Ещё на стадии замыкания нейропор начинается ростокаудальная дифференцировка нервной трубки зародыша. Передний конец трубки значительно расширяется, боковые стенки утолщаются, образуя зачатки мозговых пузырей. Лежащий краниально, пузырь образует первичный передний мозг, средний пузырь – первичный средний мозг, а из третьего пузыря, который переходит в закладку спинного мозга, развивается первичный задний мозг. Вскоре первый и третий мозговые пузыри с помощью борозд-сужений разделяются, образуя каждый по два вторичных мозговых пузыря. Эта стадия развития головного мозга получила название стадии пяти мозговых пузырей. Самым ростральным отделом нервной трубки становится конечный мозг. Каудальнее располагается промежуточный мозг, за которым следует средний мозг. Первичный задний мозг разделяется на вторичный задний мозг и продолговатый. После формирования мозговых пузырей в нервной системе

начинаются сложные процессы внутренней дифференцировки и роста. Уже на ранних этапах развития зародыша нервная трубка на значительном протяжении разделяется проходящей по вентрикулярной поверхности пограничной бороздой на два отдела: дорсальный – крыловидная пластинка и вентральный – базальная пластинка.

Участки мозга, развивающиеся из крыловидной пластинки, содержат сенсорные ядра, из базальной – моторные и вегетативные; роstralная часть не содержит базальной пластинки, целиком происходит из крыловидной. Отделы головного мозга, содержащие производные обеих пластинок – средний, задний, продолговатый, часто объединяют названием «ствол мозга» (А.С. Пуликов и соавт., 2006).

Важным элементом кровеносной системы являются сосудистые сплетения мозговых желудочков. Закладка сосудистых сплетений головного мозга у птиц появляется на 2 день эмбриогенеза. Сначала образуются сплетения четвертого желудочка в виде складки эпендимы и зародышевой мезенхимы. Сосудистые сплетения боковых желудочков закладываются лишь на 7-й день. Причем эпителий многорядный. Другой особенностью является наличие эпителиальных почек (зон размножения эпителия) и очагов скопления клеток в эпителиальном пласте в боковом желудочке. Мезенхима содержит многочисленные тупоначинающиеся протокапилляры. Лишь на 9-й день наблюдаются сосудистые сплетения третьего желудочка. На третьей неделе эмбриогенеза происходит физиологическая атрофия зародышевой мезенхимы. После вылупления сосудистые сплетения продолжают морфофункциональную дифференцировку, но сохраняется заметная гетерохрония созревания разных желудочков (Л.Г. Сентюрова, 1998).

2.7. Гематоэнцефалический барьер

Гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) – высокоорганизованная морфофункциональная система, включающая церебральные эндотелиоциты и комплекс поддерживающих структур: базальную мембрану, перициты и астроциты (J.M. Lefauconnier, 1989; В.П. Чехонин и соавт., 2012). За редким исключением ГЭБ хорошо развит во всех сосудах церебрального микроциркуляторного русла диаметром менее 100 мкм. Эти сосуды включающие в себя собственно капилляры, а также пре- и посткапилляры, объединяются в понятие микрососуды. ГЭБ выполняет барьерную, метаболическую, транспортную, иммунную и нейросекреторную функцию, без которых невозможно нормальное функционирование ЦНС (A.D. Moorandian, 1988, В.С. Лычко и соавт., 2012,2014).

Наличие ГЭБ впервые постулировано Паулем Эрлихом в 1885 году. Им было замечено, что некоторые вещества при их внутривенном введении относительно равномерно распределялись в периферических тканях, но не обнаруживались в ткани мозга. Позже, в 1909 году, Гольдман показал, что после внутривенного введения трипанового синего, периферические ткани прокрашивались, а ткань мозга – нет. Этим было подтверждено наличие труднопреодолимого барьера, отделяющего ткань головного мозга от остальных тканей организма. От опытов Эрлиха – Гольдмана до современных представлений о мозговом барьере наука прошла длинный и тернистый путь. В начале двадцатых годов XX столетия фундаментальные работы академика Л.С. Штерн и ее сотрудников Я.А. Росин, Г.Н. Кассиль, С.Р. Зубкова, Г.С. Юньев, Б.Н. Тарусов, С.Я. Рапопорт. заложили учение о гематоэнцефалическом (крово-мозговом) барьере.

В настоящее время обоснована морфологическая организация ГЭБ, включающая три уровня клеточных систем: первый – это двухмембранный слой эндотелиоцитов, второй – базальная мембрана, имеющая в своём составе перициты и фибриллярные компоненты, и третий – астроцитарная муфта (из

отростков астроцитов), покрывающая 90% поверхности барьера. Строение ГЭБ одинаково практически во всех отделах головного мозга, за исключением гипоталамо-гипофизарной области (Д.В. Блинов, 2011,2013).

Основу барьера составляют капилляры головного мозг. Так для эндотелиоцитов, входящих в состав нейроваскулярной единицы, характерно: повышенное содержание митохондрий, отсутствие фенестраций капилляров, высокая трансэндотелиальная электрическая устойчивость, минимальная пинацитозная активность, наличие, что с плотных контактов, что значительно ограничивает парацеллюлярную проницаемость. К функции перицитов относится поддержание тонуса базальной мембраны, осуществление сократительной функции, а также опосредованное влияние на регенерацию эндотелия ГЭБ через секрецию трансформирующего фактора роста. Астроциты принимают активное участие в активном транспорте ряда ионов, иммунном ответе мозга, стимуляции синтеза миелина и регуляции обмена нейромедиаторов. Считается, что именно астроглия обеспечивает сохранение фенотипа ГЭБ и способствует регенерации эндотелия.

Ранее общепринятым постулатом являлось то, что нейроны не находятся в непосредственном контакте с эндотелиоцитами, в качестве «посредников» выступают астроциты, обеспечивающие трофику и метаболизм нейронов. Однако, по недавним сообщениям ряда исследователей, аксоны нейронов все-таки могут иметь непосредственный контакт с базальной мембраной (D.J. Begley с соавт., 2000; F.L. Cardoso с соавт., 2010).

Повреждение ГЭБ при различных заболеваниях широко освещено как в отечественной литературе: И.А. Беляева и соавт.,1994; В.Б. Писарев и соавт., 2006; В.В. Лебедев, 2006; В.Н. Ильичева,2013; А.С. Балканов и соавт., 2014, так и в зарубежной литературе: А. Hirano, 1994; J.D. Chaudhuri, 2000; Л.Н. Новиков, 2009; М. Kubera, 2011; С.И. Терышный,2012. Большое количество авторов посвятили свои исследования транспорту различных веществ через ГЭБ: А.Р. Dick, 1997; D.J. Begley, 2000; P.R. Losman, 2002; И.А. Рябухин,2004; Басел, 2005;

С.В. Лебедев, 2007. При всём многообразии болезней, состояний и синдромов, этиология повреждения ГЭБ сводится к трём основным видам:

1. Повреждение мембранных структур клеток, формирующих ГЭБ в результате гипоксии-ишемии. Оно характеризуется расширением «плотных контактов», отеком и набуханием астроцитарных отростков. Такой механизм имеет нарушение резистентности ГЭБ при острых нарушениях мозгового кровообращения и других патологических состояниях, которые характеризуются выраженными нарушениями гомеостаза.

2. Повреждение мембранных структур вследствие воздействия каких-либо экзо- и эндогенных токсинов.

3. Механическое разрушение структур, образующих ГЭБ травматического генеза. Такой тип нарушения проницаемости ГЭБ доминирует при тяжёлых черепно-мозговых травмах, инвазионно растущих опухолях мозга.

На практике почти никогда нарушение резистентности ГЭБ не вызвано только одним видом повреждения из перечисленных выше. Повреждение одного вида, локализующееся в какой-либо части мозга почти всегда является причиной другого вида повреждений близлежащих структур. Таким образом, в основе этиологии нарушения резистентности ГЭБ часто лежат несколько видов повреждения, хотя и при доминировании одного из них. Независимо от этиологии, нарушение резистентности ГЭБ происходит путём реализации следующих факторов: открытие плотных контактов, увеличение пиноцитоза, уменьшение ригидности мембран, формирование так называемых пор в мембранах, нарушение функционирования транспортных систем, нарушение целостности базальной мембраны.

Обобщая и анализируя данные доступной литературы можно заключить, что имеющиеся сведения о морфологии головного мозга птиц не отражены в возрастном аспекте. Более глубокие исследования по морфологии головного мозга проведены учеными медицинской и биологической науки.

Это и предопределило цели и задачи нашего исследования.

СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Материалы и методы исследования

Исследования проведены на кафедре анатомии и физиологии ФГБОУ ВО «Уральского государственного аграрного университета» и на птицефабриках Свердловской области в 2012-2015 годах.

Выполненная работа является одним из разделов научно-исследовательской тематики кафедры анатомии и физиологии ФГБОУ ВО «Уральского ГАУ» «Морфология гистогематических барьеров в норме и при разных видах воздействия на организм животных в экологических условиях Урала», № государственной регистрации 01.200.208.408.

Целью работы являлось изучение морфологии и морфометрии головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте, а так же изучение особенностей строения гематоэнцефалического барьера у этого вида птицы.

Объектом исследования были клинически здоровые цыплята-бройлеры кросса «Кобб-500» разного возраста. Кормление цыплят-бройлеров и условия их содержания соответствовали зоогигиеническим нормам и требованиям. Головной мозг был взят при убое у цыплят-бройлеров в три периода: первый период - суточные цыплята, второй период - 20-21, третий период - 36-40 суток.

В работе были использованы визуальные, патологоанатомические, гистологические, морфометрические, статистические и электронно-микроскопические методы исследования.

Птицу взвешивали, подвергали декапитации с последующим патологоанатомическим вскрытием. Отдельно взвешивали голову и головной мозг. Для взвешивания использованы электронные весы марки НВ-300М, 300*0,005г, завод N010. Материал для гистологических исследований фиксировали в 3%, 5% и 10 % -ном растворе нейтрального формалина (рН 7,2-7,4) на фосфатном буфере (фирма Биовитрум, г. Санкт-Петербург) и 96%-ном этиловом спирте. Кусочки

заливали в парафин и готовили серийные срезы, которые окрашивали гематоксилином и эозином для обзорного изучения ткани головного мозга, по Ван-Гизону для выявления соединительнотканых элементов, по Нисслию для изучения нейронов и клеток глии. В дальнейшем приготовленные препараты были исследованы на микроскопе «Leica» с последующим фотографированием. Для электронно-микроскопических исследований материал вырезали бритвенным лезвием в виде пластинки толщиной 0,1 см и помещали в предварительно очищенный 2,5 % раствор глутаральдегида. В этом растворе пластинки разрезали на кусочки величиной 0,1мм³ и фиксировали в другой порции этого раствора в течение 4-6 часов. Далее кусочки отмывали в фосфатном буфере и обрабатывали осмиевым фиксатором в течение 1,5 -2 часов при t +4°C. В качестве заливочных сред использовали эпон и аралдит идентичных фирм. Срезы готовили на микротоме LKB-III и просматривали в электронном микроскопе «Morgagni 268».

Для исследования взят материал из конечного мозга и мозжечка.

Для морфометрических исследований использовали программу анализа изображений Image Score Color версия М. Измерение площади занимаемой сосудами, их количества, а также количества грушевидных клеток в ткани проводили в поле зрения микроскопа «Leica» при увеличении ок.10×об.40.

Основные элементы вариационной статистики среднеарифметическая (M), среднеарифметическая ошибка ($\pm m$), которая указывает насколько истинная средняя величина не совпадает с найденной средней. На основании этих элементов вычисляли достоверность различий (P) по критерию Стьюдента. Достоверными считаются различия при $P \leq 0,05$ (Г.Г. Автандилов, 1990).

Обработку полученных данных и оформление результатов осуществляли на персональном компьютере при помощи пакета LibreOffice. Статистическую обработку проводили на персональном компьютере с использованием программы LibreOffice Calc.

Приведенные в тексте анатомические и гистологические термины соответствуют международным и медицинским номенклатурам (В.В.Семченко, Р.П. Самусев и соавт., 1999)

Результаты морфометрических исследований по массе птицы, массе головы и массе головного мозга и процентного соотношении массы головного мозга к массе тела приведены в таблице 1.

Таблица 1. Средние показатели массы тела, головы и головного мозга птицы разного возраста.

| Возраст (сут) | Количество (шт) | Масса тела (г) (M±m) | Масса головы (г) (M±m) | Масса головного мозга (г) (M±m) | Процентное отношение массы головного мозга к массе тела (%) |
|----------------------|------------------------|-----------------------------|-------------------------------|--|--|
| 1 | 30 | 37,52±1,66* | 4,88±0,24* | 0,88±0,03* | 2,35* |
| 20-21 | 30 | 726,78±30,66* | 17,35±0,51* | 1,90±0,04* | 0,26* |
| 36-40 | 30 | 2004,43±75,21 * | 42,95±1,51* | 2,95±0,10* | 0,15* |

*Примечание: $P \leq 0,05$

3.2. Характеристика птицы кросса «Кобб-500»

Согласно Руководству по содержанию и выращиванию бройлеров «Кобб» (2008) порода цыплят-бройлеров "Кобб-500» относится к типу мясных пород. Особое внимание при селекции уделено большому выходу белого мяса за минимальный срок.

Ключевая особенность бройлеров кросса «Кобб-500» - жёлтая кожа тушки. Эта особенность заложена генетически, и не требует применение каких-либо подкормок для пигментирования кожи. Этот оттенок сохраняется на протяжении всей жизни птицы. И после удаления перьев тушка сохранит желтоватый оттенок. Оперение у этих бройлеров белое. Еще одним отличительным признаком этих бройлеров являются крупные и сильные ноги, а так же широкая грудка. Гребешки и мочки и у курочек, и у петушков имеют здоровый ярко-красный цвет.

Для бройлерный кросса «Кобб-500» характерен короткий срок откорма. Оптимальный период забоя с 35 до 42 дней. Цыплята отличаются хорошими характеристиками выживаемости – до возраста убоя доживает 96 % особей.

Также отмечается хороший показатель скорости роста этих цыплят – они опережают всех своих конкурентов, поэтому себестоимость мяса становится относительно низкой. Они имеют отличные показатели конверсии корма, так коэффициент конверсии корма составляет в среднем 1,667.

Помимо всех достоинств, перечисленных выше, к плюсам этого кросса однородность в стаде, то есть вся птица из одного выводка имеет практически одинаковый рост и вес. Это важно при промышленной переработке птицы. Уровень однородности составляет 64,85 %.

Выход яйца в кроссе «Кобб-500» (за 65 недель учета) в среднем составляет 162,2 шт, выход инкубационного яйца - 157,4 шт., а выход цыплят — 131,2 шт.

3.3. Морфология и морфометрия головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в суточном возрасте

Исследования нервной системы, и в частности головного мозга, позволяет получить ценный материал, необходимый для изучения организма в целом и его реакции на различные воздействия окружающей среды. Головной мозг суточных цыплят, после вскрытия черепной коробки, подвергали визуальному осмотру и после извлечения взвешивали. Масса головного мозга в среднем составила $0,88 \pm 0,03$ г, что соответствует 2,35 % от массы тела цыпленка-бройлера. Мозг имел правильную конфигурацию и мягковатую консистенцию. Сосуды мозговых оболочек умеренно кровенаполнены (рисунок 1).

При гистологическом исследовании срезов головного мозга суточных цыплят, окрашенных гематоксилином и эозином, было выявлено: В коре больших полушарий конечного мозга слои располагаются в следующем порядке: молекулярный, наружный зернистый, слой малых пирамидальных клеток, внутренний зернистый, слой больших пирамидальных и слой полиморфных клеток (рисунок 2). При более детальном рассмотрении строения клеток, можно отметить разнообразие их формы и размеров. Внутри клетки хорошо просматривается как ядро, так и ядрышко (рисунки 3; 4). В ткани мозга имеется большое количество сосудов разного калибра (рисунок 5). Так в поле зрения мы насчитали в среднем $6,13 \pm 1,28$ сосудов, вокруг некоторых из них отмечен периваскулярный отек (рисунки 6; 7). Средняя площадь занимаемая сосудами в поле зрения составила $15204 \pm 8740,54$ мкм².

В конечном мозге между клетками головного мозга и тканевыми элементами находится большое количество вакуолей с жидкостью (рисунок 8). Вследствие этого, нейроны оказываются окруженными вакуолями и в перичеселлюлярном пространстве также можно было наблюдать отек (рисунок 9).

При более детальном изучении кровеносных сосудов, отмечено, что стенки сосудов, в зависимости от их назначения, имеют различное морфологическое строение. В прекапиллярах и капиллярах просматривается лишь тонкая, не делящаяся на слои стенка. Клетки крови располагаются в просвете сосуда в один ряд. В сосудах среднего и крупного калибра достаточно хорошо просматриваются все слои – интима, медиа и адвентиция. Интима представлена эндотелиоцитами, плотно прилегающими друг к другу и располагающимися в один ряд (рисунок 10). Медиа развита в той или иной степени, в зависимости от назначения сосуда. В сосудах артериального типа мышечная оболочка хорошо развита (рисунок 11), а в венозных сосудах эта оболочка относительно тонкая (рисунок 12). Адвентиция, представленная рыхлой соединительной тканью, расположена тонким слоем и имеет место только в крупных сосудах. При гистологическом исследовании коры мозжечка выделены следующие слои клеток: наружный – молекулярный, затем ганглиозный и зернистый (рисунок 13). В ганглиозном слое располагаются грушевидные клетки Пуркинье. Они имеют характерную вытянутую форму, с большим количеством отростков, которые формируют густую сеть пронизывающую всю толщу молекулярного слоя. Клетки располагаются в один ряд и близко прилегают друг к другу. При подсчете клеток Пуркинье их количество составило в среднем $34,93 \pm 1,44$ клетки на единицу площади ткани мозжечка. В цитоплазме клеток Пуркинье просматриваются глыбки тигроидного вещества, а также некоторые органеллы, например ядро с ядрышком (рисунок 14). В молекулярном слое располагаются мелкие одиночные клетки, отростки грушевидных клеток и мелкие сосуды (рисунок 15). В зернистом слое большое количество клеток-зёрен, между которыми просматриваются кровеносные сосуды разного калибра (рисунки 16; 17). Под корой располагается белое вещество, представленное волокнами из отростков нервных клеток и клетками глии (рисунок 18). В ткани мозжечка, так же как и в конечном мозге, можно было наблюдать вакуолизацию ткани, но вакуоли в основном находятся на границе зернистого и ганглиозного слоёв (рисунок 19).

Ткань мозжечка пронизана значительным количеством кровеносных сосудов, что свидетельствует о хорошем ее кровоснабжении. Кровеносные сосуды имеются во всех слоях коры и в белом веществе. Выявлены сосуды разного диаметра и назначения. Диаметр сосудов венозного типа крупнее, мышечная оболочка в них не развита (рисунки 20; 21; 22).



Рисунок 1. Макропрепарат головного мозга суточного цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500».

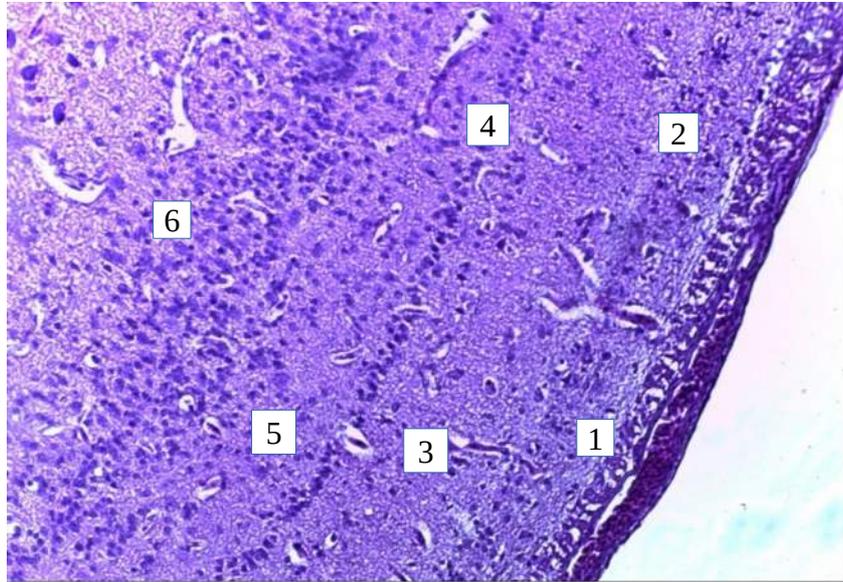


Рисунок 2. Расположение слоев (citoархитектоника) в коре больших полушарий конечного мозга суточного цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500»:

1-молекулярный слой, 2-наружный зернистый слой, 3-слой малых пирамидальных клеток, 4-внутренний зернистый слой, 5- слой больших пирамидальных клеток, 6- слой полиморфных клеток.

Окраска гематоксилином и эозином. Ув . $\times 200$.

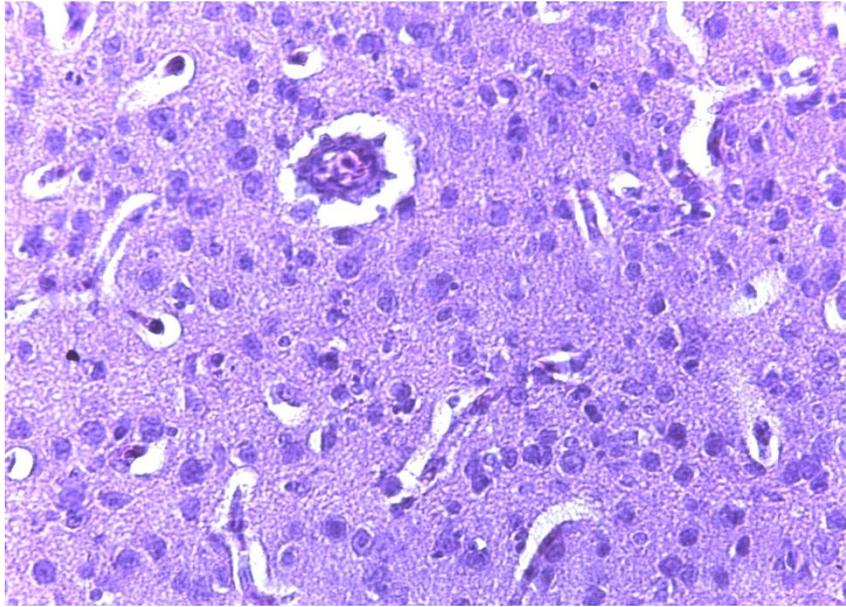


Рисунок 3. Полиморфизм нервных клеток в ткани конечного мозга суточного цыпленка-бройлера . Окраска гематоксилином и эозином.

Ув . ×400.

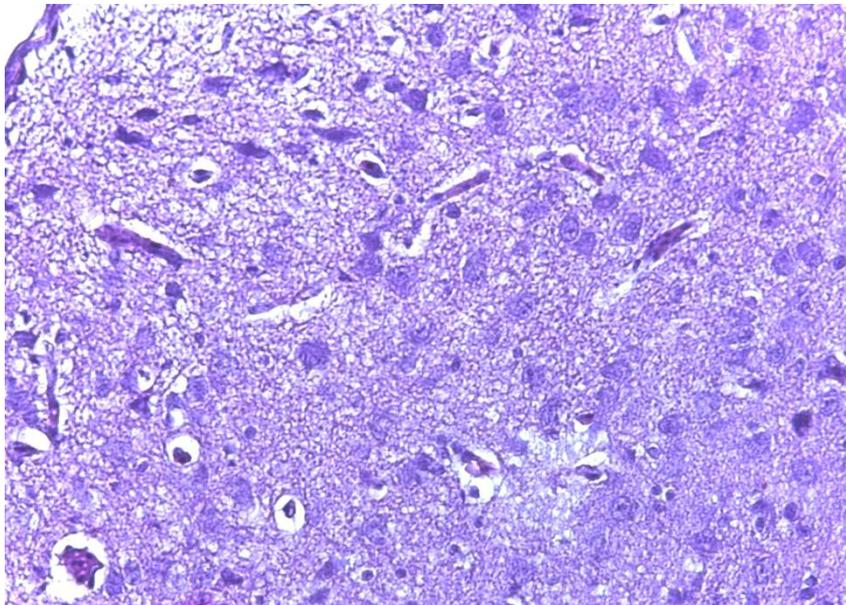


Рисунок 6. Клеточный полиморфизм в коре больших полушарий суточного цыпленка-бройлера . Окраска гематоксилином и эозином.

Ув . ×400.

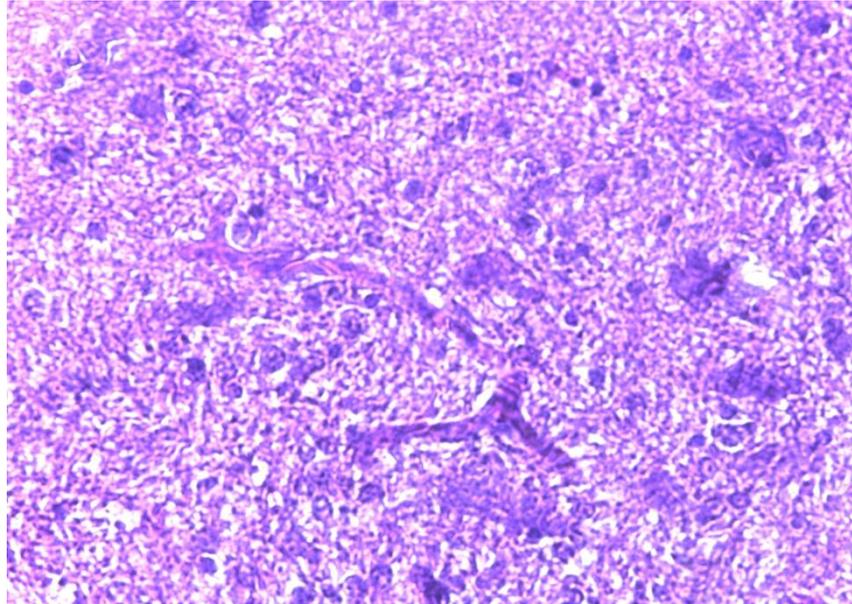


Рисунок 5. Капилляры в коре больших полушарий суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув.×630.

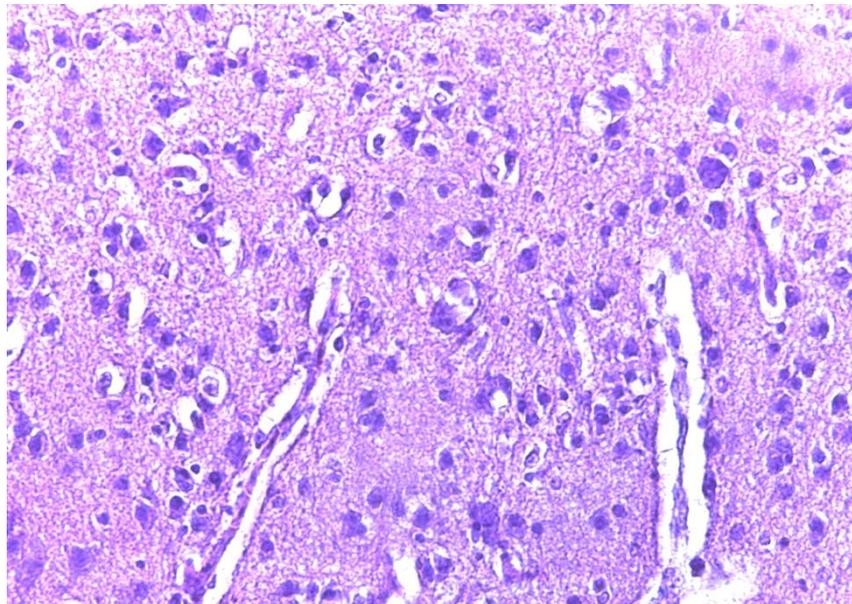


Рисунок 6. Периваскулярный отек в коре больших полушарий суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином.

Ув. ×400.

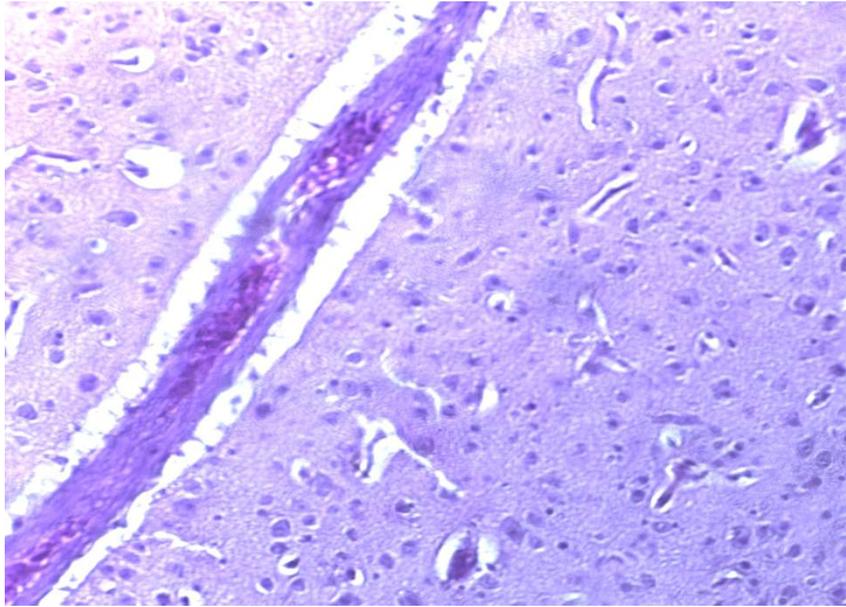


Рисунок 7. Периваскулярный отек в коре больших полушарий цыпленка-бройлера суточного возраста. Окраска гематоксилином и эозином.

Ув. $\times 400$.

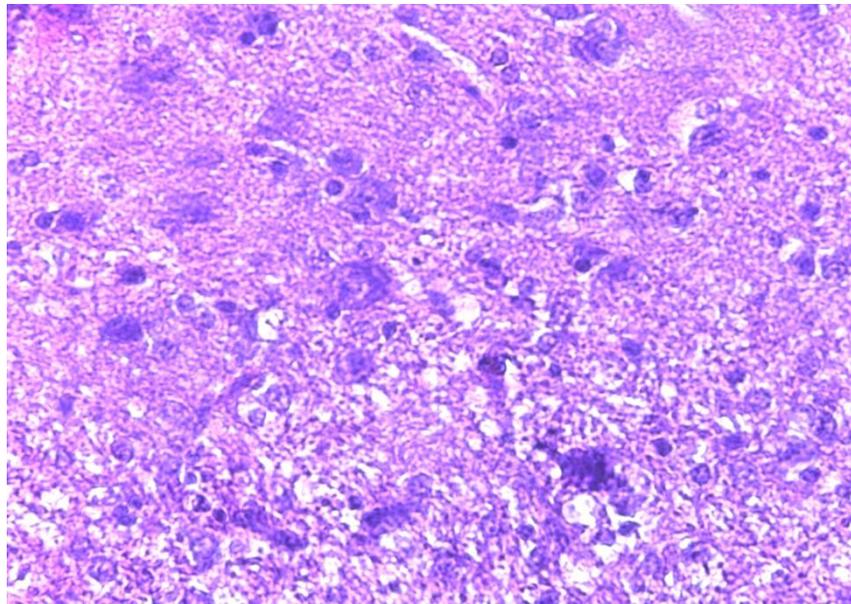


Рисунок 8. Отек в ткани мозга больших полушарий суточного цыпленка.

Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

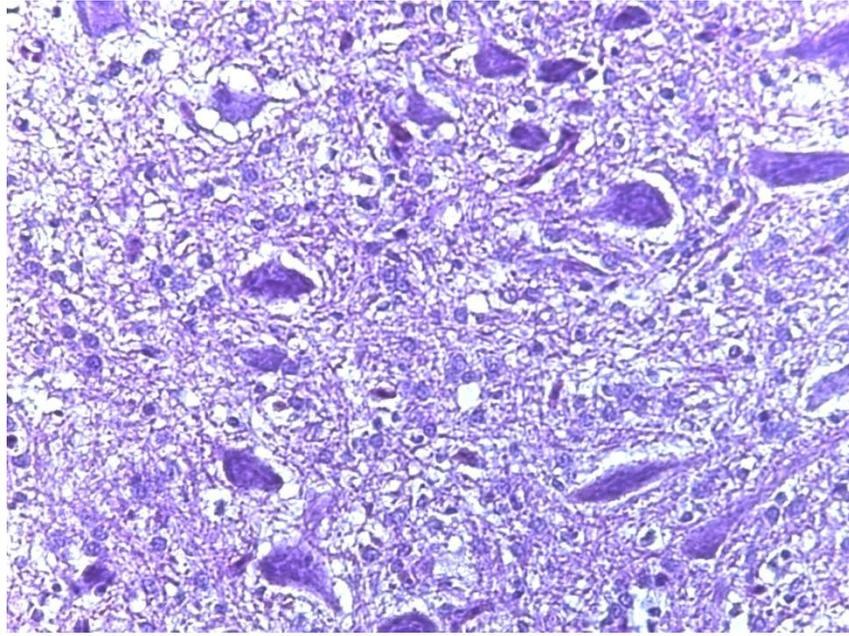


Рисунок 9. Диффузный перинеуронный отек в коре больших полушарий цыпленка-бройлера суточного возраста. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 630$.

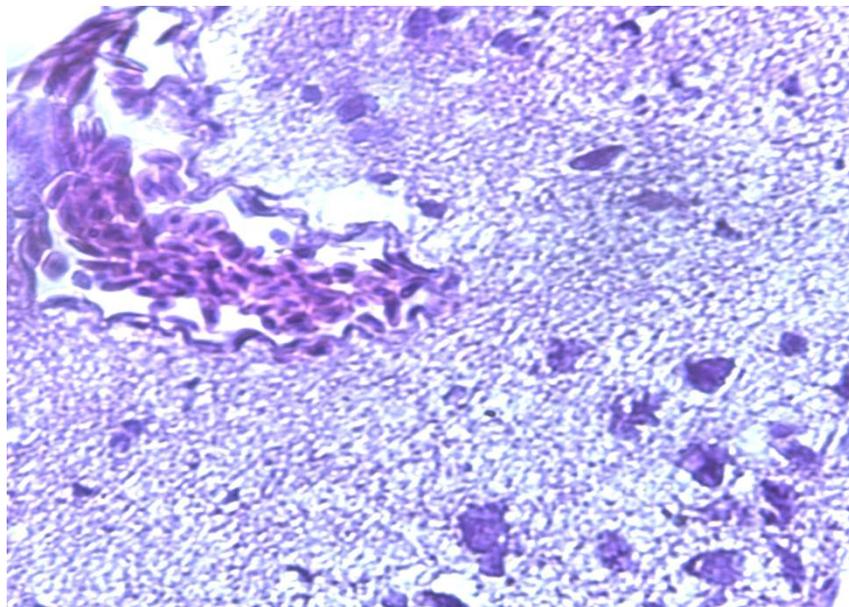


Рисунок 10. Интима в сосуде головного мозга цыпленка-бройлера суточного возраста. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 630$.

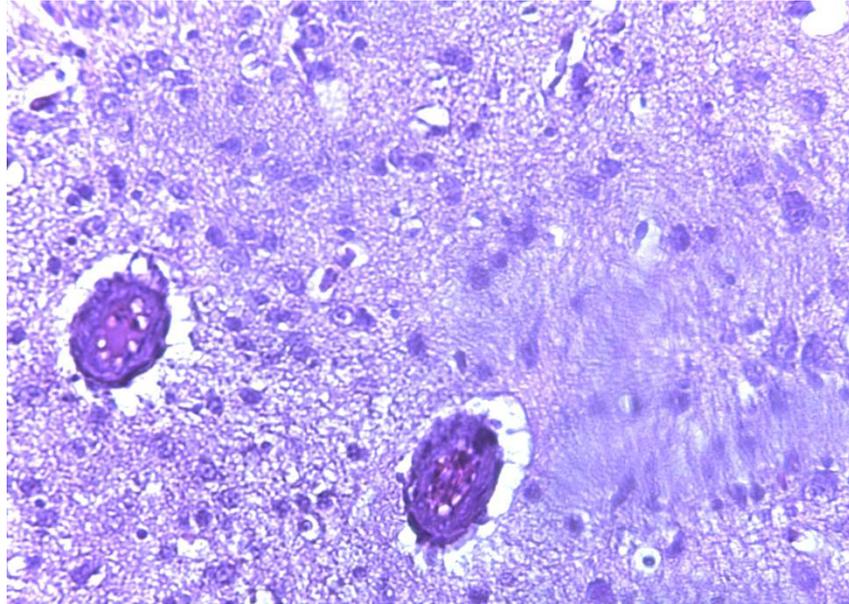


Рисунок 11. Средняя оболочка мелких артерий мышечного типа в коре больших полушарий мозга цыпленка-бройлера суточного возраста.

Окраска гематоксилином и эозином. Ув.×400.

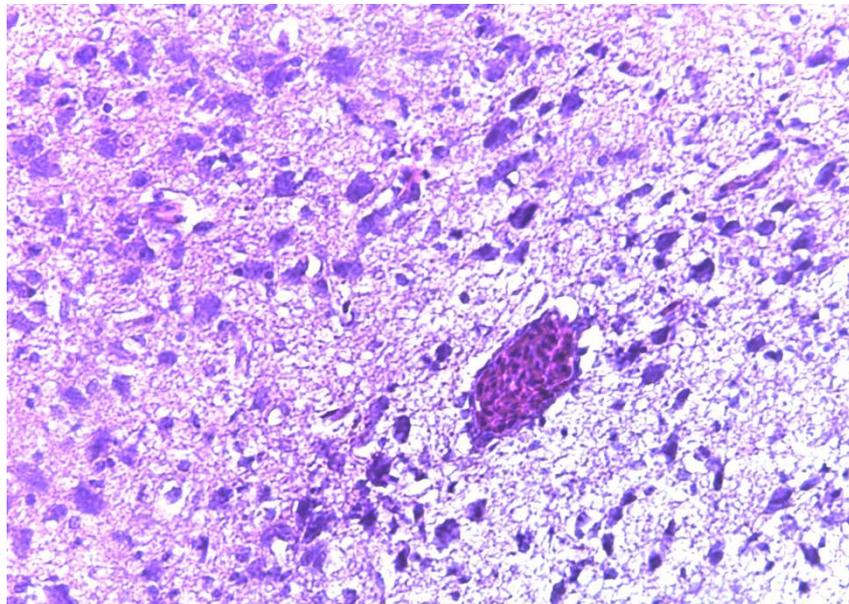


Рисунок 12. Кровенаполненный сосуд венозного типа коры больших полушарий мозга суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином

и эозином. Ув. ×400.

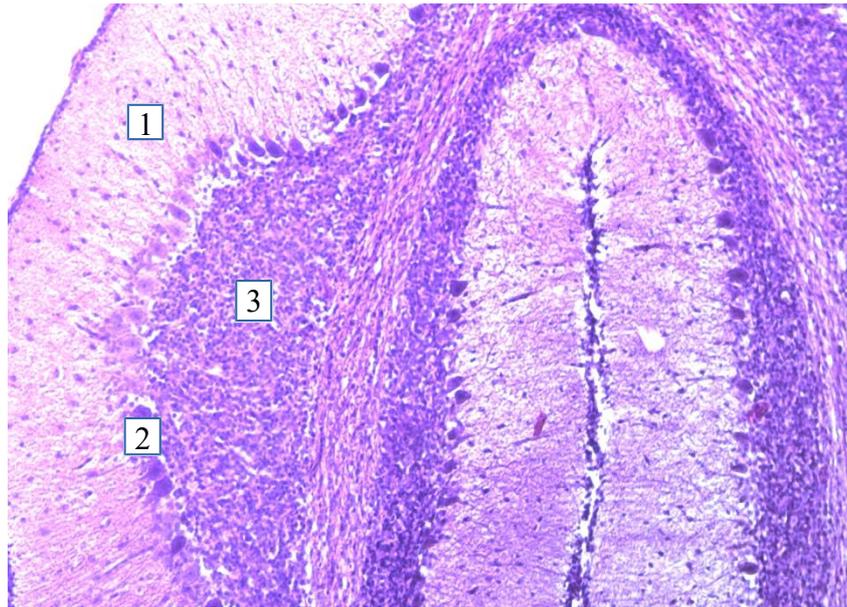


Рисунок 13. Послойное расположение нейронов (цитоархитектоника) в коре мозжечка суточного цыпленка-бройлера: 1- молекулярный слой, 2-ганглиозный слой, 3-зернистый слой. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 200$.

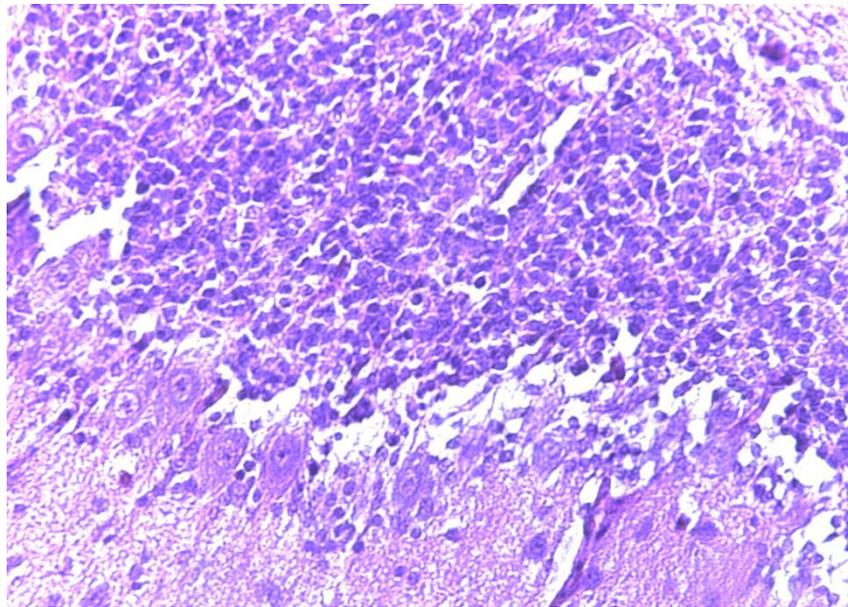


Рисунок 14. Однослойное расположение грушевидных нейронов в ганглиозном слое коры мозжечка суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином.

Ув. $\times 630$.

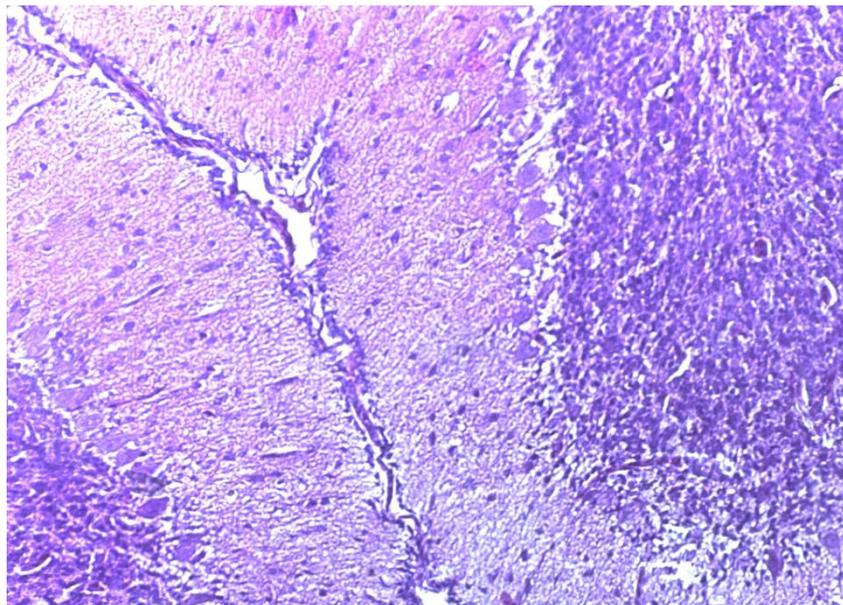


Рисунок 15. Малая прямая артерия в молекулярном слое коры мозжечка суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином.

Ув. $\times 200$.

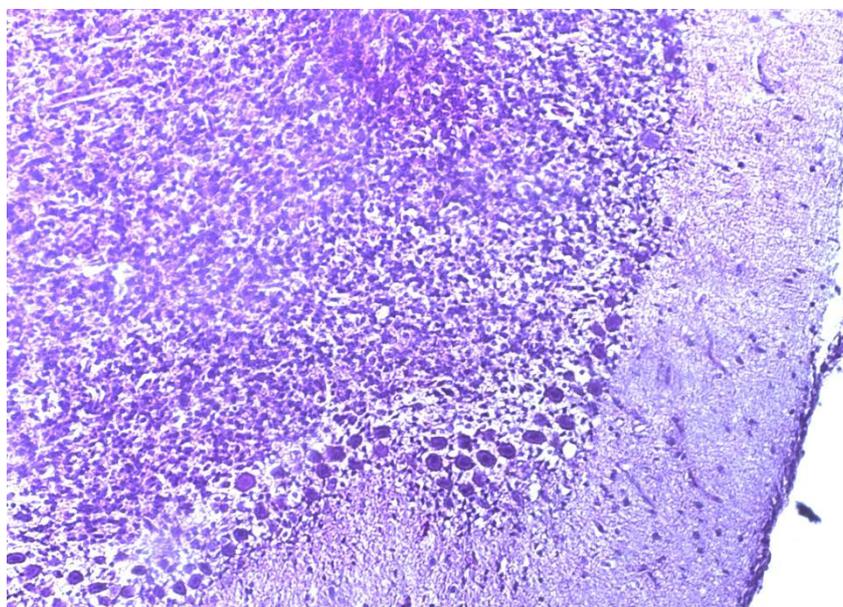


Рисунок 16. Высокая плотность расположения клеток-зерен в зернистом слое коры мозжечка суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 200$.

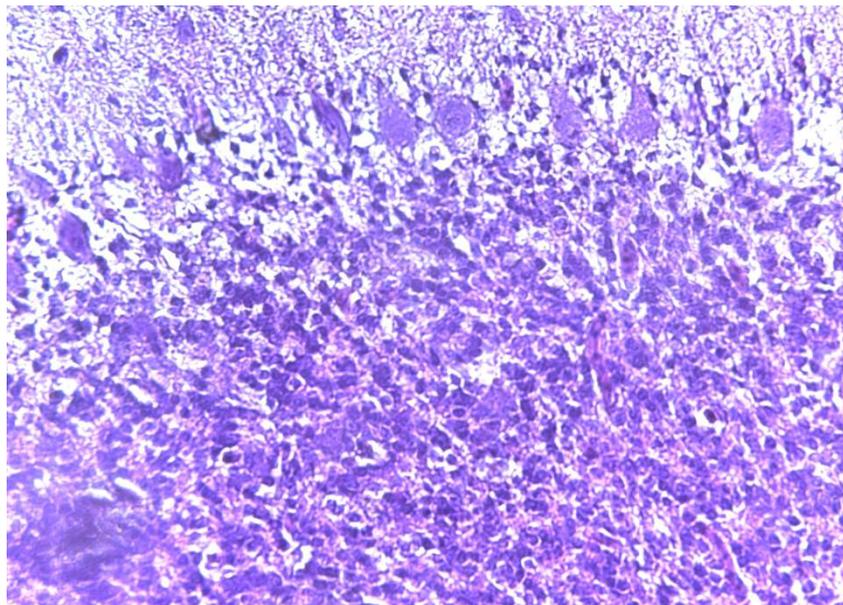


Рисунок 17. Зернистый слой коры мозжечка на границе с ганглиозным. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

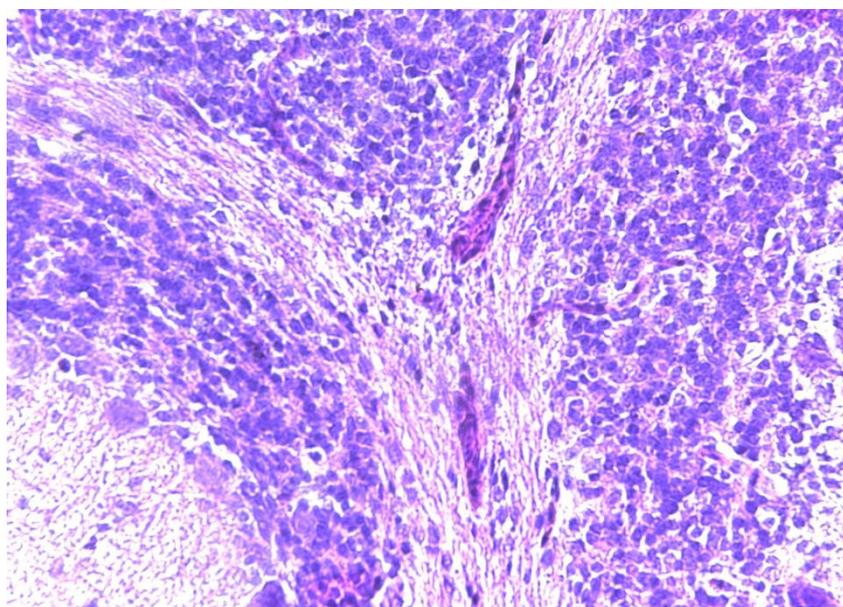


Рисунок 18. Цито- и миелоархитектоника коры мозжечка в зоне разветвления мелких извилин в белом веществе мозжечка суточного цыпленка-бройлера . Окраска гематоксилином и эозином Ув. $\times 400$.

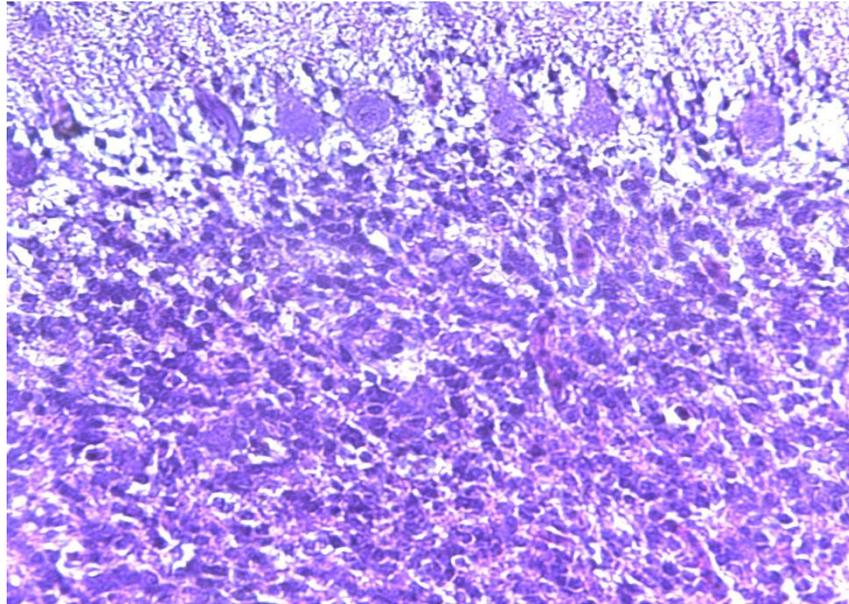


Рисунок 19. Умеренный межклеточный отек в ганглиозном слое и мелковакуольная дистрофия грушевидных нейронов в коре мозжечка суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином.

Ув. $\times 400$.

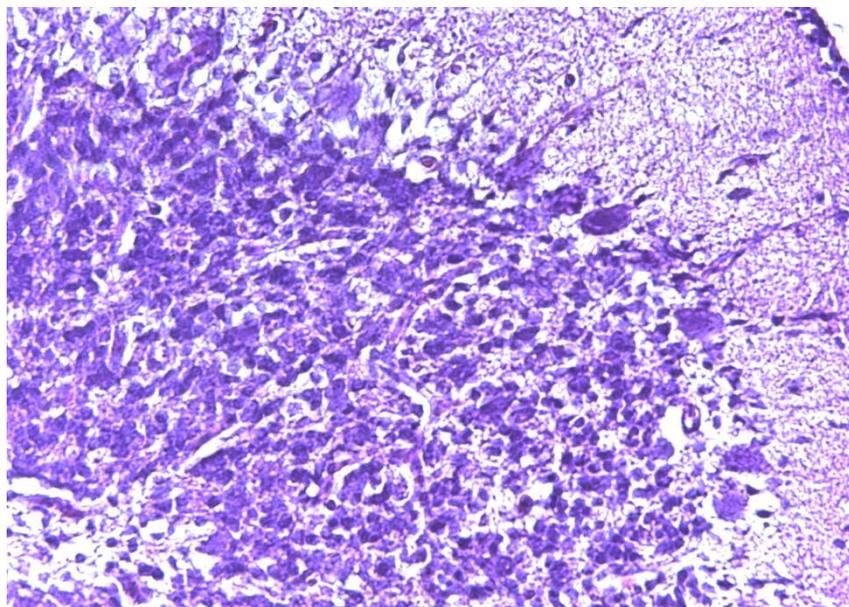


Рисунок 20. Капиллярная сеть и генерализованный умеренный отек в коре мозжечка суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

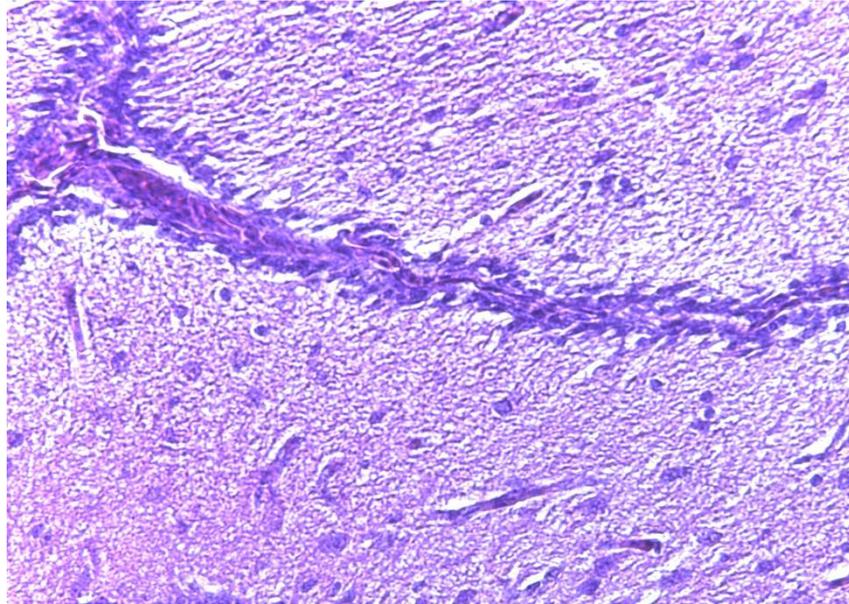


Рисунок 21. Кровеносные сосуды (ангиоархитектоника) в прилежащей мягкой мозговой оболочке и молекулярном слое коры мозжечка суточного цыпленка- бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 630$.

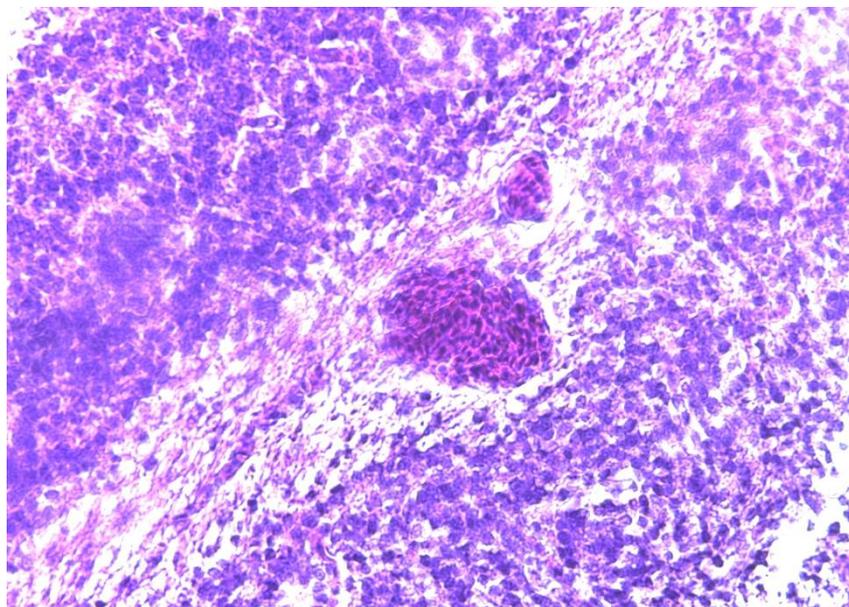


Рисунок 22. Кровенаполнение сосудов венозного типа в белом веществе извилины мозжечка цыплят-бройлеров суточного возраста. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

3.4. Ультраструктура головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» суточного возраста

При ультрамикроскопическом исследовании на одном из обзорных снимков гематоэнцефалического барьера виден нейрон, прилегающий к двум капиллярам (рисунок 23). Около капилляров видны контакты с ножками астроцитов. Один из капилляров полнокровный, в просвете которого отмечается сладжирование эритроцитов. В ножках астроцитов вокруг одного из сосудов отмечено разрежение и просветление цитоплазмы. Вокруг второго капилляра ножки астроцитов сохранны, хотя отмечается некоторое разрежение цитоплазмы. На другом снимке (рисунок 24) виден кровеносный сосуд на поперечном срезе, а так же множество глиальных клеток вокруг.

На поперечных срезах сосудов хорошо видны очертания эндотелиоцитов, располагающихся на базальной мембране. Контуры ядер эндотелиоцитов ровные, в них просматриваются внутриклеточные органеллы. Эндотелиоциты набухшие, выступающие в просвет сосудов, контуры самих эндотелиоцитов неровные. Соединения между эндотелиоцитами плотные, непрерывные. Базальная мембрана структурирована и непрерывна (рисунок 25).

При просмотре области контакта сосудистой стенки и мембраны астроцита (непосредственно гематоэнцефалического барьера) видно, что контакт сосудистой стенки и глиальной клетки плотный, базальная мембрана непрерывная, четкая. Эндотелиоциты в сосудистой стенке имеют плотные соединения (рисунок 26).

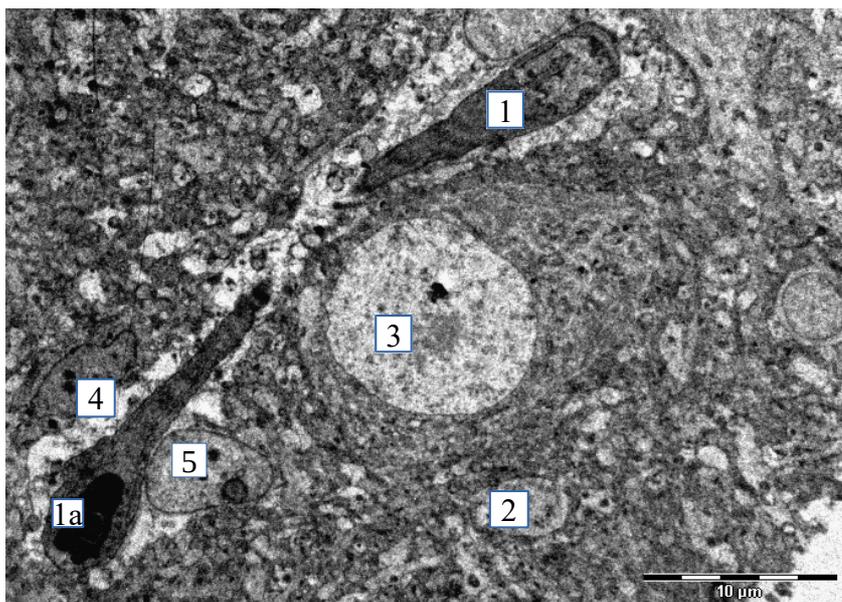


Рисунок 23. Обзорный снимок гематоэнцефалического барьера конечного мозга цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500» в суточном возрасте:

1-капилляры, 1а – эритроцит, 2- глиальная клетка, 3- нормохромный нейрон, 4 – отростки перикапиллярного астроцита, 5-сома(тело) приваскулярного астроцита.
Ув. х 2200.

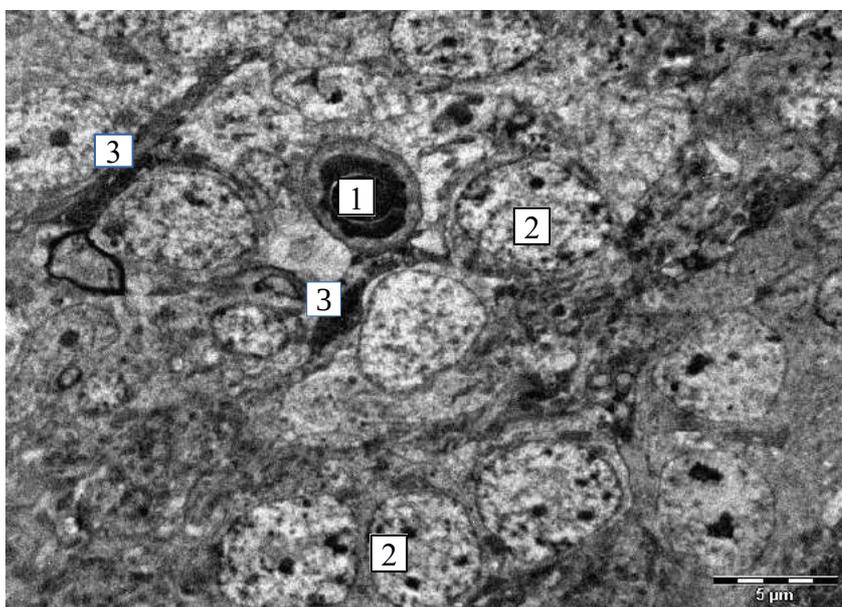


Рисунок 24. Перикапиллярное скопление глиальных клеток конечного мозга цыпленка-бройлера в суточном возрасте: 1-капилляр, 2- глиальные клетки, 3- миелинизация.

Ув.×2800.

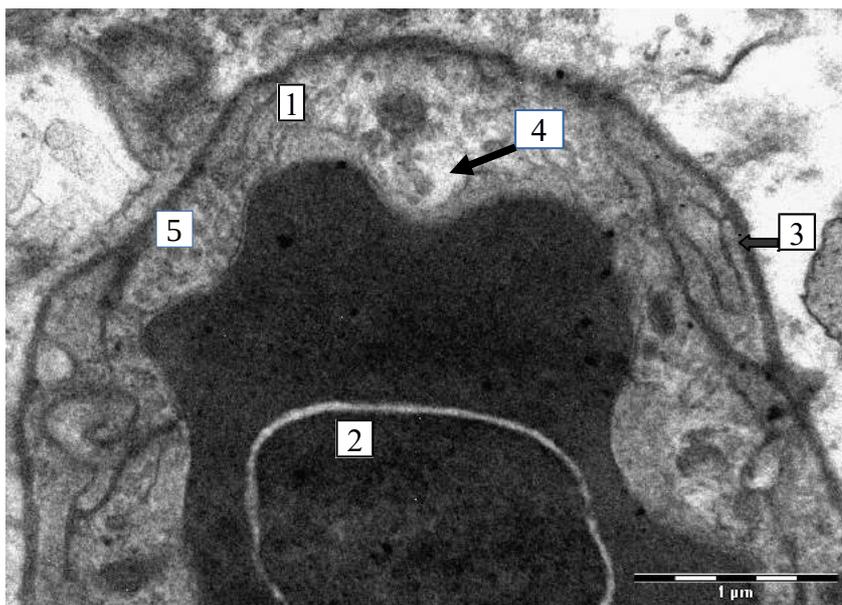


Рисунок 25. Эндотелий сосудов конечного мозга цыпленка-бройлера в суточном возрасте:

1-эндотелиоцит, 2- просвет капилляра, 3-базальная мембрана, 4 –просветление цитоплазмы эндотелиоцита, 5- высокое содержание пиноцитозных везикул. Ув. $\times 22000$.

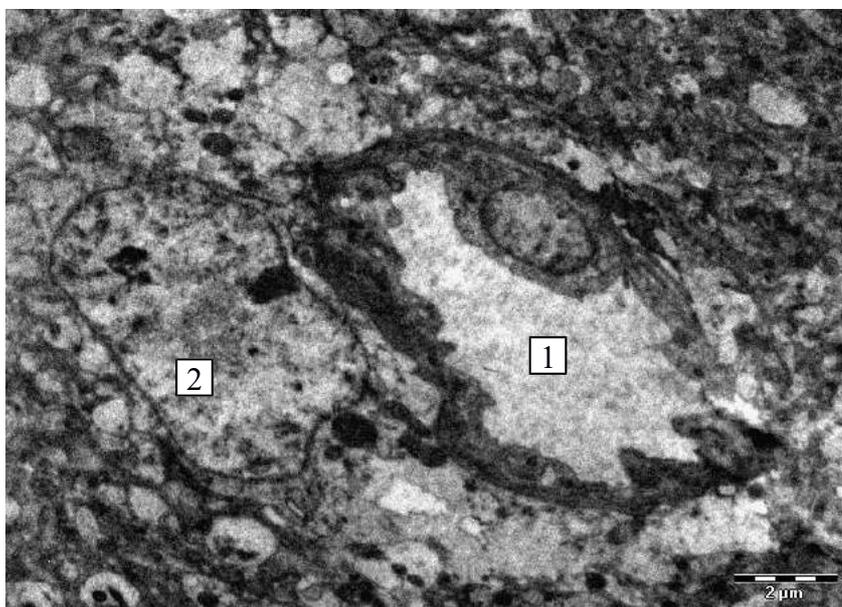


Рисунок 26. Плотный контакт протоплазматического астроцита со стенкой активно функционирующего капилляра в коре мозжечка суточного цыпленка-бройлера: 1-просвет капилляра, 2- протоплазматический астроцит. Ув. $\times 5600$.

3.5. Морфология и морфометрия головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 20-21 суток

Цыплята в этом возрасте находятся в периоде активного роста. Они активно потребляют корм, воду и максимально эффективно конвертируют их в привесы массы. Цыплята в этом возрасте очень подвижны и обладают высокой реактивностью на воздействия окружающей среды. У отобранных для исследования цыплят этого возраста, после вскрытия черепной коробки головной мозг изымали, осматривали и взвешивали. Масса головного мозга составила в среднем $1,90 \pm 0,04$ г, что соответствовало 0,26 % от массы тела цыпленка-бройлера.

При визуальном осмотре отмечено кровенаполнение сосудов мозговых оболочек. Отделы мозга развиты пропорционально и соответственно возрасту (рисунок 27).

При гистологическом исследовании срезов конечного мозга отмечено такое же расположение слоёв, что и в мозге суточных цыплят (рисунок 28). В строении клеток отмечен полиморфизм размера и формы (рисунки 29; 30). Некоторые клетки головного мозга имели стертую структуру, иногда встречались «клетки-тени», очагово обнаружены явления дегенеративного характера (рисунок 31). В ткани мозга обнаружено небольшое количество вакуолей. Перипеллюлярный отек встречается реже, чем в мозге суточных цыплят (рисунок 32).

Подсчет количества сосудов в поле зрения показал, что их, в среднем, в коре больших полушарий $5,8 \pm 1,69$ сосудов, они, как правило, были резко гиперемированы, но эритроциты в них имели четкие контуры, что свидетельствует об активной деятельности мозга (рисунок 33).

Строение сосудистого русла мозга цыплят этого возраста более разнообразно. Отмечены сосуды как артериального, так и венозного типа. Так сосуды мелкого

калибра – прекапилляры и капилляры имеют тонкую, не дифференцированную стенку, в просвете сосуда расположены эритроциты в один или два ряда (рисунки 34; 35).

В сосудах более крупного диаметра отчётливо просматриваются все слои. Интима некоторых сосудов изменена: плотные контакты между эндотелиоцитами нарушены. Клетки либо расположены под углом к базальной мембране, либо слущены в просвет сосудов (рисунок 36). Мышечная оболочка артериальных сосудов хорошо развита. Адвентиция имеется только в стенке крупных сосудов. В некоторых из них эта оболочка гипертрофирована и разволокнена (рисунок 37). Средняя площадь занимаемая сосудами составила $18102 \pm 11051,14$ мкм².

В коре мозжечка у цыплят этого возраста, так же как и у цыплят первых суток отмечено характерное расположение слоёв: молекулярный, ганглиозный и зернистый. Но грушевидные клетки в мозжечке находятся на большем расстоянии друг от друга (рисунок 38). В среднем количество клеток на единицу площади составляет $21,8 \pm 1,43$ клеток.



Рисунок 27. Макропрепарат головного мозга 20-суточного цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500».

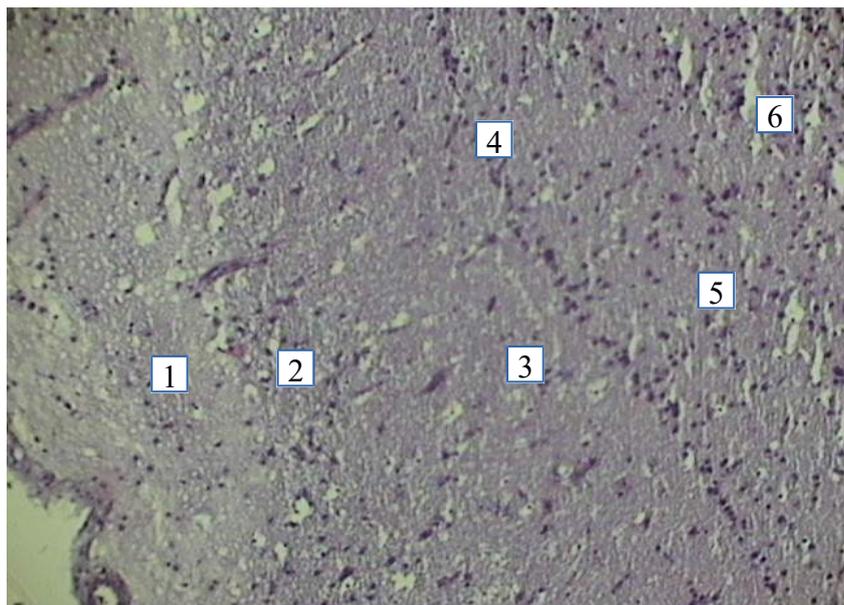


Рисунок 28. Цитоархитектоника коры больших полушарий мозга 21-суточного цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500»:
 1-молекулярный слой, 2-наружный зернистый слой, 3-слой малых пирамидальных клеток, 4-внутренний зернистый слой, 5- слой больших пирамидальных клеток, 6- слой полиморфных клеток.
 Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 200$.

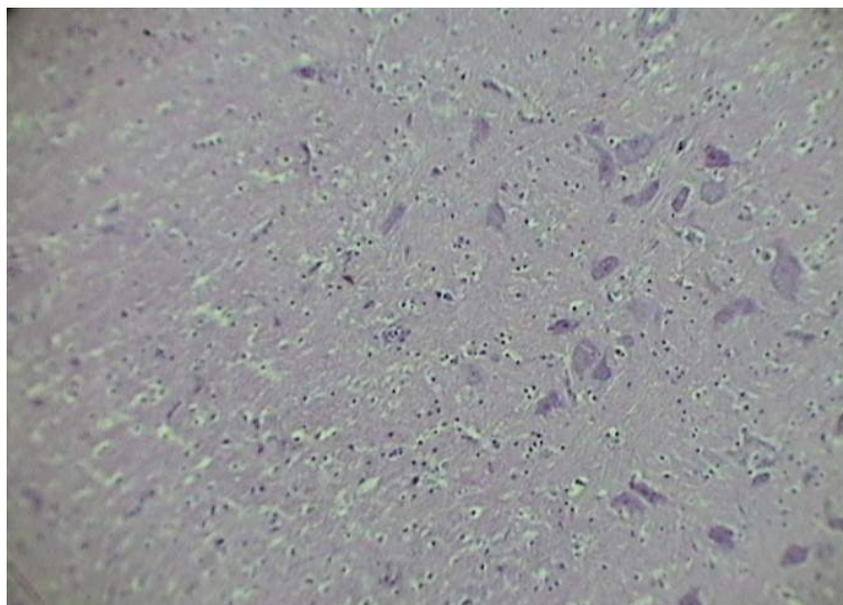


Рисунок 29. Полиморфизм клеток в ткани конечного мозга 21-суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином.
 Ув. $\times 200$.

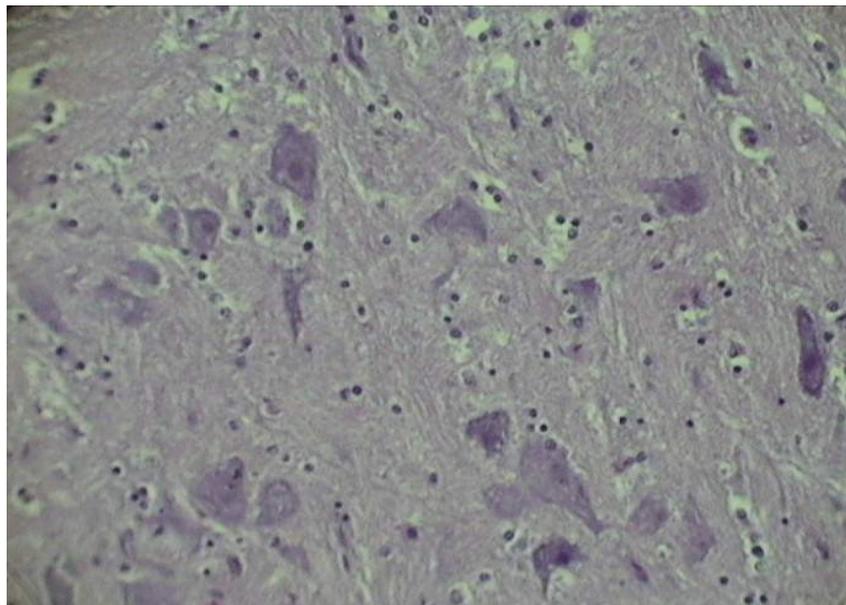


Рисунок 30. Полиморфизм клеток в ткани конечного мозга 21-суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

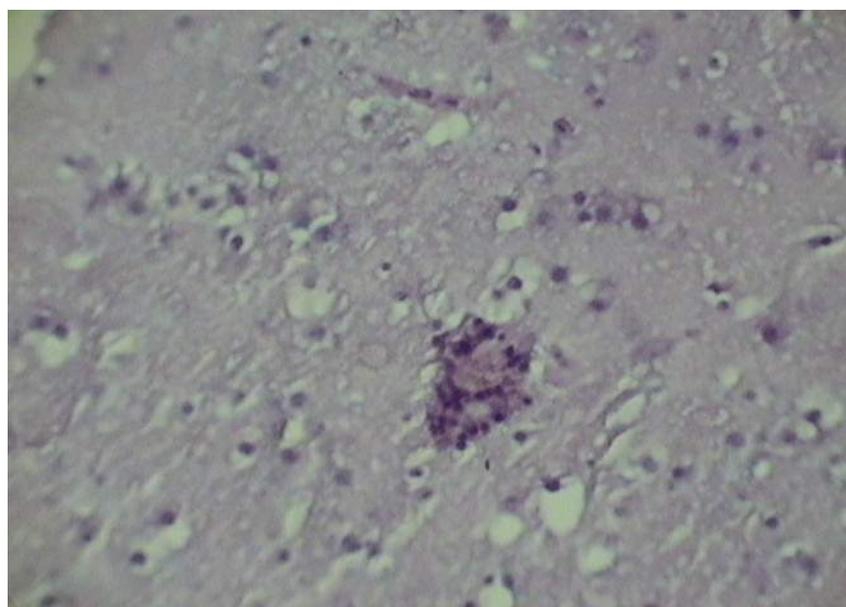


Рисунок 31. Очаговый некробиоз клеток головного мозга 21-суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

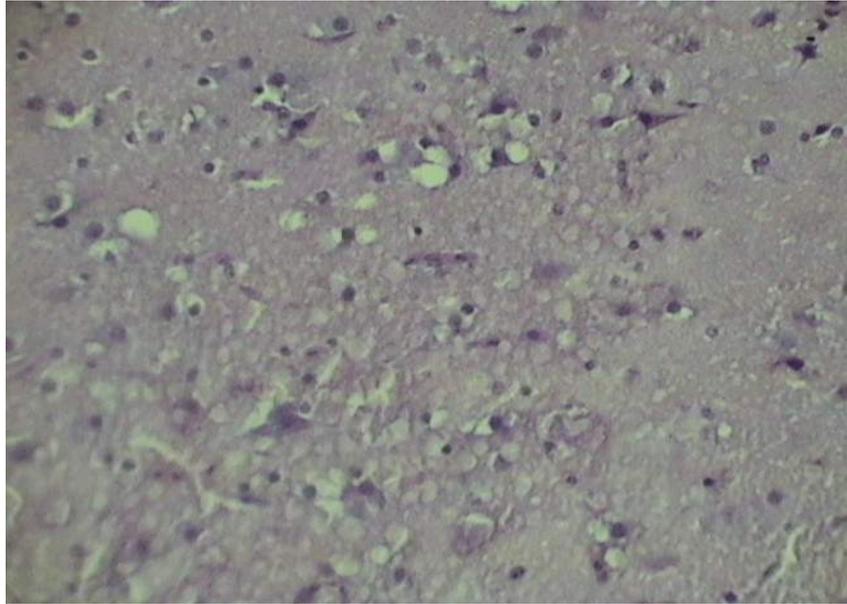


Рисунок 32. Вакуолизация ткани головного мозга 20-суточного цыпленка-бройлера. Перичеллюлярный отек. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

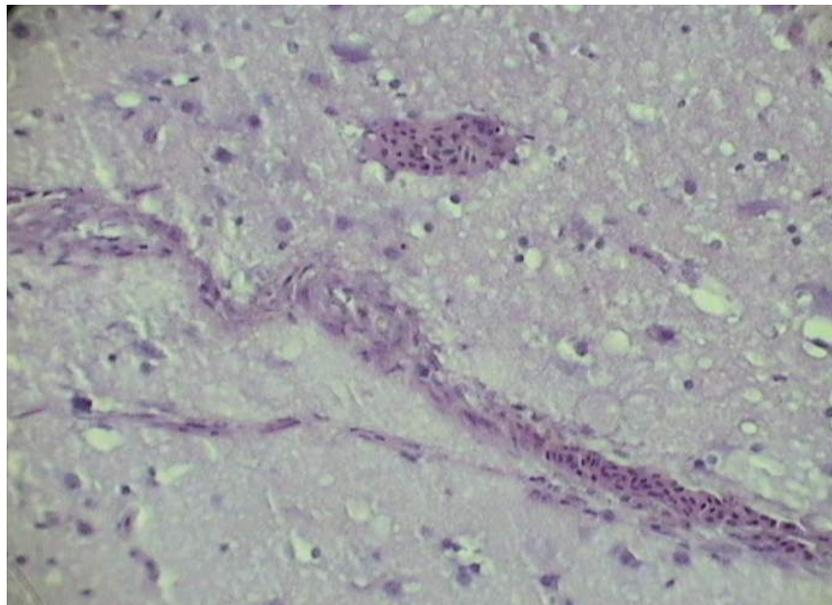


Рисунок 33. Гиперемия сосудов головного мозга 20-суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

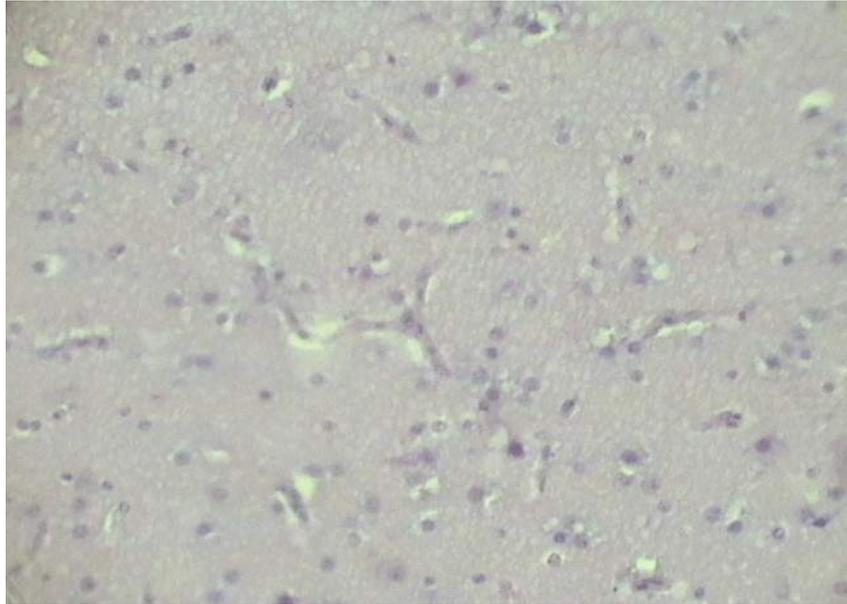


Рисунок 34. Капиллярная сеть в глубоких слоях коры головного мозга 20-суточного цыплёнка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

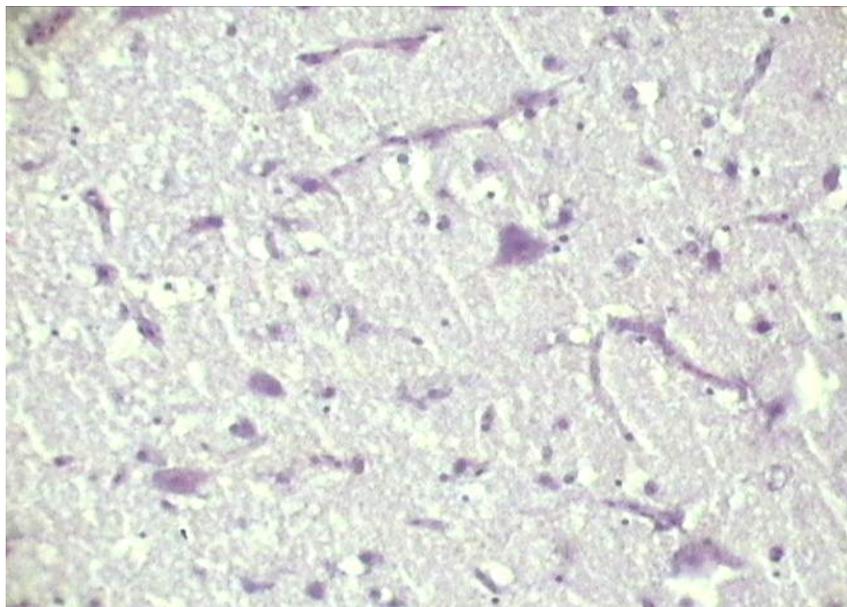


Рисунок 35. Капиллярная сеть поверхностных слоев коры головного мозга 20-суточного цыплёнка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$

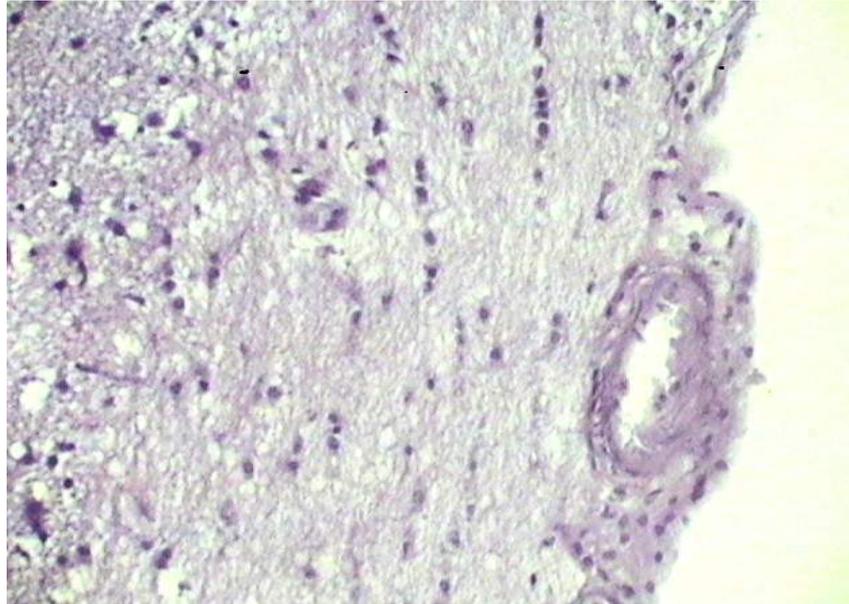


Рисунок 36. Мелкая артерия мышечного типа и сосуды микроциркуляторного русла в мягкой мозговой оболочке цыпленка-бройлера в возрасте 20 суток. Окраска гематоксилином и эозином.
Ув. $\times 400$

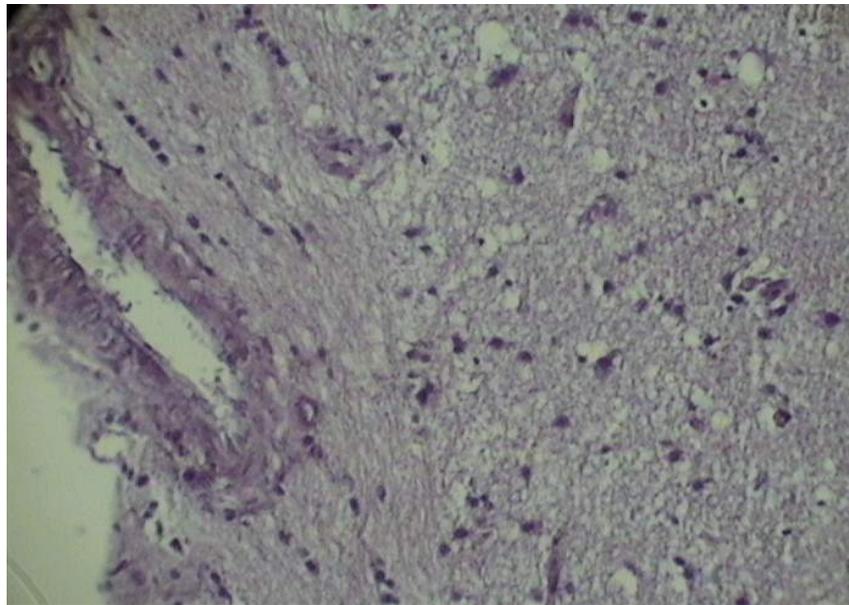


Рисунок 37. Экстра- и интрацеребральные артерии мышечного типа и сосуды микроциркуляторного русла в мягкой мозговой оболочке 20-суточного цыпленка-бройлера. Окраска гематоксилином и эозином.
Ув. $\times 400$

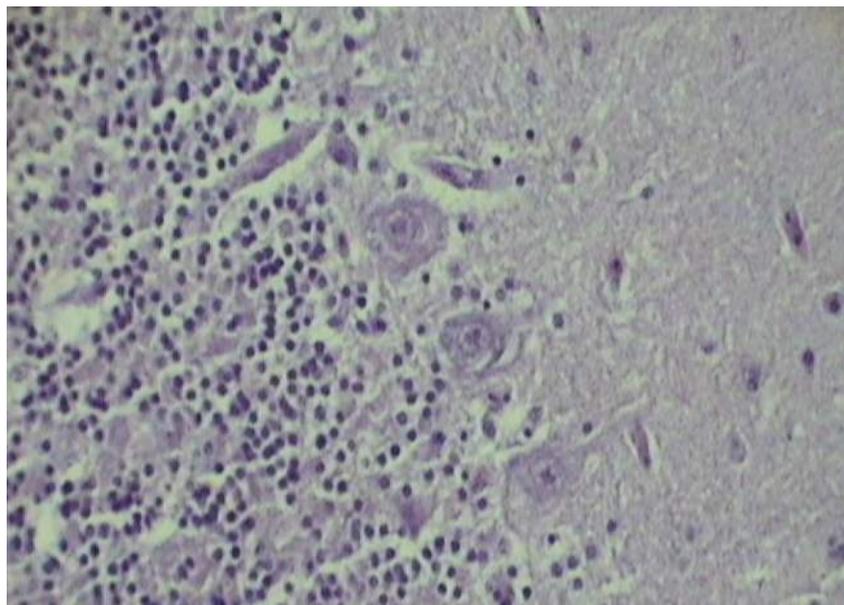


Рисунок 38. Цитоархитектоника коры мозжечка цыпленка-бройлера в возрасте 20 суток постнатального периода развития. Окраска гематоксилином и эозином. Ув.×400

3.6. Ультраструктура головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 20-21 суток

При ультрамикроскопическом исследовании головного мозга цыплят-бройлеров отмечено, что ткани более дифференцированные, чем у суточных цыплят. Контакты между нервными окончаниями плотные. В ткани мозжечка видны глиальные клетки и миелиновые волокна (рисунок 39).

В ткани головного мозга выявлены не только плотные межклеточные контакты, а так же контакты между клетками, нервными окончаниями и сосудами. На некоторых участках обнаруживаются небольшие локальные отеки и просветление глиальной цитоплазмы (рисунок 40). В стенке сосудов отчетливо просматривается наличие перicyтов с более плотной осмиофильной структурой, располагающихся на периферии сосудистой стенки (рисунок 41).

При изучении элементов гематоэнцефалического барьера отмечена более дифференцированная структура. Базальная мембрана плотная, структурированная. Эндотелиоциты плотно контактируют друг с другом. Ядра эндотелиоцитов несколько набухшие и выступают в просвет кровеносных сосудов. В некоторых эндотелиоцитах отмечено просветление кариоплазмы. Митохондрии эндотелиоцитов имеет типичную структуру (рисунок 42).

Обнаружен нейрон, имеющий непосредственный контакт с сосудистой стенкой (рисунок 43), что нами выявлено впервые.

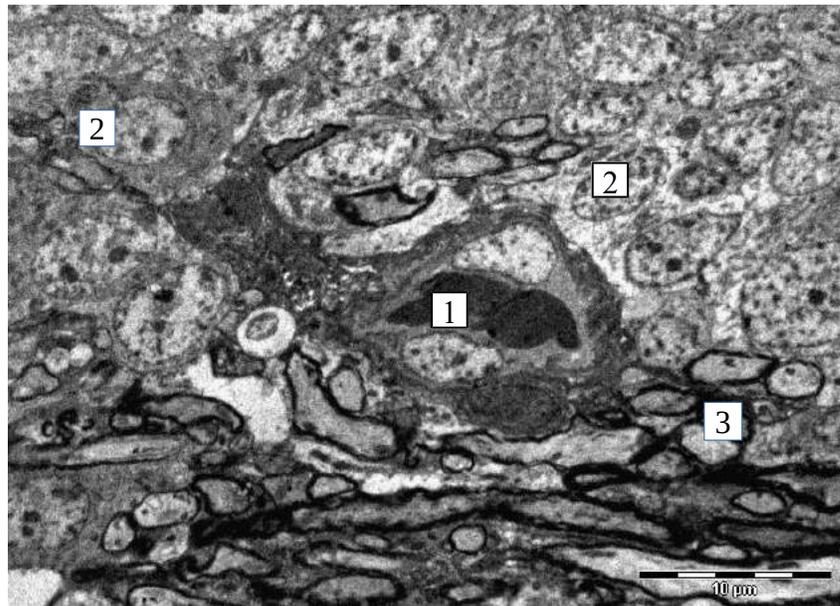


Рисунок 39. Ткань мозжечка цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500» в возрасте 21 суток. Обзорный снимок: 1-кровеносный капилляр, 2- глиальные клетки, 3-миелиновые нервные волокна.
Ув.×2200.

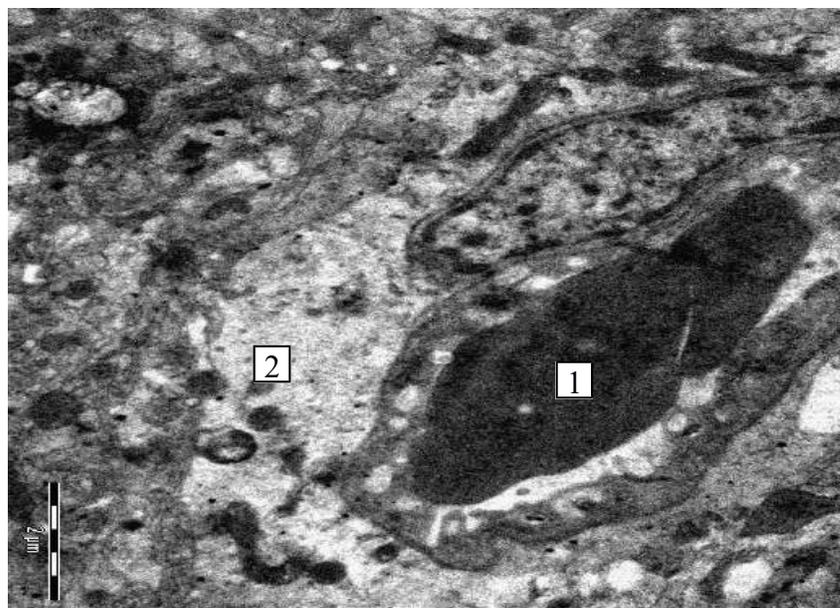


Рисунок 40. Ткань конечного мозга цыпленка-бройлера в возрасте 20 суток. Просветление цитоплазмы перикапиллярного отростка астроцита. Активный астроцитарно-капиллярный комплекс: 1-кровеносный капилляр, 2- ножка астроцита.
Ув.×8900.

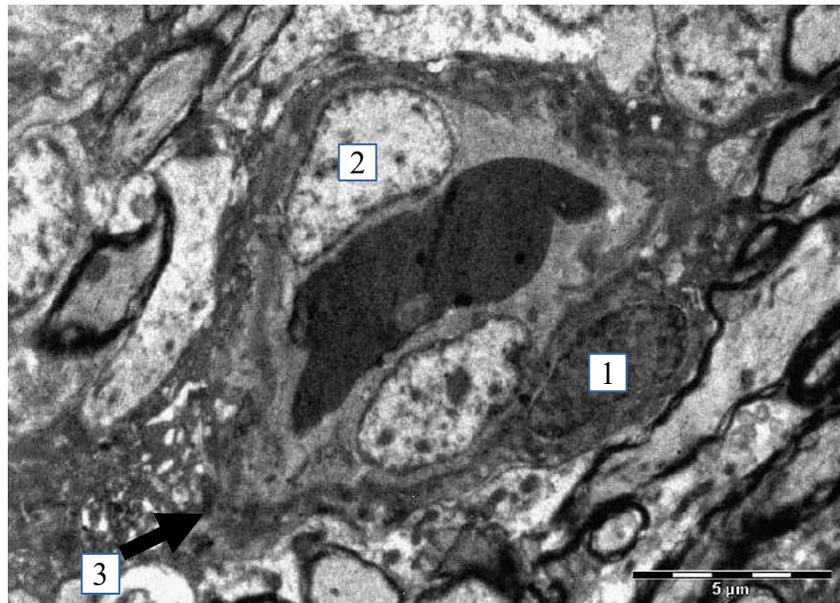


Рисунок 41. Гемокапилляр, эритроцит и плазма крови в просвете капилляра. Светлое, умеренно набухшее ядро эндотелиоцита. Перицит и его отростки в дубликатуры базальной мембраны в составе сосудистой стенки:

1-перицит, 2-эндотелиоцит, 3-базальная мембрана.

Ув.×4400.

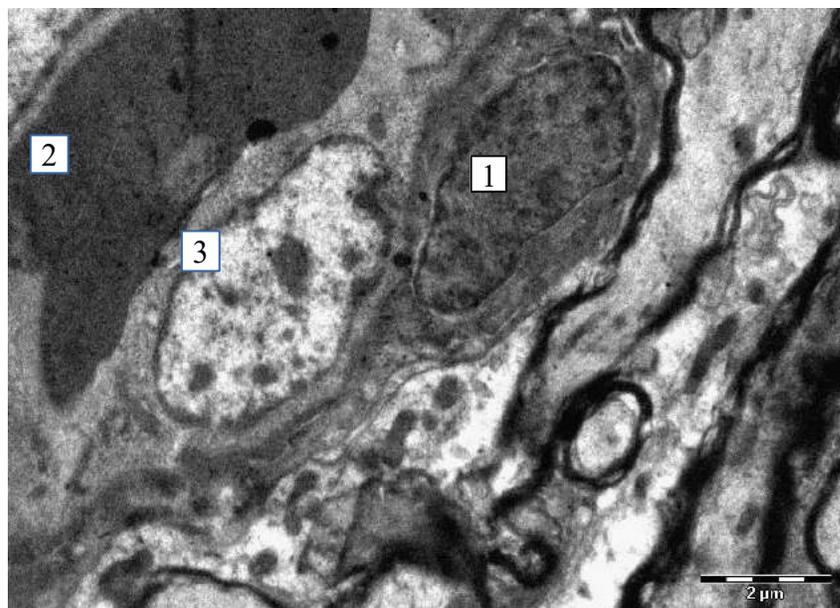


Рисунок 42. (Фрагмент рисунка 41). Стенка кровеносного сосуда: 1-перицит, 2-просвет капилляра, 3- ядро эндотелиоцита. Ув.×7100.

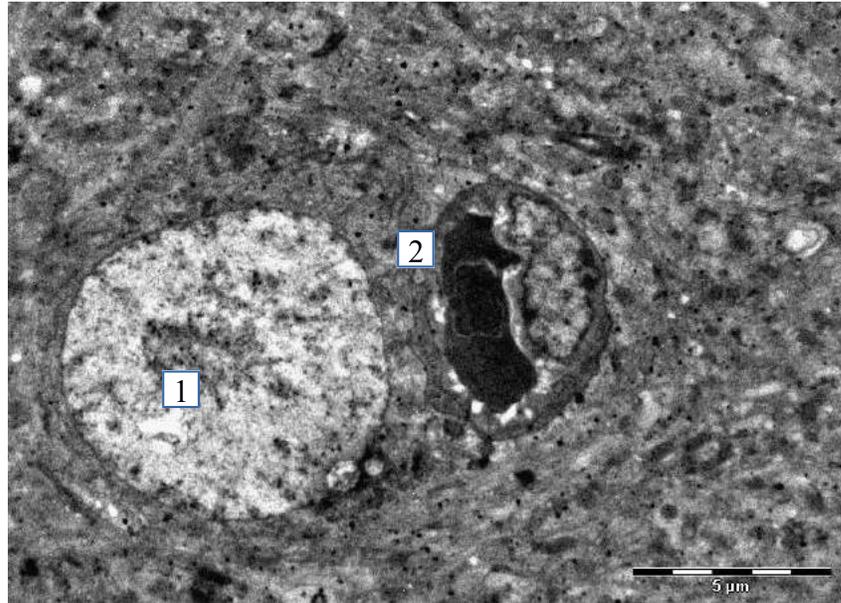


Рисунок 43. Прямой контакт сомы нейрона с капиллярной стенкой в коре больших полушарий цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500» в возрасте 20 суток: 1-нейрон, 2-кровеносный капилляр.

Ув.×4400.

3.7. Морфология и морфометрия головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 36-40 суток

Цыплята-бройлеры в этом возрасте достигают анатомо-физиологической зрелости. Конверсия корма снижается. Птица пригодна для убоя. Кроме того, за этот срок на птицу имело воздействие множество различных факторов внешней среды, как техногенного, так и биологического характера.

Масса головного мозга в этом возрасте составила $2,95 \pm 0,10$ г, что составляет 0,15 % от массы тела цыпленка бройлера. При визуальном осмотре головного мозга отмечена значительная васкуляризация органа. Отделы соразмерно развиты и имеют правильную конфигурацию. Консистенция мягковатая (рисунок 44).

При изучении гистологических препаратов коры больших полушарий мозга выявлено, что клеточный состав и структура клеток хорошо выражена. Клетки четко очерчены, цитоплазма отличается по цвету и структуре от нейропиля. Нервные клетки разного размера и конфигурации они имеют различное количество отростков. Внутри клеток отчетливо просматриваются структурные элементы, такие как ядро, ядрышко, а так же тигроидное вещество. Рядом с крупными нервными клетками имеются более мелкие клетки и клетки без отростков - клетки глии. Они так же имеют четкую, сформированную структуру с ядром и ядрышком (рисунки 45; 46; 47; 48).

Структура сосудов разнообразна в зависимости от их назначения и диаметра. Количество сосудов на единицу площади составляет $4,66 \pm 0,97$ сосудов. Средняя площадь занимаемая сосудами составила $23794 \pm 11237,01$ мкм². Эндотелий в большинстве случаев деформирован. Нарушены плотные контакты, он отслаивается и слущивается в просвет сосудов. Мышечная оболочка в крупных сосудах артериального типа толстая, в ней можно различить структуру составляющих ее клеток. Адвентиция имеет место только в крупных сосудах. В некоторых сосудах отмечена гипертрофия и разволокнение стенки. Периваскулярно расположены разнообразные клетки глии. В основном они округлой формы с темным ядром (рисунок 49). Вокруг сосудов артериального типа часто встречается периваскулярный отек (рисунок 50). Нейропиль вокруг сосудов находится в состоянии вакуолизации и отека. Так же можно отметить перицеллюлярный отек

(рисунок 51). Вокруг венозных сосудов встречается диапедез эритроцитов, а так же выход плазмы и скопление её в перицеллюлярном пространстве (рисунки 52; 53). В мозжечке хорошо просматриваются все слои. В ганглиозном слое грушевидные клетки находятся на некотором расстоянии друг от друга (рисунок 54). Количество клеток Пуркинье в поле зрения составляет в среднем $14,93 \pm 1,29$ клеток. Границы этих клеток хорошо очерчены, просматриваются отростки, уходящие, как в молекулярный, так и в зернистый слой. Внутри клетки хорошо различимы ядро и ядрышко, а так же тигроидное вещество. Вокруг клеток отмечен перицеллюлярный отёк. Клетки и органеллы пропитываются жидкостью и принимают округлую форму (рисунок 55). Выявлены участки ткани, где в клетках Пуркинье ярко выражен гиперхроматоз (рисунок 56). В редких случаях встречаются клетки подверженные некрозу по типу пикноза (рисунок 57).

Сосудистая сеть в коре мозжечка развита. В молекулярном и зернистом слоях имеется большое количество мелких капилляров. Сосуды более крупного диаметра и преимущественно венозного типа расположенные в белом веществе значительно кровенаполнены. Стенка венозных сосудов тонкая. Эндотелий сохранен и равномерно покрывает внутреннюю мембрану (рисунок 58). Иногда встречается выход форменных элементов крови за стенку сосуда (рисунок 59).



Рисунок 44. Макропрепарат головного мозга цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500» в возрасте 40 суток.

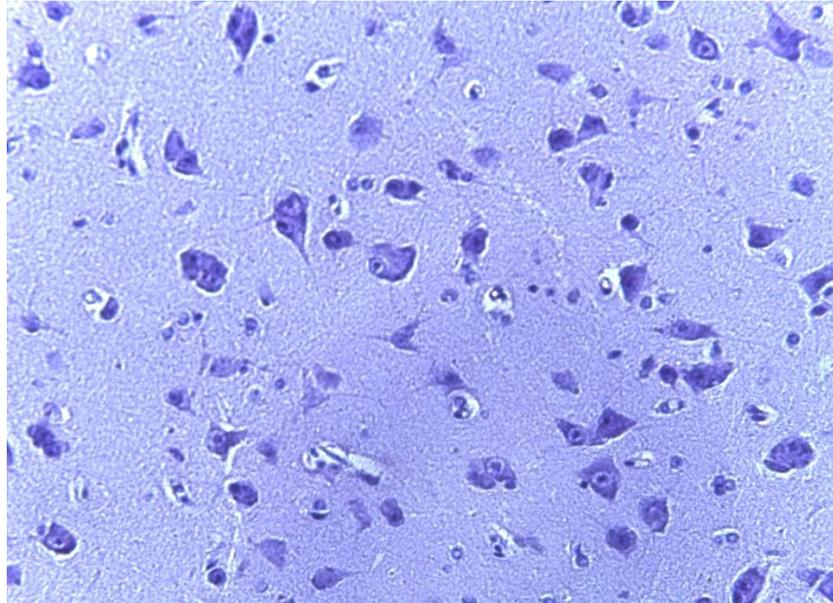


Рисунок 45.Полиморфизм нервных клеток в ткани конечного мозга. цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500» в возрасте 40 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

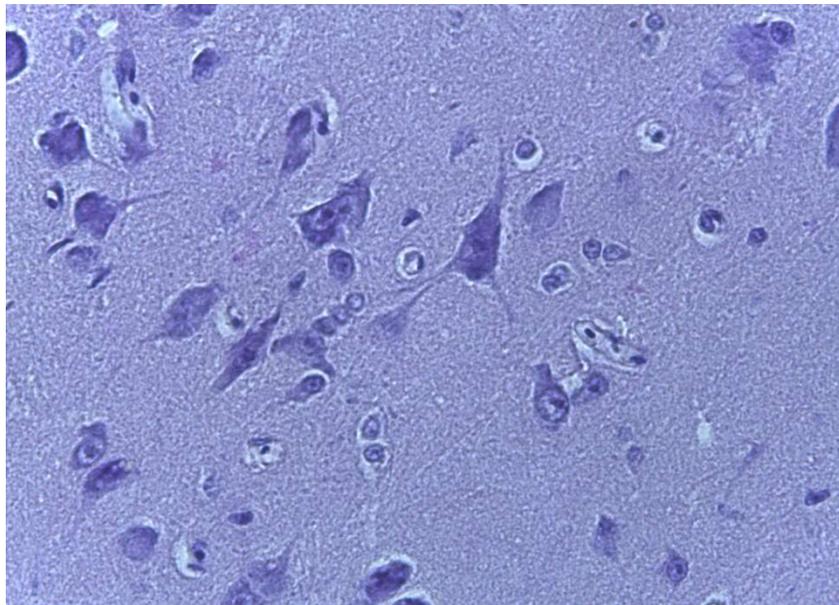


Рисунок 46. Полиморфизм нейронов в ткани конечного мозга цыпленка-бройлера в возрасте 36 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 630$.

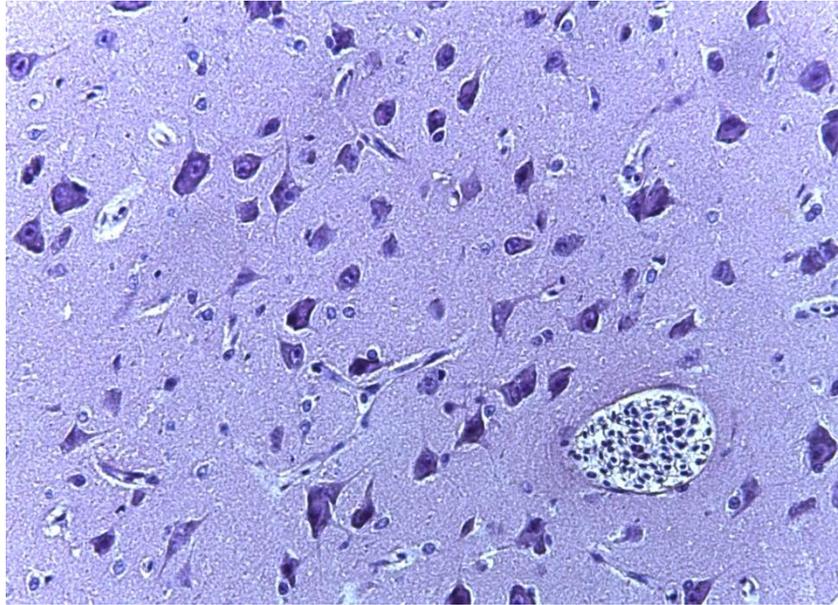


Рисунок 47. Полиморфизм клеток в ткани конечного мозга цыпленка-бройлера в возрасте 38 суток. Окраска по Ван-Гизону с фуксином. Ув. $\times 400$.

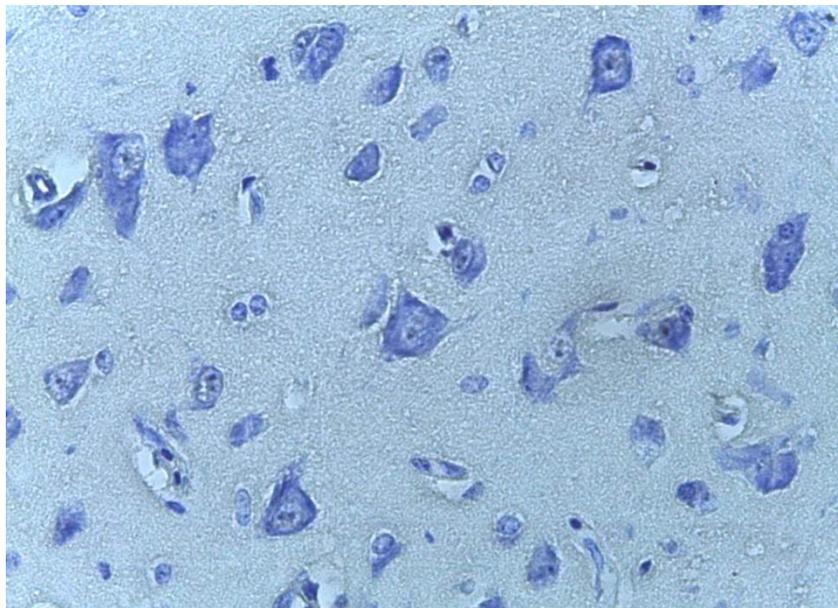


Рисунок 48. Полиморфизм клеток в ткани конечного мозга цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток. Окраска по Нисслю. Ув. $\times 630$.

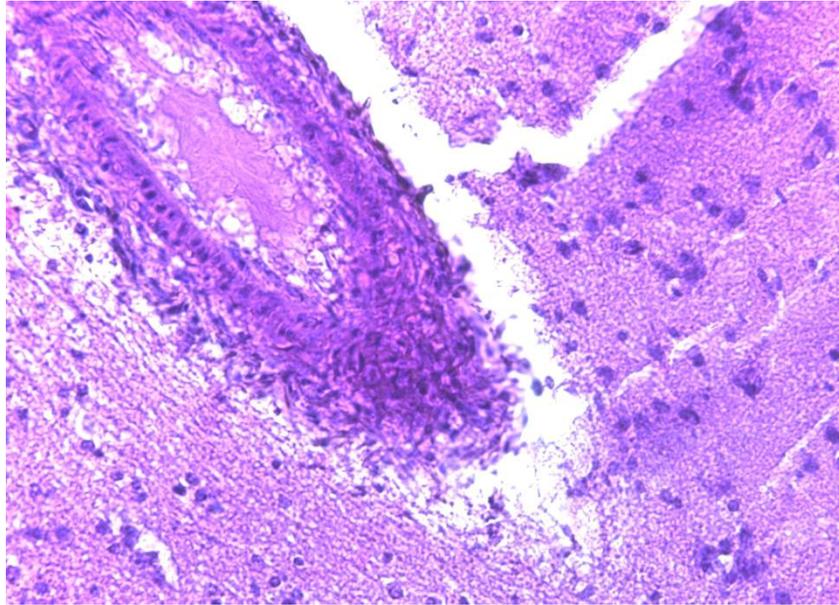


Рисунок 49. Кровеносный сосуд артериального типа цыпленка-бройлера в возрасте 38 суток. Гипертрофия и разволокнение слоев стенки сосуда. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

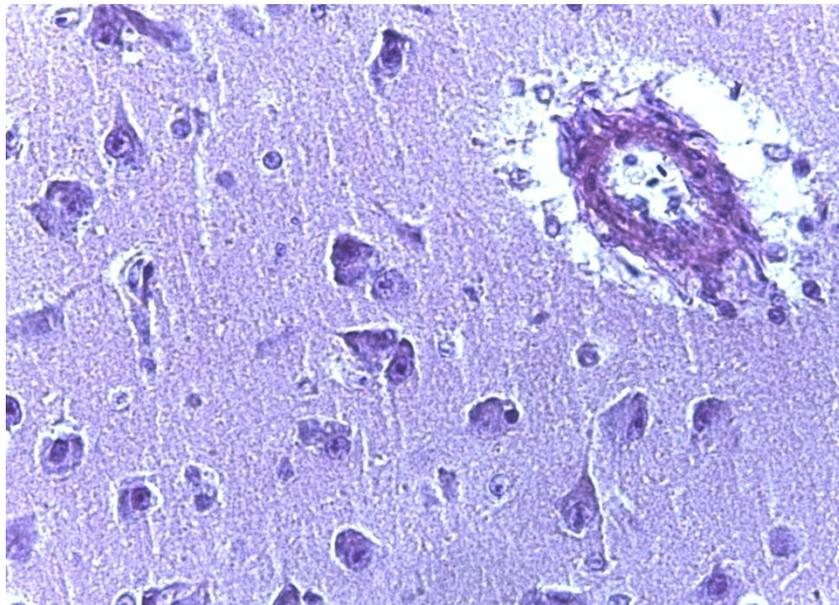


Рисунок 50. Кровеносный сосуд артериального типа в конечном мозге цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток. Периваскулярный отек. Окраска по Ван-Гизону с фуксином. Ув. $\times 630$.

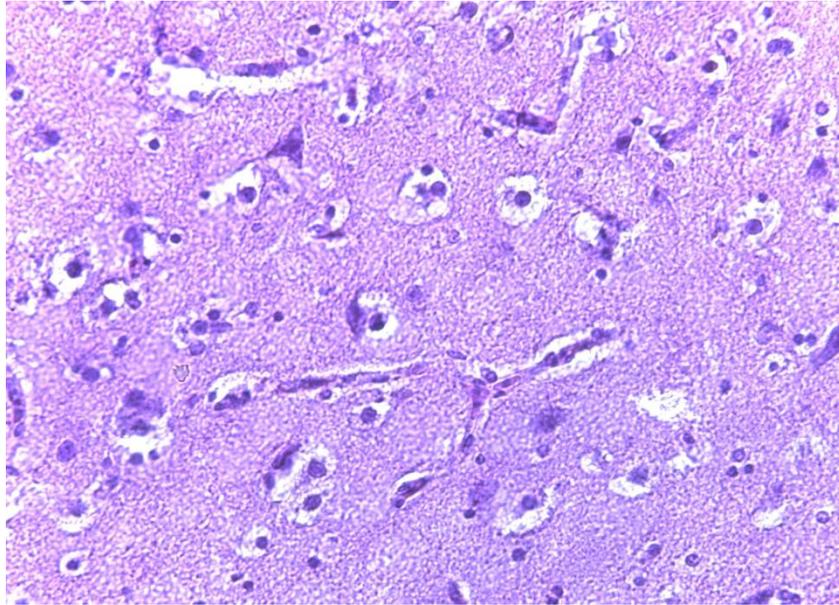


Рисунок 51. Перичеллюлярный отёк в конечном мозге цыпленка-бройлера в возрасте 36 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

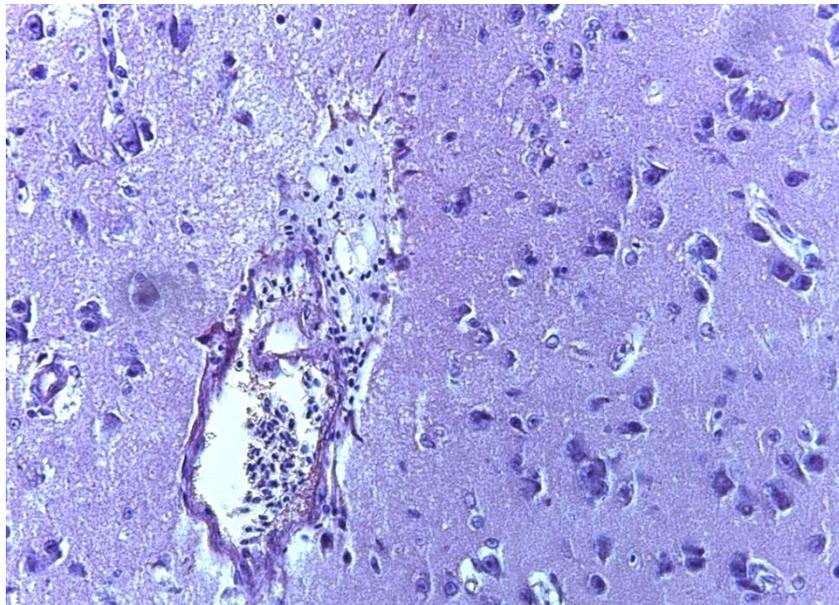


Рисунок 52. Диапедез эритроцитов и плазмы через стенку кровеносного сосуда в конечном мозге цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток.. Окраска по Ван-Гизону с фуксином. Ув. $\times 400$.

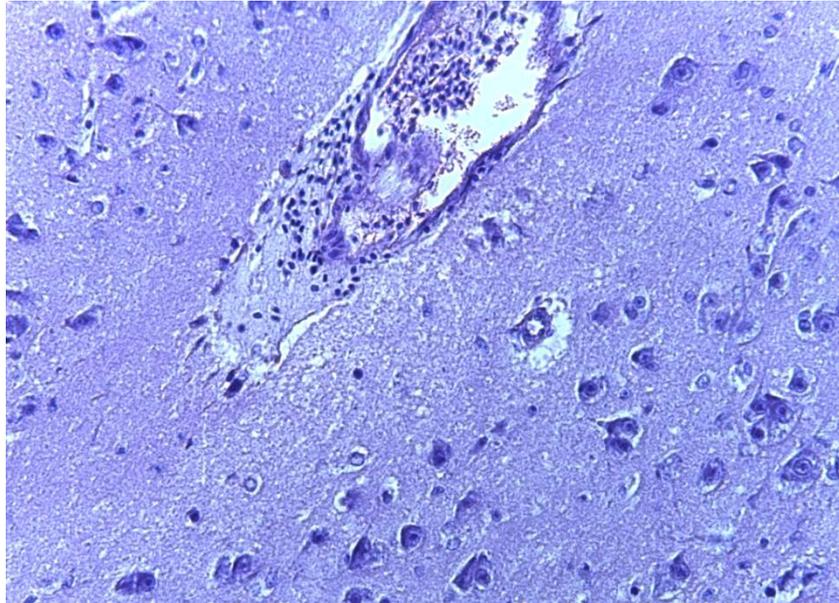


Рисунок 53. Диapedез эритроцитов и плазмы через стенку венозного сосуда в конечном мозге цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

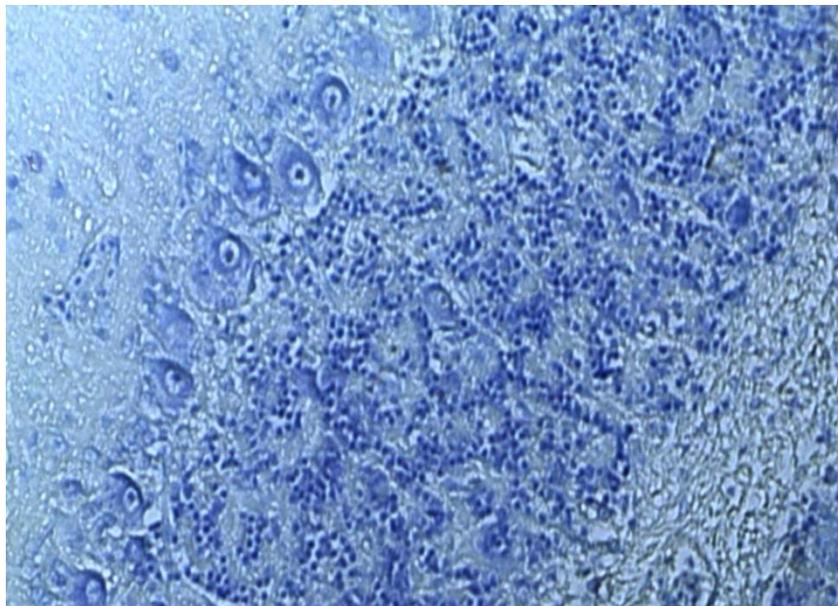


Рисунок 54. Грушевидные клетки в коре мозжечка цыпленка-бройлера в возрасте 36 суток. Окраска по Нисслю. Ув. $\times 200$.

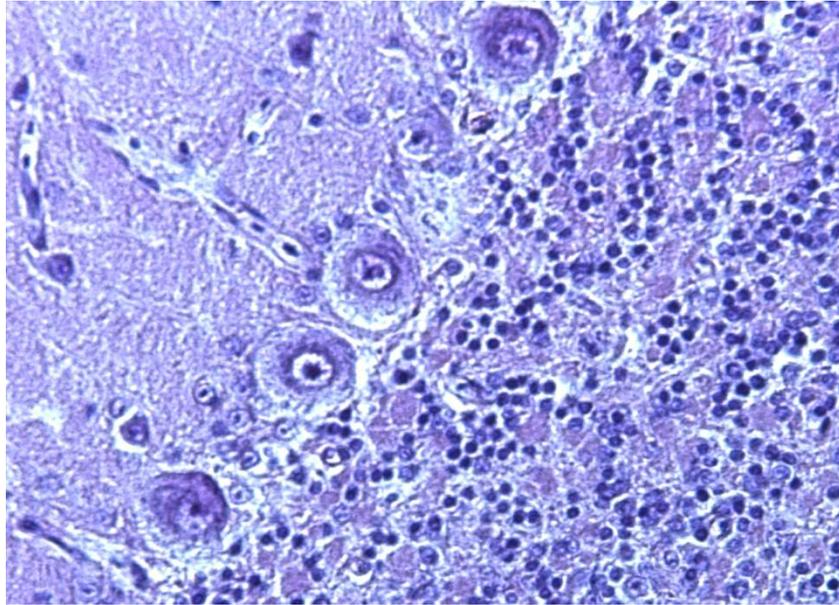


Рисунок 55. Перинуклеарный отек в зоне грушевидных клеток цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток. Окраска по Ван-Гизону с фуксином. Ув. $\times 400$.

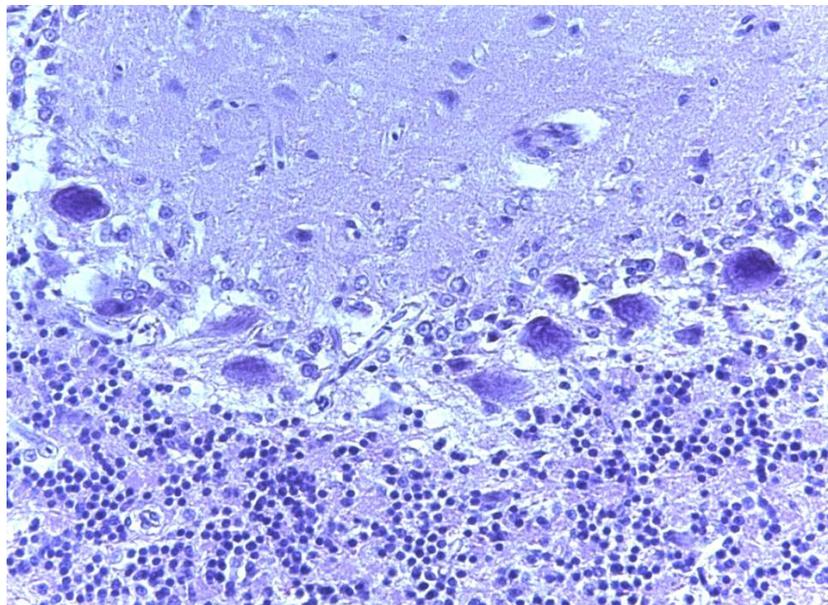


Рисунок 56. Гиперхромные грушевидные нейроны в коре мозжечка цыплят-бройлеров в возрасте 40 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 400$.

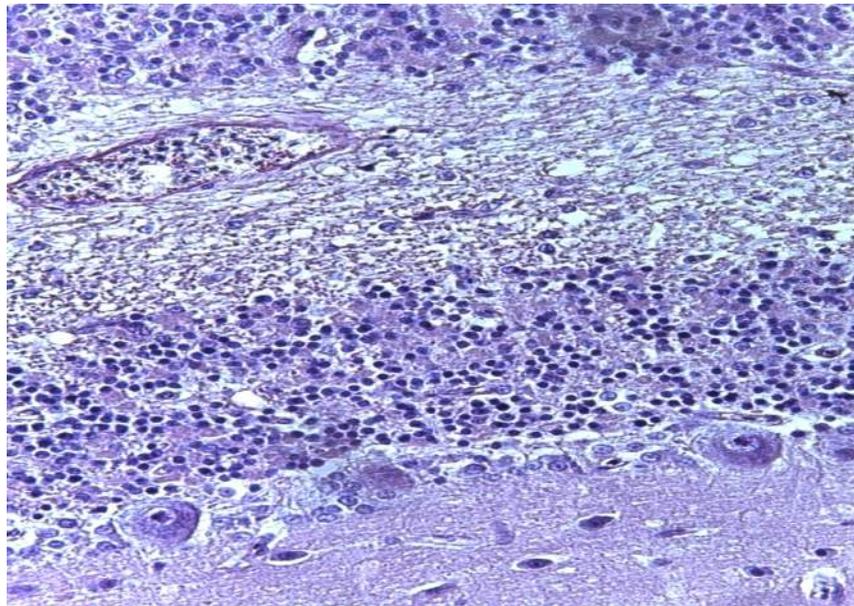


Рисунок 57. Некротические процессы в грушевидных клетках коры мозжечка цыплят-бройлеров в возрасте 40 суток. Окраска по Ван-Гизону с фуксином. Ув. $\times 400$

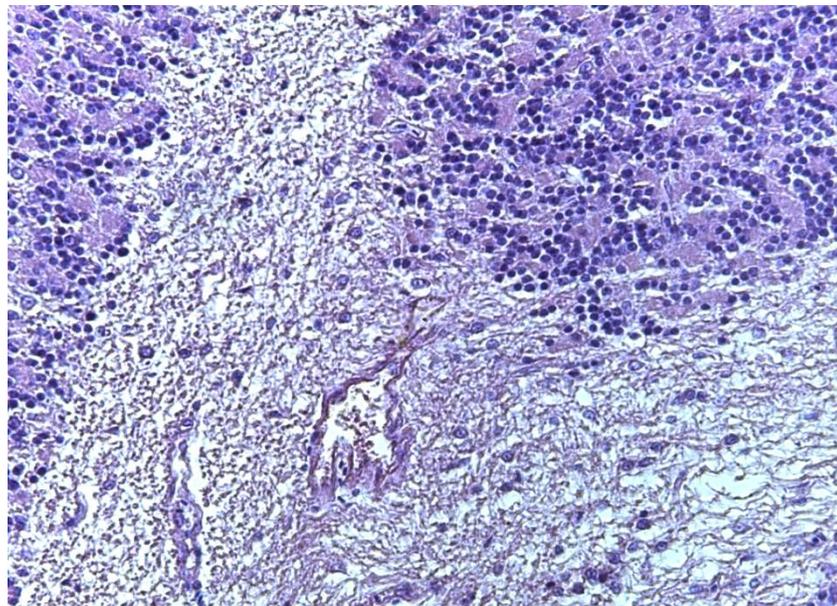


Рисунок 58. Мелкие вены в белом веществе мозжечка цыплят-бройлеров в возрасте 36 суток. Окраска по Ван-Гизону с фуксином. Ув. $\times 400$.

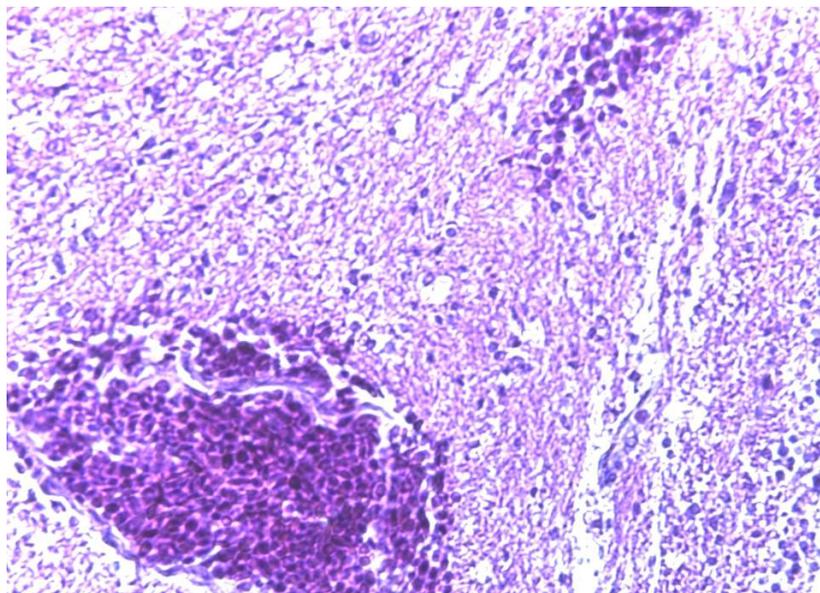


Рисунок 59. Диapedез эритроцитов за стенку сосуда венозного типа белом веществе мозжечка цыплят-бройлеров в возрасте 38 суток. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. $\times 630$.

3.8. Ультраструктура головного мозга и гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 36-40 суток

При ультрамикроскопическом исследовании препаратов, полученных от цыплят в возрасте 36-40 суток, отмечено сохранение структуры гематоэнцефалического барьера. На обзорном снимке виден кровеносный сосуд. Эндотелиоциты в сосуде плотно прилегают друг другу. На периферии сосудистой стенки находится перицит. Базальная мембрана непрерывная, волокнистая. Перицит имеет просветленную цитоплазму (рисунок 60). Выявлено большое количество участков с признаками выраженной деструкции и гибели клеток. В цитоплазме глиальных клеток видны либо участки опустошения, либо бесструктурные зернистые массы (рисунок 61). Митохондрии набухшие, отмечается частичная деструкция крист. В ядрах выявлено просветление нуклеоплазмы. Ядерная мембрана разрыхлена и частично разрушена (рисунок 62). Контакты сосудистой стенки с глиальными клетками и миелиновыми волокнами плотные, встречаются небольшие периваскулярные отеки (рисунок 63). Эндотелий набухший, выступает в просвет сосуда, местами перекрывающий просвет сосудов. Отмечается просветление и опустошение нуклеоплазмы ядер эндотелиоцитов, митохондрии набухшие, матрикс просветлен (рисунок 64).

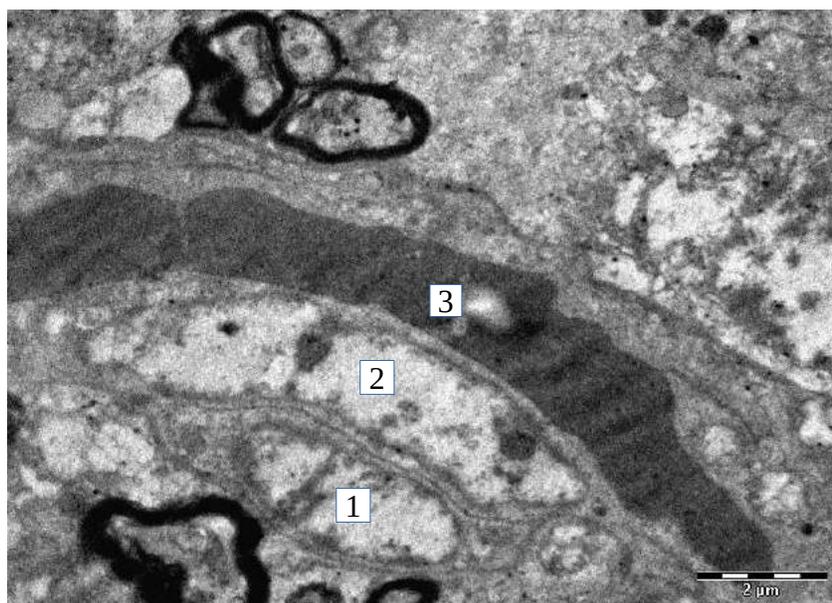


Рисунок 60. Обзорный снимок ГЭБ в конечном мозге цыпленка-бройлера кросса «Кобб-500» в возрасте 40 суток: 1-перицит, 2-эндотелиоцит, 3-просвет кровеносного сосуда. Ув.×7100.

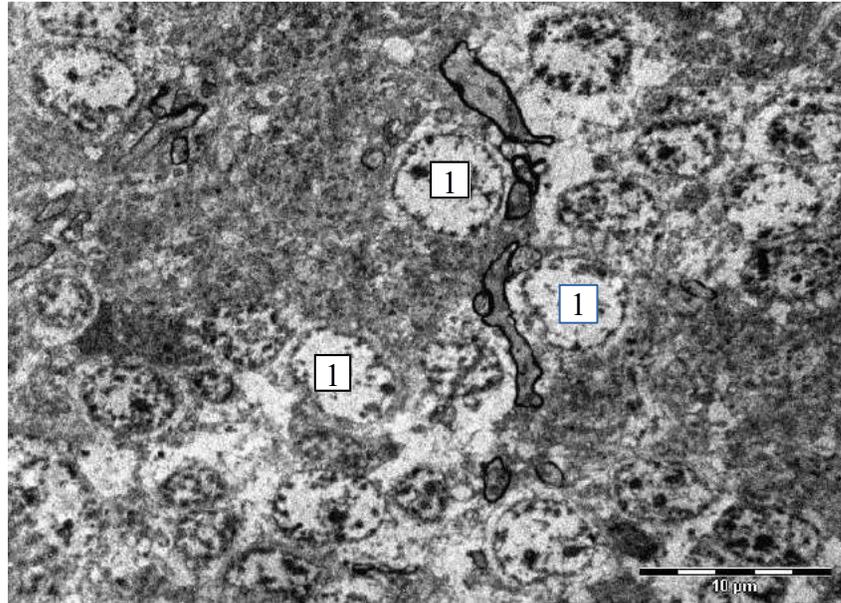


Рисунок 61. Деструкция глиальных клеток коры больших полушарий цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток: 1-глиальные клетки.

Ув.×2200.

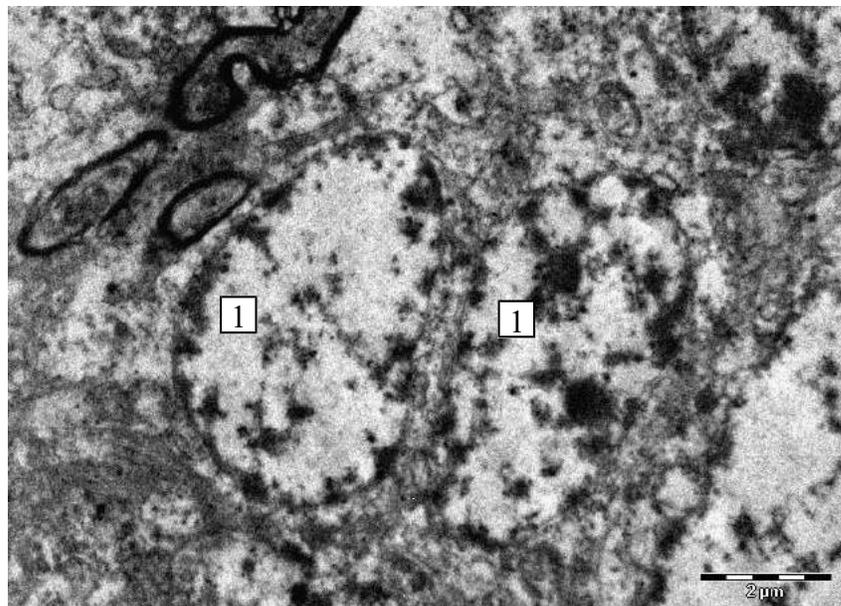


Рисунок 62. Деструкция нуклеоплазмы глиальных клеток цыпленка-бройлера в возрасте 40 суток: 1-глиальные клетки.

Ув.×7100.

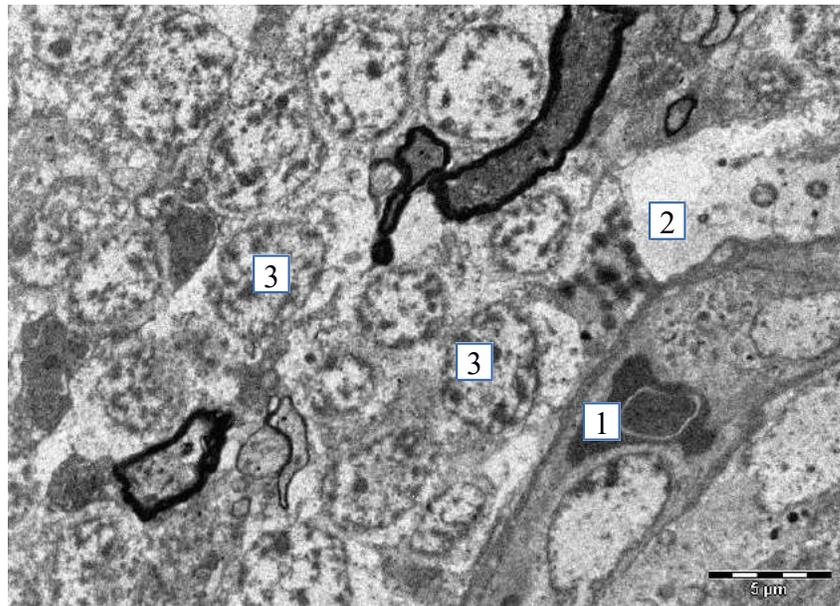


Рисунок 63. Периваскулярные и перицеллюлярные отеки в конечном мозге 40-суточного цыпленка-бройлера:

1-кровеносный сосуд, 2- периваскулярный отек, 3– глиальные клетки. Ув.×2800.

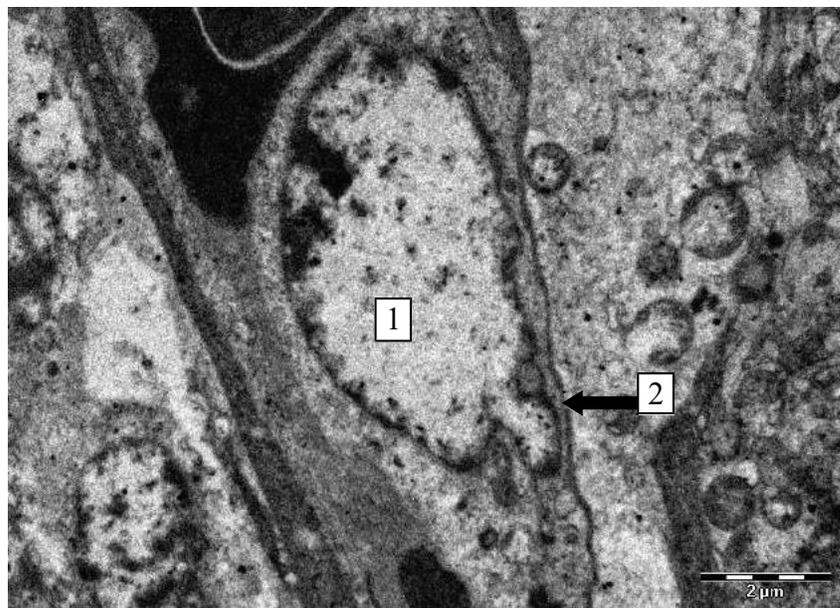


Рисунок 64. Эндотелиальная клетка капилляра мозжечка 40-суточного цыпленка-бройлера: 1-ядро эндотелиоцита, 2-базальная мембрана.

Ув. ×7100.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

4.1. Обсуждение полученных результатов

Изучение нервной системы является неотъемлемой частью изучения организма. Так как нервная система является интегрирующей и регулирующей системой. Её полноценное развитие и функционирование позволяет организму справляться с воздействием неблагоприятных факторов окружающей среды и активно приспосабливаться к меняющимся условиям. Так как организм цыпленка формируется за относительно короткий срок к моменту вылупления он должен иметь сформированную структуру и физиологическую состоятельность. В дальнейшем на организм цыпленка воздействует множество факторов окружающей среды, такие как изменения условий климата (освещенность, температура, влажность и др.), кормления и ветеринарные обработки (Б.Ф. Бессарабов, 1979-2012; В.И.Фисинин, 1989-2007 и др). Нервная система активно приспосабливается и изменяется под их действием (А.Г. Шутенков, 2011, А.С. Родимцев, 2004-2014 и др.). В структуре нервной ткани важное место занимает сосудистая система. По состоянию сосудистой системы можно определить общее состояние организма. Особенности строения сосудистой стенки не допускают проникновения чужеродных веществ к клеткам мозга, тем самым сохраняя гомеостаз (Л.И. Дроздова, 2004 и др).

Результаты наших исследований по изучению весовых характеристик массы тела, массы головы и массы головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте показывают увеличение абсолютной массы тела, а также массы головы и массы головного мозга. Так в суточном возрасте масса тела цыпленка-бройлера составила в среднем $37,52 \pm 1,66$ г, в возрасте 20-21 суток — $726,78 \pm 30,66$ г, а в возрасте 36-40 суток — $2004,43 \pm 75,21$ г. Это отражено в диаграмме 1.

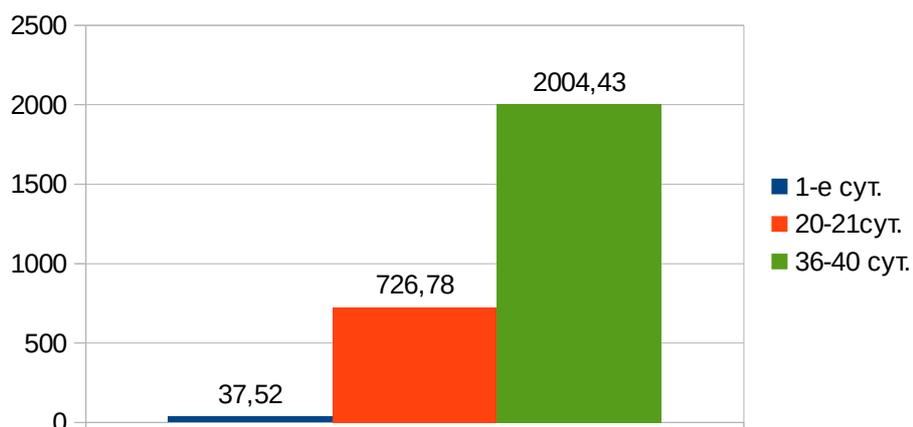


Диаграмма 1. Весовые показатели массы тела цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (г).

В среднем масса головы цыплят-бройлеров в суточном возрасте составила $4,88 \pm 0,24$ г, в возрасте 20-21 суток — $17,35 \pm 0,51$ г, а возрасте 36-40 суток — $42,95 \pm 1,51$ г. Данные показаны в диаграмме 2.

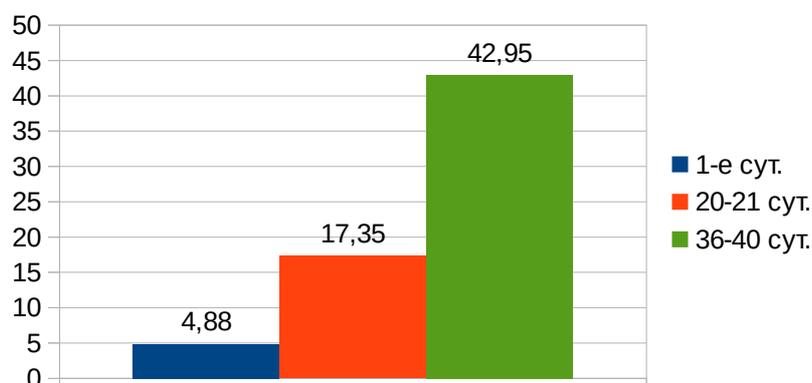


Диаграмма 2. Весовые показатели массы головы цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (г).

А головной мозг цыплят-бройлеров имел следующие весовые показатели: в суточном возрасте — $0,88 \pm 0,03$ г, в возрасте 20-21 суток — $1,9 \pm 0,04$ г, а возрасте 36-40 суток — $2,95 \pm 0,10$ г. Данные продемонстрированы в диаграмме 3.

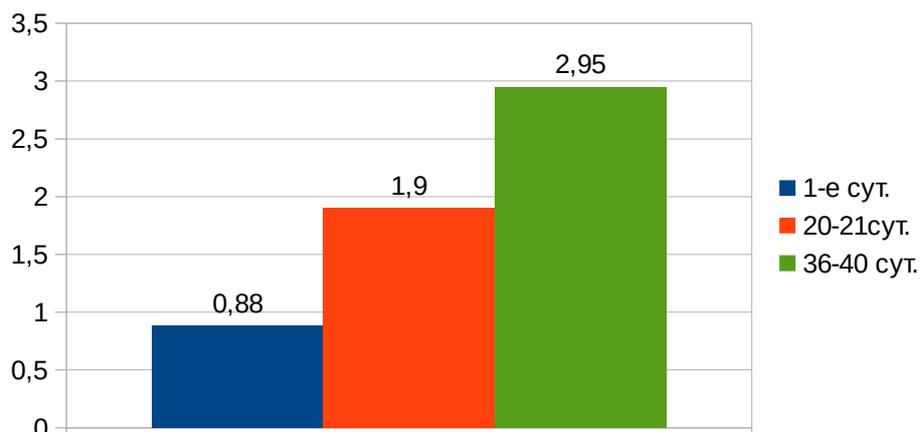


Диаграмма 3. Весовые показатели массы головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (г).

По соотношению массы головного мозга к массе тела мы видим её уменьшение, так в суточном возрасте это соотношение составляет 2,35%, в 20-21 сутки 0,26 %, а в возрасте 36-40 суток всего 0,14% (диаграмма 4), что согласуется с данными Т.Г. Сазиковой (1975).

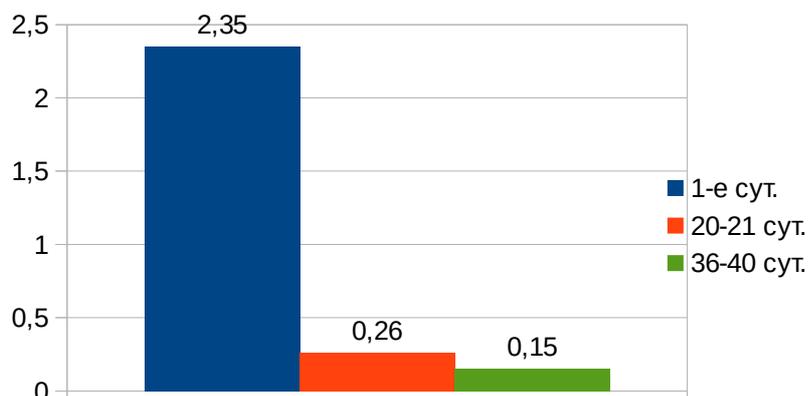


Диаграмма 4. Соотношение массы головного мозга к массе тела у цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (%).

Эта тенденция выявлена в наших исследованиях, проведённых на цыплятах-бройлерах кросса «Кобб-500», так как за относительно небольшой промежуток времени эта птица набирает большой вес. Органы нервной системы увеличиваются в массе, но не так быстро как костно-мышечный аппарат.

При морфометрическом исследовании гистологических препаратов конечного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» получены следующие результаты подсчета количества сосудов: в суточном возрасте их количество составило $6,13 \pm 1,28$ сосудов на единицу площади, в возрасте 20-21 суток – $5,80 \pm 1,69$, а в 36-40 суток - $4,66 \pm 0,97$ сосудов. Соотношение показано в диаграмме 5.

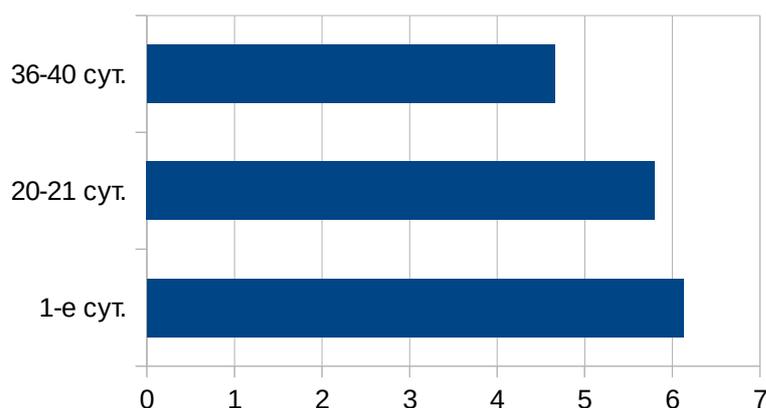


Диаграмма 5. Количество сосудов на единицу площади в коре больших полушарий цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (шт).

При

подсчете площади занимаемой сосудами, в ткани больших полушарий мы увидели следующую тенденцию: в суточном возрасте она составила $15204 \pm 8740,54$ мкм², в возрасте 20-21 суток - $18102 \pm 11051,14$ мкм², а в возрасте 36-40 суток $23794 \pm 11237,01$ мкм², что показано в диаграмме 6.

Это говорит о том, что в начале жизни цыпленка-бройлера в ткани головного мозга заложено большое количество мелких, малодифференцированных сосудов.

Затем в процессе жизнедеятельности сосуды начинают дифференцироваться, их стенка становится более сложной и увеличиваться в объеме.

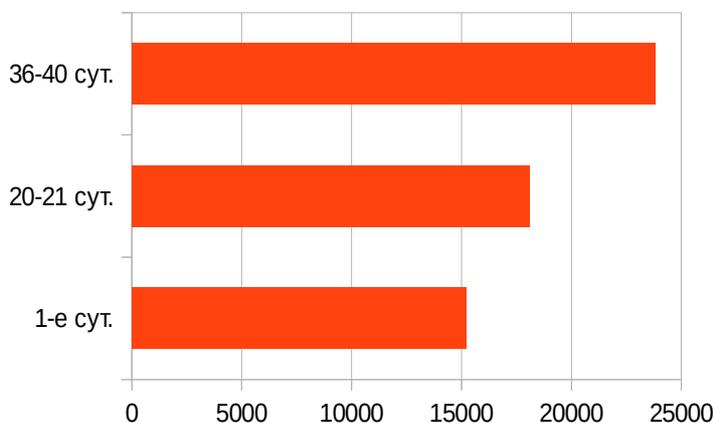


Диаграмма 6. Площадь занимаемая сосудами в коре больших полушарий цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (мкм²).

Так же увеличивается просвет сосудов. И в дальнейшем в поле зрения попадает все меньше сосудов, а те которые попадают в поле зрения, уже более объемные. Это говорит о росте головного мозга и об его активном функционировании. При изучении коры больших полушарий головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» мы выявили следующие слои: молекулярный, наружный зернистый, малых пирамидальных клеток, внутренний зернистый, больших пирамидальных клеток и слой полиморфных клеток, что согласуется с данными Ю.Ф. Юдичева (1999), и В.А. Гудина (2010). В коре мозжечка цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» выделено три следующих слоя: молекулярный, слой клеток Пуркинье (грушевидных) и зернистый слой, что согласуется с данными В.Ф. Вракина (1984). При подсчете клеток Пуркинье на единицу площади, мы заметили следующую закономерность: с возрастом количество клеток Пуркинье в поле зрения становится меньше. Так, если в суточном возрасте количество клеток составляет $34,93 \pm 1,44$ шт, а в возрасте 20-

21суток – $21,8 \pm 1,43$ шт, то в возрасте 36-40 суток – $14,93 \pm 1,29$ шт. Данные приведены в диаграмме 7.

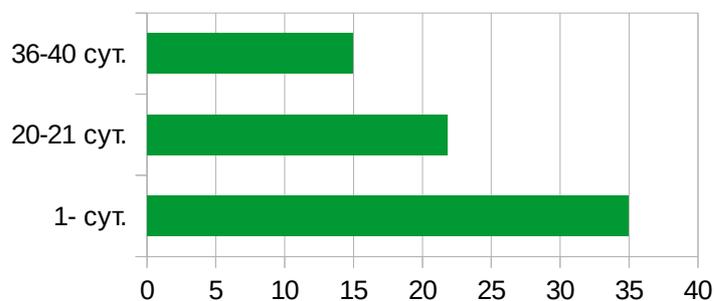


Диаграмма 7. Количество клеток Пуркинье в коре мозжечка цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрастном аспекте (шт).

Это может свидетельствовать о следующем: количество грушевидных клеток закладывается изначально в полном объеме, затем в процессе роста мозжечка клетки отстоят все дальше друг от друга, и попадают в поле зрения в меньших количествах, а к концу откорма даже же проявляются патологические процессы и происходит частичная гибель клеток Пуркинье.

При электронно-микроскопическом исследовании отделов головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» более детально изучена стенка кровеносных сосудов, участвующая в формировании гематоэнцефалического барьера. У суточных цыплят гематоэнцефалический барьер имеет вполне сформированную структуру. Имеют место такие элементы барьера как: плотно прилегающие друг к другу эндотелиоциты, структурированная и непрерывная базальная мембрана, и глиальные клетки прилежащие к стенке сосуда. При детальном рассмотрении эндотелиоцитов хорошо просматриваются ядра клеток, контуры их ровные, оформленные. Так же просматриваются другие внутриклеточные органеллы, такие как митохондрии и эндоплазматическая сеть. Прилежащие глиальные клетки чаще всего представлены ножками астроцитов и микроглией. Эти клетки располагаются в непосредственной близости к

капиллярам и плотно прилегают к ним. В некоторых клетках отмечено некоторое просветление цитоплазмы, возможно, это связано с незрелостью головного мозга цыплят в этом возрасте. При ультрамикроскопическом исследовании мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 20-21 суток отмечено, что ткани становятся более дифференцированными, чем у суточных цыплят. Межклеточные контакты плотные. В стенке кровеносных сосудов отчетливо просматриваются все элементы гематоэнцефалического барьера: эндотелиоциты плотно прилежащие друг к другу, базальная мембрана однородная, плотная, оформленная, на периферии сосудистой стенки отчетливо просматриваются перициты, они имеют более плотную осмиофильную структуру. Данные о непосредственном контакте нейронов с сосудистой стенкой весьма противоречивы. И только в исследованиях D.J. Vegley и соавт.(2000) и F.L. Cardozo и соавт.(2010) в тканях головного мозга человека выявлен этот феномен. Нашими ультрамикроскопическими исследованиями в ткани головного мозга цыплёнка-бройлера кросса «Кобб-500» обнаружены такие нейроны, непосредственно контактирующие с сосудистой стенкой, что подтверждает данные этих исследователей. Глиальные клетки плотно прилегают к сосуду и окружают его. На некоторых участках обнаруживаются небольшие локальные отеки и просветление цитоплазмы.

При ультрамикроскопическом исследовании препаратов, полученных от цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» в возрасте 36-40 суток, отмечено большое количество участков с признаками выраженной деструкции и гибели клеток. В цитоплазме глиальных клеток видны участки опустошения, либо бесструктурные зернистые массы. Митохондрии набухшие, отмечается частичная деструкция крист. В ядрах выявлено просветление нуклеоплазмы. Ядерная мембрана разрыхлена. Контакты сосудистой стенки с глиальными клетками плотные, встречаются небольшие периваскулярные отеки. Все элементы гематоэнцефалического барьера присутствуют: эндотелиоциты плотно прилегающие друг к другу, базальная мембрана, перициты, глиальные клетки

плотно прилежащие к сосудистой стенке. В некоторых сосудах эндотелий набухший, выступает в просвет сосуда, местами перекрывая его. Отмечается просветление и опустошение нуклеоплазмы ядер эндотелиоцитов.

В целом строение гематоэнцефалического барьера однотипно со строением такового у млекопитающих, описанным такими учеными как Л.С.Штерн (1967), J.M. Lefaucoinner (1989), П.А. Мотавкин (1981-2012) и рядом других ученых.

Проанализировав гистологические и ультрамикроскопические препараты головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» разного возраста на наличие патологических процессов, было отмечено следующее: у суточных цыплят какие-либо серьезные повреждения мозга отсутствуют. Отмечена небольшая вакуолизация ткани головного мозга, просветление цитоплазмы клеток. Возможно, это связано с незрелостью мозга. У цыплят-бройлеров в возрасте 20-21 суток количество патологических процессов так же незначительно. Некоторые клетки головного мозга имели стертую структуру, иногда встречались клетки - тени, очагово обнаружены изменения дегенеративного характера. Отеки встречались реже, чем у цыплят-бройлеров суточного возраста. Стенка некоторых крупных сосудов была гипертрофирована и разволокнена. Изучая гистологические и ультрамикроскопические препараты головного мозга цыплят-бройлеров в возрасте 36-40 суток были выявлены дегенеративные процессы в клетках глии. Структура цитоплазмы изменена, органеллы деформированы. Вокруг сосудов артериального типа часто встречался периваскулярный отек. Нейропиль вокруг сосудов находился в состоянии вакуолизации и отека. Вокруг некоторых венозных сосудов отмечен диапедез эритроцитов, а так же выход плазмы и скопление её в периваскулярном пространстве, что свидетельствует о повышении проницаемости сосудистых мембран. Эндотелий в большинстве случаев деформирован, нарушены плотные контакты, он отслаивался и слущивался в просвет сосудов. В ткани мозжечка отмечены изменения в клетках Пуркинье, которые принимали округлую форму за счет отека в зоне расположения

этих клеток. В редких случаях встречались клетки в состоянии некроза по типу пикноза. Все эти процессы можно объяснить или не завершенным формированием головного мозга цыплят к этому возрасту или, что более вероятно, комплексом внешних воздействий на организм бройлера в процессе жизнедеятельности.

4.2. Выводы

1. В тканях головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» с суточного до 40-суточного возраста наблюдается увеличение массы головного мозга в процессе роста и взросления птицы. В суточном возрасте его масса составила в среднем $0,88 \pm 0,03$ г, в возрасте 20-21 суток - $1,9 \pm 0,04$ г, а возрасте 36-40 суток - $2,95 \pm 0,1$ г.

2. Соотношение массы тела и массы головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» пропорционально уменьшается в процессе взросления птицы. В суточном возрасте это соотношение составило 2,35 %, в возрасте 20-21 суток - 0,26%, а возрасте 36-40 суток - 0,15 %.

3. В головном мозге цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» выявлена тенденция уменьшения количества кровеносных сосудов на единицу площади ткани конечного мозга, но увеличение средней площади, занимаемой ими и совершенствование их дифференцировки. В суточном возрасте количество сосудов составило в среднем $6,13 \pm 1,28$ шт, а средняя площадь равна $15204 \pm 8740,54$ мкм², в возрасте 20-21 суток количество сосудов было $5,8 \pm 1,69$ и средняя площадь которую они занимали составляет $18102 \pm 11051,14$ мкм². В возрасте 36-40 суток количество сосудов снижается до $4,66 \pm 0,37$, средняя занимаемая площадь равна $23739 \pm 11237,01$ мкм².

4. Количественные изменения, выявленные в грушевидных нейронах мозжечка цыплят-бройлеров в возрастном аспекте, свидетельствуют об уменьшении их количества на единицу площади к 40-суточному возрасту. Так в суточном возраста количество этих клеток было в среднем $34,93 \pm 1,44$, в возрасте 20-21 суток - $21,8 \pm 1,14$, а возрасте 36-40 суток - $14,93 \pm 1,29$.

5. Ультрамикроскопическим методом исследования головного мозга цыплят-бройлеров кросса «Кобб-500» установлено характерное строение и организация

гематоэнцефалического барьера и его совершенствование в процессе роста и развития птицы.

6. Морфологические изменения в структурах мозга цыплят-бройлеров в конце технологического цикла указывают на проявление генетически запрограммированного некроза - апоптоза.

4.3. Практические предложения и рекомендации

Результаты исследований по морфологии, морфометрии и ультраструктуре головного мозга цыплят-бройлеров в разные периоды технологического цикла могут быть использованы:

- При написании соответствующих разделов по анатомии и гистологии птицы, учебных пособий, рекомендаций для специалистов по птицеводству, орнитологии, а так же в учебных курсах на биологическом, ветеринарном и зоотехническом факультетах высших учебных заведений;
- В научно-исследовательской работе для проведения экспериментальных исследований по изучению болезней центральной нервной системы.
- В производственных условиях при диагностике нарушений обмена веществ, авитаминозов и нейротропных инфекций.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Аврущенко, М.Ш. Морфологическое изучение клеток Пуркинье коры мозжечка собак / М.Ш. Аврущенко // Бюл. Эксперим. Биологии и медицины. -1981. – Т.92. - №9. – С.363- 366.
2. Автандилов, Г.Г. Медицинская морфометрия / Г.Г. Автандилов – М.:Медицина,1990 – 384 с.
3. Акаевский, А.И. Анатомия домашних животных: учеб. для вузов / А.И. Акаевский, Ю.Ф. Юдичев, С.Б. Селезнев; под редакцией С.Б. Селезнева. 6-е изд. – М.: Аквариум, 2006 – 638 с.
4. Александровская, О.В. Цитология, гистология и эмбриология: учеб.для вузов / О.В.Александровская, Т.Н. Радостина, Н.А. Козлов. – М.: Агропромиздат, 1987 – 448 с.
5. Алексеева, Н.В. Цитоархитектоника межполушарной асимметрии конечного мозга птиц: дисс... канд. биол. наук / Н.В. Алексеева. – Чебоксары,2008. – 208с.
6. Алмазов, И.В. Атлас по гистологии и эмбриологии / И.В. Алмазов, Л.С. Сутулов. – М.:Медицина,1978 – 543 с.
7. Анатомия домашних животных: учеб. для вузов / Под редакцией И.В. Хрустальной. -3-е изд., испр. – М.: Колос,2000 -704с.
8. Анатомия животных: учебник /В.И. Боев, И.А. Журавлева, Г.И. Брагин. – М.:ИНФРА-М, 2014. – 352с.
9. Ангиогенез. Образование, рост, развитие кровеносных сосудов / В.В. Куприянов и др. – М.:Квартет,1993 – 170 с.
10. Андреева, Н.Г. Структурно-функциональная организация нервной системы: учебное пособие / Н.Г. Андреева. – СПб.: Изд-во С-Петербур. ун-та, 2003 – 360 с.

11. Андреева, Н.Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н.Г. Андреева, Д.К. Обухов. – СПб.: «Лань»,1999. – 384 с.
12. Бакулин, В.А. Болезни птиц / В.А. Бакулин. – СПб, 2006. - 688 с.
13. Басел, Абель Наем Абдель Вахаб Направленный транспорт антиамнестических средств через гематоэнцефалический барьер: дисс... канд. фарм. наук /Басел Абель Наем Абдель Вахаб. – Старая Купавна,2005. – 123 с.
14. Бевзюк, Д.В. Сравнительная морфологическая характеристика головного мозга птиц в связи с их образом жизни : автореф. дисс... канд. биол. нау. /Д.В. Бевзюк. – Черновцы,1967. – 19 с.
15. Бессарабов, Б.Ф. Ветеринарно-санитарные мероприятия по профилактике болезней птиц / Б.Ф Бессарабов.– М.: Россельхозиздат, 1983 – 193 с.
16. Бессарабов, Б.Ф. Задачи науки по увеличению продуктивного периода и резистентности кур-несушек / Б.Ф Бессарабов // Ветеринария. – 1979. - № 10. – С.62-65.
17. Бессарабов, Б.Ф. Птицеводство и технология производства яиц и мяса птицы / Б.Ф. Бессарабов, Э.И. Бондарев, Т.А. Столяр – СПб.: «Лань»,2005 – 352с.
18. Бессарабов, Б.Ф. Технология производства яиц и мяса птицы на промышленной основе / Б.Ф. Бессарабов, А.А. Крыкалов, Н.П. Могильда. – СПб.: «Лань»,2012 – 336 с.
19. Блинов, Д.В. Общность ряда нейробиологических процессов при расстройствах деятельности ЦНС /Д.В. Блинов // Эпилепсия и пароксизмальные состояния. – 2011. – Т.3. - №2. – С.28-33.
20. Богословская Л.С. Материалы по морфологии конечного мозга птиц. – В кн.: Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц / Л.С. Богословская. - М.:МГУ,1971. – С.53-55.
21. Богословская, Л.С. Анатомия мозга и цитоархитектоника больших полушарий пингвинов //Сенсорные системы и головной мозг птиц. / Л.С. Богословская, Е.Л. Крушинская. – М.:Наука,1980. – С.180-195.

22. Богословская, Л.С. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных / Л.С. Богословская, Г.И. Поляков. – М.: Наука, 1981. – 159 с.
23. Бредбери, М. Концепция гематоэнцефалического барьера / М. Бредбери // Пер с англ. – М., 1983. – 480 с.
24. Буяров, В.С. Интенсивные технологии производства яиц и мяса птицы: учебное пособие / В.С. Буяров, Ю.Б. Феофилова, И.Н. Лаушкина. – Орел: Изд-во Орловского ГАУ, 2009 – 212 с.
25. Буяров, В.С. Откорм бройлеров: разные сроки и параметры / В.С. Буяров // Птицеводство. – 2004. - №11. – С.2-4.
26. Быков, В.Л. Частная гистология человека: учеб. пособие / В.Л. Быков. – СПб.: Сотис, 1999 – 300 с.
27. Васильев, Ю.Г. Цитология, гистология, эмбриология / Ю.Г. Васильев, Е.И. Трошин, В.В. Яглов. - Изд. 2-е, испр. - М.: «Лань», 2013. – 576 с.
28. Влияние витамина Е на проницаемость гематоэнцефалического барьера гипоталамуса и продолговатого мозга в постнатальном онтогенезе / А.В. Котельников // Успехи современного естествознания. – 2004. - № 11. – С.28-29.
29. Возрастная гистология : Учебное пособие / А.С. Пуликов и др. – Ростов н / Д.: Феникс; Красноярск : Издательские проекты, 2006. – 176 с.
30. Володичева, Т.Б. Структурно-метаболическая организация нейронной популяции добавочного гиперстиатума птиц различных сред обитания: дисс... канд. биол. наук / Т.Б. Володичева. – Омск, 2004. – 247 с.
31. Воронин, Л.Г. Физиология высшей нервной деятельности / Л.Г. Воронин. – М.: Изд-во МГУ, 1979. - 325 с.
32. Воронов, Л.Н. К изучению архитектоники полей головного мозга некоторых врановых птиц / Л.Н. Воронов // Тез. Всесоюзн. орнит. конф. – Ленинград, 1986. – 135-136 с.

33. Воронов, Л.Н. Морфологическое развитие конечного мозга птенцов серой вороны / Л.Н. Воронов, Л.С. Богословская, Е.Г. Маркова // Зоологический журнал. -1996. - Т.75. - №12.- С.1828-1841.
34. Воронов, Л.Н. Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц / Л.Н. Воронов. – М.: МГУ,2003 – 210 с.
35. Воронов, Л.Н. Морфофизиологическое совершенствование органов птиц в связи с развитием их рассудочной деятельности: дисс... доктора биол. наук / Л.Н. Воронов. – Казань,2004 – 341 с.
36. Воронов, Л.Н. Особенности сообществ нейронов в конечном мозге некоторых птиц / Л.Н. Воронов // Экспериментальная и прикладная морфология. – Чебоксары. Изд-во ЧГУ,1988. – С.7-9.
37. Воронов, Л.Н. Сравнительное анализ структуры и функции высших центров конечного мозга птиц /Л.Н. Воронов // Труды Ульяновского педагогического университета. – Ульяновск,1998с – С.120-122.
38. Воронов, Л.Н. Сравнительное изучение морфологии конечного мозга врановых птиц в связи с их пищевой специализацией /Л.Н. Воронов, Л.С. Богословская, Е.Г. Маркова //Зоологический журнал. -1994. - Т.7. - №10.- С.82-97.
39. Воронов, Л.Н. Сравнительный анализ структурно-функциональных компонентов конечного мозга птиц в связи с развитием их элементарной рассудочной деятельности / Л.Н. Воронов, М.Л. Самсонов, Н.М. Романова, Г.Н. Исаков // Вестник ЧГПУ им. И.М. Яковлева. – 2010. - №1 (65). – С.28-30.
40. Воронов, Л.Н. Эволюция поведения и головного мозга птиц / Л.Н. Воронов. – Чебоксары: ЧГПУ,2004 – 278 с.
41. Воронов, Л.Н. Эколого-морфологические особенности конечного мозга птиц антропогенного ландшафта / Л.Н. Воронов // Сезонные перемещения и стр. популяций наземн. позв. жив – М.: Изд-во МПГИ им. Ленина,1988 – С.109-114.

42. Вракин, В.Ф. Анатомия и гистология домашней птицы: учеб. пособие для вызов / В.Ф. Вракин, М.В. Сидорова. – М.: Колос, 1984. – 288 с.
43. Ганнушкина, И.В. Функциональная ангиоархитектоника головного мозга / И.В. Ганнушкина, В.П. Шафранова, Т.В. Рясина – М.: Медицина, 1977. – 240 с.
44. Гематоэнцефалический барьер / И.А. Беляева, Е.И. Гусев, В.П. Чехонин и др. // Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. – 1999. - №8. – С.57-61.
45. Гематоэнцефалический барьер в практической нейрохирургии / В.В. Лебедев // Нейрохирургия. – 2006. - №2. – С.6-11.
46. Гематоэнцефалический барьер и современные возможности управления им в эксперименте / В.С. Лычко, В.А. Малахов // Украинский неврологический журнал. – 2012 - №4(25). – С.033-038.
47. Гематоэнцефалический барьер как часть нейро-иммуно-эндокринной системы / В.А. Малахов, В.С. Лычко, К.В. Грецких // Украинский неврологический журнал. – 2014. - №1(30). – с.25-30.
48. Гематоэнцефалический барьер. Часть 1. (Эмбриогенез, клеточная и субклеточная биология плотных контактов эндотелиоцитов) / И.А.Рябухин, Т.Б. Дмитриева, В.П. Чехонин // Нейрохимия. – 2003.- Т.20. - №1.- С.12-23.
49. Герасимов, А.Е. Цитоархитектонические особенности конечного мозга трясогузки белой (*Motacilla alba*) и зяблика обыкновенного (*Fringilla coelebs*) / Герасимов А.Е., Л.Н. Воронов // Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. И.Я. Яковлева. – 2012. - №2-1. - С.31-33.
50. Гистология (введение в патологию): учеб. для вузов / Под ред.Э.Г. Улумбекова, Ю.А. Чельшева. - М.: ГЭОТАР Медицина, 1998. – 960 с.
51. Гистология, цитология и эмбриология: учеб. пособие / Т.М. Студеникина, Т.А. Вылегжанина и др.; Под ред. Т.М. Студеникиной – М.: ИНФРА-М, 2013. - 574 с.

52. Гистология: учеб. пособие для вузов / Под ред. В.Г.Елисеева, Ю. И. Афанасьевой, Н.А. Юриной. – М.: Медицина, 1983 – 592 с.
53. Гудин, В.А. Физиология и этология сельскохозяйственной птицы / В.А. Гудин, В.Ф. Лысов, В.И. Максимов. – М.: Изд-во Лань, 2010. – 336 с.
54. Гунин, А.Г. Гистология в таблицах и схемах. Гистология за день: учеб. пособие для вузов / А.Г. Гунин. – М.: ООО «Медицинское информационное агентство», 2005. – 194 с.
55. Гурин, В.Н. Организация микроциркуляторного русла сосудистого сплетения боковых желудочков мозга кроликов / В.Н. Гурин, Л.И. Арчакова // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. – 1991. - № 77(9). – С.150-157.
56. Давыдов, В.М. Ресурсосберегающие технологии производства птицеводческой продукции / В.М. Давыдов, А.В. Мальцев, И.П. Спиридонов – Омск, Сиб НИИ птицеводства, 2004- 352 с.
57. Данилов, И.В. Мозг и внешняя среда / И.В. Данилов. - Изд. «Медицина», ленинградское отд-е, 1970. - 157 с.
58. Действие ионизирующего облучения в малых дозах на проницаемость гематоэнцефалического барьера / В.Н. Ильичева, В.Н. Ушакова // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2013. – Т.47. - № 6. – С.46-49.
59. Донкова, Н.В. Развитие головного мозга, печени и почек у цыплят / Н.В. Донкова // Ветеринария. – 2004. - №9. – С.45.
60. Дроздова Л.И. Гистогематические барьеры и их роль в патологии / Л.И. Дроздова // Омский научный вестник. -2004.-С.179-180.
61. Ермолаева, Ф.Л. Выращивание молодняка птицы яичных пород / А.Н. Ермолаева, М.А. Асриян. – М.: Колос, 1976 - 144 с.
62. Заварзин, А.А. Основы частной гистологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных / А.А. Заварзин. Изд-во «Наука» Ленинградское отд., 1976 – 411 с.

63. Заварзин, А.А. Руководство по гистологии / А.А. Заварзин, С.И. Щелкунов. - Изд.7 перераб. и доп. – Медгиз. Ленингр. отд-е, 1954 – 689с.
64. Индустриальная технология производства яиц / В.А. Агеев, М.А. Асриян, С.А. Воробьев и др. – М.:Россельхозиздат,1984. – 254 с.
65. Карамян, А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных / А.И. Карамян. - М.: Наука, 1976. – 218 с.
66. Кассиль, Г.Н. Гематоэнцефалический барьер / Г.Н.Кассиль. – М. Изда-во АН СССР , 1963.
67. Климов, А.Ф. Анатомия домашних животных: учеб. для вузов /А.Ф.Климов, А.И. Акаевский. - Изд.8-е. – СПб.: «Лань»,2011 – 1040 с.
68. Козлов, Н.А. Общая гистология. Ткани домашних млекопитающих: учебное пособие / Н.А. Козлов. – СПб.: «Лань»,2004. – 224с.
69. Козлов, Н.А. Частная гистология домашних животных: учебное пособие / Под ред. В.В. Яглова. – М.: «Зоомедлит»,2007. – 279 с.
70. Константинов, В.Ю. Особенности цитоархитектоники конечного мозга птиц семейства вьюрковые (FRINGILLIDAE): дисс... канд. биол. наук / В.Ю. Константинов. – Чебоксары,2013. – 175 с.
71. Константинов, В.Ю. Пространственное расположение клеток конечного мозга клеста-еловика (*Loxia curvirostra*) / В.Ю. Константинов, Л.Н. Воронов // Фундаментальные исследования. – 2011. - №10. – С.586-589.
72. Котельников, А.В. Роль витамина Е в регуляции проницаемости гистогематических барьеров на разных этапах постнатального онтогенеза: дисс... доктора биол. наук / А.В. Котельников. – Астрахань,2005 – 277 с.
73. Кочетова, О.В. Морфология гематоэнцефалического барьера при экспериментальном и спонтанном хламидиозе животных: дисс...канд. вет. наук / О.В. Кочетова. – Тюмень,2010. – 124с.
74. Кочетова, О.В., Татарникова Н.А. Повреждение сосудов конечного мозга при хламидиозе //Аграрный вестник Урала. - 2011.- № 12-2(92). - С. 31-32

75. Кочиш, И.И. Биология сельскохозяйственной птицы / И.И. Кочиш, Л.И. Сидоренко, В.И Щербатов – М.: КолосС, 2005 – 203 с.
76. Крушинский, Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности / Л.В. Крушинский. – М.: Изд-во МГУ,1986. – 270 с.
77. Кузнецов, С.Л. Гистология, цитология и эмбриология: учебное пособие / С.Л. Кузнецов, Н.Н. Мушкамбаров. - М.: ООО «Медицинское информационное агентство», 2005. - 600 с.
78. Курепина, М. М. Мозг животных / М.М. Курепина. – М.: Наука,1981. – 146 с.
79. Куффлер, С, Николс, Дж. От нейрона к мозгу /Перевод с англ. доктора биологических наук М.А. Каменской /Под ред. доктора биологических наук Л.Г. Магазанина. – М.: «Мир»,1979. – 439с.
80. Лысов, В.Ф. Особенности функциональных систем и основы этологии сельскохозяйственной птицы / В.Ф. Лысов, В.И. Максимов.– М.: Агроконсалт, 2003. – 96 с.
81. Малашиха, Ю.А. Иммунный барьер мозга (иммунология и иммунопатология спинномозговой жидкости) / Ю.А. Малашиха. – М.: Медицина,1986. – 157 с.
82. Международная гистологическая номенклатура (на латинском, русском и английском языках) / Под ред. В.В. Семченко, Р.П. Самусева, М.В. Моисеева и З.Л. Колосовой.- Омск: Омская медицинская академия,1999.-156 с.
83. Мелехин, Г.П. Физиология сельскохозяйственной птицы / Г.П. Мелехин, Н.Я. Гридин. – М.:Колос,1977 – 63 с.
84. Меркулов, Г.А. Курс патогистологической техники / Г.А. Меркулов. – Л.1969. – 340 с.
85. Микроклимат и продуктивность птицы / В.Мельник // Животноводство России. – 2014. - №5. – С.12-15.

86. Микроклимат и продуктивность птицы / В.Мельник // Животноводство России. – 2014. - №4. – С.5-8.
87. Молошкин, С. Кормление кур-несушек – поиск компромисса / С. Молошкин // Птицеводство. – 2001. - №4.- с.28-29.
88. Моргун, А.В. Основные функции гематоэнцефалического барьера / А.В. Моргун // Сибирский медицинский журнал (г. Иркутск). - 2012. – Т.109. - №2. – С.5-8.
89. Морфологические проявления нарушения проницаемости гематоэнцефалического барьера в диффузной глиоме головного мозга / А.С. Балканов, В.П. Черников, Т.А. Белоусова, А.М.Киселев // Клиническая морфология. - 2014. - №1. – С.8-12.
90. Морфология магистральных артерий ствола головного мозга / В.Н. Николаенко, Ю.А. Гладилина, О.А. Фомкина // Морфология, 2008. Т.133. - № 2. – С.96.
91. Морфофункциональные закономерности параметров филогении и экологических адаптаций в конечном мозге птиц / Л.Н. Воронов, В.Ю. Константинов, А.Е. Герасимов // Вестник ЧГПУ им. Яковлева. – 2012. - №4(76). – С.51-54.
92. Мотавкин, П.А. Гистофизиология сосудистых механизмов мозгового кровообращения / П.А. Мотавкин, В.М. Черток. – М.: Наука, 1994.
93. Мотавкин, П.А. Иннервация мозга / П.А. Мотавкин, В.М. Черток // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2008. - №3. – С.11-23.
94. Мотавкин П.А. Капилляры головного мозга / П.А. Мотавкин, А.В.Ломакин, В.М. Черток. – Владивосток: Из-во ДВНЦ АН СССР,1983. – 121 с.
95. Мотавкин, П.А. Сравнительная морфология сосудистых механизмов мозгового кровообращения у позвоночных / П.А. Мотавкин, Л.Д. Маркина-Палащенко, Г.Г. Божко. - М.: «Наука»,1981. – 203 с.
96. Нейрогенез / К.П. Будко и др. – М.: Наука,1985 – 271 с.

97. Никулеску, И. Цитология и патоцитология. Патоморфология нервной системы / И. Никулеску. - Бухарест, 1963. - С.15-133.

98. О зависимости структурного состояния мембран клеток головного мозга от уровня организации позвоночных / В.Б. Косткин, А.Д. Антипов, О.Л. Мараничева, Е.В. Розенгарт // Журн. Физиология. – 1999. – Т.365.- №1.- С.138-140.

99. О некоторых механизмах гомеостаза центральной нервной системы / В.И. Горбачева, А.В. Маньков, И.В. Христенко, А.В. Капустина // Бюллетень Восточно-Сибирского научного центра СО РАМН. – 2006. – С.52-55.

100. Обухов, Д.К. Современные представления о структурно-функциональной организации конечного мозга птиц / Д.К. Обухов // Труды С.-Пб. общ-ва естествоисп.. – 1996. – Т.76, вып. 5. – С.113-133.

101. Обухов, Д.К. Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных / Д.К. Обухов. – СПб.: Знак, 1999. – 203с.

102. Обухов, Д.К. Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных: дисс... доктора биол. наук в виде научного доклада / Д.К. Обухов. – Санкт-Петербург, 1999. – 206 с.

103. Обухов, Д.К. Эволюционная морфо-физиология базальных центров конечного мозга птиц / Д.К. Обухов, В.И. Миронова. – Минск.: Бизнесофсет, 2001. – С.143-146.

104. Оленев, С.Н. Конструкция мозга / С.Н. Оленев. – Л.: Медицина, 1987. – 209 с.

105. Организация конечного мозга серой вороны *Corvus corone cornix* / Л.В. Константинов, Д.К. Обухов // Русский орнитологический журнал. – 1999. - № 66. С.3-14.

106. Особенности проницаемости гематоэнцефалического барьера различных корковых формаций головного мозга при воздействии антропогенных факторов / В.Н. Ильичева, Д.А. Соколов, В.В. Минасян // Вестник новых медицинских технологий. – 2013. - №4. – С.114-115.

107.Отеллин, В.А., Саульская Н.Б. Межклеточная интеграция в центральной нервной системе / В.А. Отеллин, Н.Б.Саульская // Росс. физиол. журн. им. Сеченова. – 2000. - №86(7). – С.801-810.

108.Оценка качества суточных цыплят /Н.Познякова // Птицеводство. – 2010.- №2 – С.24-25.

109.Патоморфологические изменения в структурах гематоэнцефалического барьера при острых нарушениях мозгового кровообращения / С.И. Тертышный, В.Е.Гуленко // Патология. – 2012. - №1. – С.57-59.

110.Погорелов, Ю.В. Гистогематические барьеры / Ю.В. Погорелов // Руководство по гистологии в 2-х Т. – СПб.: Спец.Лит.,2001, - Т.1.- С.465-491.

111.Практикум по анатомии с основами гистологии и эмбриологии сельскохозяйственных животных: учеб. пособие для вузов / В.Ф. Вракин и др. - 2-е изд., перераб. и доп. – М.: КолосС,2001 – 272с.

112.Проницаемость гематоэнцефалического барьера в норме, при нарушении развития головного мозга и нейродегенерации / Н.В. Кувачева, А.Б. Салмина, Ю.К. Комлева, Н.А. Малиновская, А.В. Моргун, Е.А. Пожиленкова, Г.С. Замай, Н.А. Язуина, М.М. Петрова // Журнал неврологии и психиатрии им С.С. Корсакова. – 2013. – Т.113. - №4. – С.80-85.

113.Развитие НО-ергических структур головного мозга в онтогенезе гнездовых и выводковых птиц / В.И. Дунай // Журнал ГрГМУ. – 2007. - №3. – С.45-47.

114.Родимцев А.С. Этапность и критические периоды раннего онтогенеза птенцовых птиц: дисс...доктора биол. наук / А.С.Родимцев. – М., 2004. – 338с.

115. Родимцев, А.С. Периодизация постэмбрионального развития птиц / А.С. Родимцев // Русский орнитологический журнал. – 2004. –Т.13. -№ 263. – С.525-536.

116.Росин, Я.А. Физиология гистогематических барьеров / Я.А. Росин. – М. Наука,1977. – 591 с.

117. Рост и развитие птенцов разных эколого-физиологических групп. Сообщение 1. Рост и развитие головного мозга и почек / А.Г. Анисимова, А.С. Родимцев // Вестник ТГУ. – 2014. – Т.19. – вып.1. – С.182-188.

118. Руководство по содержанию и выращиванию бройлеров «Кобб» [Электронный ресурс] / Официальный сайт Cobb-Vantress. - 2008. - 70 с. - Режим доступа: cobb-vantress.com

119. Рябухин И.А. Нейроспецифические белки в оценке проницаемости гематоэнцефалического барьера человека и животных: дисс...доктора мед. наук / И.А. Рябухин. – М., 2004. – 297с.

120. Сазикова, Т.Г. Опыт сравнительного анализа динамики морфофизиологических показателей домашних и диких птиц: автореферат дисс... канд. биол. наук – Свердловск, 1975. – 30 с.

121. Самотаев, А.А. Структурно-функциональная организация большой системы морфологических характеристик конечного мозга курицы (плоскостные измерения) / А.А. Самотаев, И.Р. Канагина, Л.Н. Воронов // Вестник БГАУ. – 2011. - №2. С.35-39.

122. Селянский, В.М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы: учеб. пособие для вузов / В.М. Селянский. - 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1986. – 272с.

123. Сентюрова, Л.Г. Морфогенез сосудистых сплетений головного мозга позвоночных животных и человека / Л.Г. Сентюрова // Естественные науки. – 2013. - №4(45). – С.82-86.

124. Сентюрова, Л.Г. Морфофункциональное становление сосудистых сплетений головного мозга позвоночных животных и человека / Л.Г. Сентюрова // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – №2. – С.1-7.

125. Сентюрова, Л.Г. Сравнительное изучение морфологии сосудистых сплетений головного мозга позвоночных животных и человека: автореф. дис... доктора наук. – М.: 1998. – 50 с.

126. Сепп, Е.К. История развития нервной системы позвоночных / Е.К. Сепп. – М.:Медгиз,1969. – 383 с.
127. Сквозь барьер к мозгу / Дж. Интерланди; пер.М.С. Баготской // В мире науки. – 2013. -№ 9. – С.76-82
128. Современные представления о роли нарушения резистентности гематоэнцефалического барьера в патогенезе заболеваний ЦНС. Часть 1: Строение и формирование гематоэнцефалического барьера / Д.В. Блинов // Эпилепсия и пароксизмальные состояния – 2013. – Т.5 - №4 – С.64-68.
129. Современные представления об эволюции конечного мозга позвоночных животных / Д.К. Обухов, Е.В. Обухова, Е.В. Пушина // Международный журнал экспериментального образования. – 2012. -№6. – С.19-20.
130. Соколов, В.И. Цитология, гистология, эмбриология: учеб. пособие для вузов / В.И. Соколов, Е.И Чумасов. – М.:КолосС,2004 -351 с.
131. Солдатова, И.Б. Закономерности роста массы тела эмбрионов, развития слуховых ядер продолговатого мозга и метаболизма выводковых птиц на примере домашней курицы *Gallus gallus*: дисс... канд. биол. наук / И.Б. Солдатова. – Москва,2008. - 136 с.
132. Сравнительный анализ организации конечного мозга птиц и особенности их поведения / Д.К. Обухов, Л.В. Константинов // Экология и численность врановых птиц России и сопредельных государств: Материалы 4-го совещ. по экол. Врановых птиц. г.Казань – 1996. – С.104-107.
133. Стрельников, А.П. Анатомо-топографические особенности птиц / А.П. Стрельников // Патологоанатомическая диагностика болезней птиц. – М.:М.В.А.,1978.- с.3-21.
134. Сусленко, С.А. Сравнительная макромикроанатомия головного мозга и его кровоснабжение у домашних птиц: автореф. дис... канд. биол. наук / С.А. Сусленкова. – Оренбург,2009. - 19 с.

135. Табакова, Н.М. Сравнительная характеристика цитоархитектоники конечного мозга разных видов птиц: автореф. дисс... канд. биол. наук / Н.М. Табакова. – Чебоксары, 2010. – 21с.
136. Табакова, Н.М. Цитоархитектоническая организация поля *Nucleus accumbens* конечного мозга разных видов птиц / Н.М. Табакова // Вестник ЧГУ им И.Я. Яковлева. – 2010. - №4(68). – С.192-196.
137. Техвер, Ю.Т. Гистология домашней птицы / Ю.Т. Техвер. – Тарту, 1965. – 134 с.
138. Технология производства мяса бройлеров: методические рекомендации / под общ. Ред. В.Н. Фисинина, Т.А. Столяра. - Сергиев Посад: ВНИТИП, 2005 -256 с.
139. Транслокация макромолекул через гематоэнцефалический барьер / С.В. Лебедев, С.В. Петров, А.И. Волков, В.П. Чехонин // Вестник Российской академии наук. – 2007. - №6. – С.37-49.
140. Ультраструктура гематоликворного барьера в сосудистом сплетении боковых желудочков головного мозга кролика при острой ишемии / Л.Н. Новиков // Журнал ГрГМУ. – 2009. - №2. – С.76-78.
141. Ультраструктура гематоэнцефалического барьера при экспериментальной хламидийной инфекции / О.В. Кочетова // Известия оренбургского государственного аграрного университета. – 2014. - С.83-86
142. Ультраструктурная характеристика нейронов и элементов гематоэнцефалического барьера продолговатого мозга при моделировании вирусного энцефалита / В.Б. Писарев, А.В. Смирнов, А.Я. Почепцов, М.В. Шмидт, В.А. Глухов // Бюллетень Волгоградского научного центра РАМН. – 2006. - №3. – С.11-13
143. Физиология человека. / Под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – М.: Медицина, 2007. – 656 с.

144. Хэм, А. Гистология: Пер. с англ. / А.Хэм, Д.Кормак.-М.:Мир,1983.- Т.3.293 с.
145. Фисинин, В.И. Инновационные проекты и технологии в мясном производстве /В.И. Фисинин, Т.А. Столяр, В.С. Буяров // Вестник ОрелГАУ. – 2007.- №1. – С.6-12.
146. Фисинин, В.И. Производство бройлеров /В.И. Фисинин, Т.А. Столяр. – М.:Агропромиздат,1989 – 183 с.
147. Фисинин, В.И. Эмбриональное развитие птиц /В.И. Фисинин, Т.Г. Эйриян. – М.:Агропромиздат,1990 – 240 с.
148. Фундаментальные и прикладные аспекты изучения гематоэнцефалического барьера / В.П. Чехонин, В.П. Баклашев, Г.М. Юсубалиева, Н.Е. Волгина, О.И. Гурина // Вестник российской академии наук. – 2012. - №8. – С.66-78.
149. Цветанова, Е.М. Ликворология / Е.М. Цветанова // Пер. с болг. – Киев: Здоровье,1986. – 376 с.
150. Штерн Л.С. Развитие и регуляция гистогематических барьеров / Л.С. Штерн. - М.: Наука, 1967. – 192 с.
151. Шутенков, А.Г. Возрастные морфофункциональные изменения головного мозга эмбрионов кур при внешнем воздействии во время инкубации: дисс...канд.биол.наук / А.Г. Шутенков. – М.,2011 – 163 с.
152. Эволюция конечного мозга птиц и млекопитающих – два пути развития – один результат / Д.К. Обухов, Е.В. Обухова // Морфология. – 2010. – Т.137. - №4. – С.145.
153. Юдичев, Ю.Ф. Анатомия нервной системы домашних животных / Ю.Ф. Юдичев, В.К. Стрижилов. – Троицк, Омск, 1999. -129с.
154. Abbot N.J. Astrocyte-endothelial interaction and blood-brain barrier permeability / N.J. Abbot // J. Anat. 2002 – vol. 200. P.629-638.

155. Abbot N.J. Astrocyte-endothelial interaction at the blood-brain barrier / N.J. Abbott, L. Rönnbäck, E. Hansson // *Nat. Rev. Neurosci.* – 2006 - №7. – P.41-53
156. Aird W.C. Endothelial cell heterogeneity: a case for nature and nurture / W.C. Aird // *Blood.* - 2004. - vol. 103(11) – P. 3394-3995.
157. Analytical and Biological Methods for Probing the Blood-Brain Barrier / D. Courthey, S. Kuhnline, P. Nandi // *Annu Rev Anal Chem (Palo Alto Calif).* – 2012. - №5. - P.505-531.
158. Armulik A. Pericytes regulate the blood-brain barrier / A. Armulik, G. Genové, M. Mäe., et al // *Nature.* - 2010. - №468. – P.557-561.
159. Ballabh P. The blood-brain barrier: an overview: structure, regulation, and clinical implications / P.Ballabh, A. Braun, M. Nedergaard // *Neurobiol. Dis.* – 2004. - № 16. – P. 1-13.
160. Begley D.J. The blood brain barrier and Drug Delivery to the CNS / D.J. Begley, M.V. Bradbery, J. Kreuter // Marcel Dekker, Inc. New York – 2000.
161. Begley D.J. The blood brain barrier: principles for targeting peptides and drugs to the central nervous system / D.J. Begley // *J. Pharm. Pharmacol.* – 1994. - vol. 48. - P.296-306.
162. Benerjee S. Neuron-gial interaction in blood-brain barrier formation/S.Benerjee, M.Bhat // *Ann.Rev. Neurosci.* - 2007. – Vol.30. – N2. – P.235-238.
163. Benett P.M. Relative brain size and ecology in birds/ P.M. Benett, P.H. Harvey // *J.Zool.* – 1985. - vol.207,№2. - P.151-159.
164. Bredley P. Connection of the hyperstriatum ventrale in the Hypostriatum domestic chick / Bredley P. // *J.Anat.* – 1985. – vol. 140. - P.557-589.
165. Cardoso F.L. Looking at the blood-brain barrier: Molecular anatomy and possible investigation approaches // F.L. Cardoso, D. Brites, M.A. Brito // *Brain res. Review.* – 2010. - №64. – P.328-363.

166. Cervos-Navarro J. Blood-brain barrier (BBB) review from morphological aspect / J.Cervos-Navarro, S.Kannuki, and Y. Nakagawa // *Histol. Histopath.* – 1988. - vol.3. - P.203-213.
167. Chaudhuri J.D. Blood brain barrier and infection/ J.D. Chaudhuri // *Med. Sci. Monit.* – 2000. - vol. 6(6). - P.1213-1222.
168. Chen Y. Astrocytes and brain injury / Y.Chen, R.A. Swanson // *J.Cereb. Blood. Flow. Metab.* – 2003. - №23(2). – P.137-49.
169. Cohen D.H. The structural organization of the avian brain: an over view. In: *Birds, brain and behavior* / D.H. Cohen, H.J. Karten // Academic Press, New York. – 1974. - P. 29-73,
170. Connon R.E. Brain stimulation in newly-hatched chicks / R.E.Connon, E.A. Sazlen // *Anim.Behav.* - 1971. - vol.19 - P. 375-385
171. Craigi E.N. Studies on the brain of the Kiwi / E.N. Craigi // *J.Comp. Neurol.* – 1930. - vol. 49. - P.233-357.
172. Craigi E.N. The cerebral cortex of the penguin / E.N. Craigi // *J.Comp. Neurol.*, 1941. - vol. 74. - P.353-366.
173. Dalcara T. Brain microvascular pericytes in health and disease / T.Dalcara, Y.Gursoy-Ozdermir, M.Yemisci // *Acta Neuropathol.* – 2011. -Vol.122, №1. – P.1-9.
174. Dempsey E.W. And electron microscopic study of the blood-brain barrier in the rat, employing silver nitrate as a vital stain / E.W. Dempsey and G.B. Wislocki // *J. Biophys. Biochem. Cytol.* – 1955. - vol.1. - P.245-256.
175. Development of the Blood-Brain Barrier: A Historical Point of View / Domenico Ribatti, Beatrice Nico, Enrico Crivellato and Marco Artico // *Anatomical Record, Part B: New Anatomy.* - 2006. - Vol. 289, № 1. P. 3-8.
176. Dick A.P. Identification and characterization of the glucose transporter of the blood brain barrier/ A.P.Dick, S.I. Harik and B.M. Walker // *Proc. Natl. Acad. SCI. USA.* – 1997. - vol.81. - P. 7233-7237.

177. Dore-Duffy P. Pericytes: pluripotent cells of the blood-brain barrier / Dore-Duffy P. // *Curr. Pharm. Des.* – 2008. - №14. – P.1581-1593.
178. Fenstermacher J. Structural and functional variations in capillary system within the brain / J.Fenstermacher, P.Gross., N. Sposito // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 1988. - №529. – P. 21-30
179. Friden P.M. Receptor-mediated transport of therapeutics across the blood brain barrier/ P.M. Friden // *Microsc. Res. Tech.* – 1994. - vol. 27(6). - P. 495-506.
180. Goldstein G.W. Endothelial cell-astrocyte interactions. A cellular model of the blood brain barrier / G.W. Goldstein // *Ann. N Y Acad. Sci.* – 1988. - vol. 529. - P.9-31.
181. Hirano A. Electron microscopy of blood brain barrier in disease/ A.Hirano, T.Kawanami and F.Liena // *Microsc. Res. Tech.* – 1994. - vol. 27(6). - P.543-651.
182. Joo F. Endothelial cells of the brain and other organ systems: some similarities and differences / F. Joo // *Prog. Neurobiol.* – 1996. – vol.48. – P.255-273.
183. Kamouchi M. Brain pericytes: emerging concepts and functional roles in brain homeostasis / M. Kamouchi, T.Ago, T.Kitazono // *Cell Mol Neurobiol.* – 2011. Vol.31, №2. – P.427-432.
184. Kniesel U. Tight junctions of the blood brain barrier/ U. Kniesel and H. Wolburg // *Mol. Neurobiol.* – 2000. - vol. 20(1). - P.57-76.
185. Kroner S. Electrophysiological and morphological properties of cell type in the chick neostriatum caudolaterale / S.Kroner, K.Gottmann, H. Hatt, O. Gunturkun // *Neuroscience.* 2002. - vol.110. - P. 73-459.
186. Kubera M. In animal models, psychosocial stress-induced (neuro)inflammation, apoptosis and reduced neurogenesis are associated to the onset of depression / M. Kubera, E.Obuchowicz, L. Goehler et al. // *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry.* – 2011.- vol.35. – P.744-759.
187. Lefauconnier J.M. The blood brain barrier / J.M.Lefauconnier // *Physiological data. Paris.* - 1989. - vol. 140(1). - P.3-13.

188. Li J.Y. Blood-brain barrier genomics / J.Y. Li, R.J.Boado, W.M. Pardridge // *J. Cereb. Blood Flow Metab.* – 2001 – vol. 21. – P.61-68
189. Lockman P.R. Nanoparticle technology for drug delivery across the blood brain barrier / P.R.Lockman, R.J. Mumper, M.A. Khan and D.D. Allen // *Drug Dev. Ind. Pharm.* – 2002. - vol. 28(1). P.1-13
190. Metzger M. A quantitative immuno-electron microscopic study of dopamine terminalis in forebrain regions of the domestic chick involved in filial imprinting/ M.Metzer, S.Jiang, K.Braun // *Neuroscience.* - 2002. - vol. 111 (3). - P. 23-611.
191. Molecular mechanisms of brain tumor edema / M. Papadopoulos et al. // *Neuroscience.* – 2004. – V.129. – P.1011-1020.
192. Mooradian A.D. Effect of aging on the blood-brain barrier / A.D. Mooradian // *Neurobiol Aging.* – 1988. - vol. 9(1). - P.31-91.
193. Nedergaard M. New roles for astrocytes: redefining the function architecture of the brain / M. Nedergaard, B. Ransom, S.A. Goldman // *Trends Neurosci.* – 2003. - №26. – P.525-530.
194. Northcutt R.G. Evolution of the vertebrate central nervous system: patterns and processes / R.G. Northcutt // *Amer. Zool.* – 1994. - №24. - P.701-716.
195. Oldendorf W.H. The large apparent work capability of the blood-brain barrier: a study of the mitochondrial content of capillary endothelial cells in brain and other tissues of the rat / W.H. Oldendorf, M.E. Cornford, W.J. Brown // *Ann. Neurol.* – 1977. - №1. – P.409-417.
196. Pardridge W.M. Advances in cell biology of blood brain barrier transport / W.M. Pardridge // *Cell. Biol.* – 1991. - vol. 2(6). - P.260-419.
197. Pardridge W.M. The blood-brain barrier: Bottleneck in brain drug development / W.M. Pardridge // *Neurology.* – 2005. - №2(1). – P.3-14.
198. Pearson R. The avian brain / R. Pearson - Academic Press, London, 1972. - 453 p.

199. Rapoport S. Quantitative aspects of reversible osmotic opening of the blood brain barrier / S.Rapoport, F. Fredericks, K.Ohno and P.Pettigrew // *Am. J. Physiol.* - 1980. - vol.238. - P.421-430.
200. Rehkamper G. Quantitative development of brain and brain structures in birds (Galliformes and Passeriformes) compared to that in Mammals (Insectivores and Primate) / G.Rehkamper, D.Heiko, H.D.Frahm, K. Zilles // *Brain Behav. Evol.* – 1991. - vol.37. - P. 125-143.
201. Robinson P.J. Osmotic opening of the blood brain barrier and brain tumor chemotherapy / P.J. Robinson // *Methods in Neuroscience.* – 1994. - vol. 2. - P.34-38.
202. Rubin L.L. A cell culture model of the blood brain barrier / L.L. Rubin, D.E. Hall, S. Porter et all. // *J. Cell Biol.* – 1999. - vol. 22. - P.11-28.
203. Rubin L.L. The cell biology of the blood brain barrier / L.L. Rubin, J.M. Staddon // *Ann. Rev. Neurosci.* – 1999 - vol. 22. - P.11-28.
204. Sedlakova R. Ultrastructure of the blood-brain barrier in the rabbit / R. Sedlakova, R.R. Shivers, R.F. Del Maestro // *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* – 1999. - № 31. – P. 149-161.
205. Sholl D.A. The organization of the cerebral cortex / D.A. Sholl. - London: Methuen, 1956. - 232 p.
206. Staddon J.M. Cell adhesion, cell junction and blood brain barrier / J.M. Staddon and L.L. Rubin // *Curr. Opinion Neurobiol.* - 1996. - vol.6. - P.622.
207. Stewart P.A. Endothelial vesicles in the blood-brain barrier: are they related to permeability? / P.A. Stewart // *Cell. Mol. Neurobiol.* – 2000. - № 20(2). – P.149-163.
208. Striedter G.F. Principles of brain evolution / G.F. Striedter // Sinauer Ass. Inc. – USA. – 2005. - 450 p.
209. Takano T. Astrocyte-mediated control of cerebral blood flow / T.Takano, G.F. Tian, W.Peng. et all. // *Nat. Neurosci.* – 2006. – vol.9. - №2. –P.260-267.
210. Van Bree J. de Boer A. Peptide transport across blood brain barrier / J. Van Bree, A.de Boer, J. Vehoeef // *J. Control. Rel.* – 1990. - vol.13. - P.175-184.

211. Weiss N. The blood-brain barrier in brain homeostasis and neurological diseases / N. Weiss, F. Viller, S. Cazaubon, P.O. Couraud // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2009. – Vol.1788 (4). – P.842-857.
212. Willis C.L. Reversible disruption of the tight junctions complexes in the rat blood-brain barrier, following transitory focal astrocyte loss / C.L. Willis, L. Leach, G.J. Clarke // *Glia* / - 2004. - №48. – P.1-13.
213. Wolburg H. Modulation of tight structure in blood-brain barrier endothelial cells. Effects of tissue culture, second messengers and coculture astrocytes / H. Wolburg, J. Neuhaus, U. Kniesel et al. // *Journal of Cell Science.* - 1994. –Vol.107. - P.1347-1357.
214. Wolburg H. Tight junctions of the blood-brain barrier: Development, composition and regulation / H. Wolburg, A. Lippoldt // *Vasc. Pharmacol.* - 2002. – Vol.38. - P.323-337.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ФГБОУ ВО Южно-Уральский ГАУ
Институт ветеринарной медицины

Утверждаю
Проректор-директор ИВМ,
и.о. проректора по научной и
инновационной работе
М.Ф. Юдин
_____ 2015 г.



КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо **Мадоновой Светланы Викторовны** на тему:
«МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ГОЛОВНОГО МОЗГА ЦЫПЛЯТ-
БРОЙЛЕРОВ В ВОЗРАСНОМ АСПЕКТЕ»:

1. Принято к внедрению на кафедре морфологии и патологии животных Института ветеринарной медицины;
2. Имеет познавательный характер и может быть использовано как справочный материал аспирантами, соискателями, при чтении лекций и проведении практических занятий;
3. Дополнительная информация в виде расчетов, карт, схем и т.д. не требуется;
4. Соответствует информационной потребности кафедры.

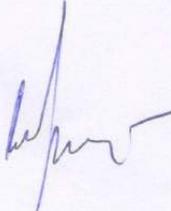
Протокол заседания кафедры № 5 от 03 ноября 2015 года.

Наименование организации: ФГБОУ ВО Южно-Уральский ГАУ, Институт ветеринарной медицины.

Почтовый адрес: 457 100, г. Троицк, Челябинская область, ул. Гагарина 13.
kmorfugavm@inbox.ru

«03» ноября 2015 г.

Зав. кафедрой морфологии и патологии животных, доктор вет. наук,
профессор



В.К. Стрижиков

«УТВЕРЖДАЮ»

Проректор по учебной и научной
работе ФГБОУ ВО «Ивановская
государственная сельскохозяйственная
академия имени Д.К. Беляева»,
профессор _____ Рябов Д.А.
« _____ » _____ 2015 г.



АКТ

внедрения результатов научных исследований Мадоновой Светланы
Викторовны на тему: «Морфология и ультраструктура головного мозга
цыплят-бройлеров в возрастном аспекте».

Результаты исследования Мадоновой С.В. используются на кафедре
морфологии, физиологии и ветеринарно-санитарной экспертизы при
чтении лекций и проведении лабораторных и практических занятий у
студентов очной и заочной форм обучения по дисциплинам кафедры:
нормальная и сравнительная анатомия животных, гистология, морфология
животных.

Протокол заседания кафедры № 2 от 21.10.2015 года.

Зав. кафедрой морфологии, физиологии
и ветеринарно-санитарной экспертизы, профессор

Пронин В.В.

Утверждаю:
 Проректор по учебной (научной) работе
доктор биологических наук, профессор
А.А. Сухинин

 2015 г.

КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны:

«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте»

1. Принято к внедрению в производство или использованию в разработках

Принято к использованию в учебном процессе по дисциплинам "Патологическая анатомия и судебно-ветеринарная анатомия" и "Патологическая диагностика на Фанатовском ветеринарном факультете"

2. Предлагается внедрить в производство или использовать в разработках

3. Требуется дополнительная информация в виде расчетов, карт, схем и т.д.

4. Не соответствует информационной потребности Вашего производства (организации)

Адрес предприятия (организации) *ФГБОУ "СПбГАВМ" Черниговская ул., д.5 г. Санкт-Петербург*

Дата 02.11.2015

М.П.

Зав.кафедрой

патологическая анатомия и судебно-ветеринарная анатомия ФГБОУ ВПО "Санкт-Петербургский государственный ветеринарный академический факультет ветеринарной медицины" доктор биологических наук, профессор А.А. Кудряшов
А.А. Кудряшов



«УТВЕРЖДАЮ»

Ректор ФГБОУ ВО Костромская ГСХА

С.Ю. Зудин

« 07 » 10 2015 г.

Карта обратной связи

Результаты научных исследований **Мадоновой Светланы Викторовны** по теме кандидатской диссертации **«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте»** приняты к внедрению в учебный и научный процесс на кафедре анатомии и физиологии животных ФГБОУ ВО «Костромская государственная сельскохозяйственная академия». Они имеют познавательный характер и будут использованы для лекционных и лабораторных занятий по гистологии, морфологии, анатомии и патологической анатомии животных и как справочный материал при научно-исследовательской работе по морфологии животных.

Материалы рассмотрены, обсуждены и одобрены на заседании кафедры анатомии и физиологии животных, протокол № 2 от 7 октября 2015г.

Наименование предприятия (организации):

ФГБОУ ВО «Костромская государственная сельскохозяйственная академия», кафедра анатомии и физиологии животных.

Почтовый адрес:

156530, Костромская обл., Костромской р-н, п. Караваево, Учебный городок, Караваевская с/а д.34, ФГБОУ ВО Костромская ГСХА
anatomy@ksaa.edu.ru, www.kgsxa.ru.

Зав. кафедрой анатомии и физиологии животных, д.б.н., профессор

Л.П. Соловьёва

УТВЕРЖДАЮ

И.о. проректора по научной и
инновационной деятельности ФГБОУ
ВО Башкирский ГАУ Чудов И.В.

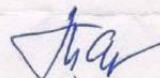


02 ноября 2015 г.

КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо аспиранта кафедры анатомии и физиологии ФГБОУ ВО «Уральская государственного аграрный университет» Мадоновой Светланы Викторовны об основных положениях диссертационной работы на тему «Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте» внедрено в учебный процесс и принято к использованию в разработках при выполнении НИР на кафедре морфологии, патологии, фармации и незаразных болезней.

Зав. кафедрой морфологии, патологии,
фармации и незаразных болезней ФГБОУ ВО
Башкирский ГАУ, кандидат биологических наук,
доцент

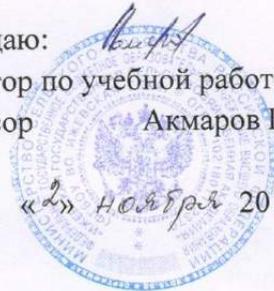


Базекин Г.В.

450001, г. Уфа, ул. 50-летия Октября, 34
Тел. (347) 228-15-11

Утверждаю: 
Проректор по учебной работе
профессор Акмаров П.Б.

«2» ноября 2015 г.



КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны:

«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте»

1. Принято к внедрению в учебный процесс и к использованию в методических разработках на кафедре анатомии и биологии ФГБОУ ВО Ижевской государственной сельскохозяйственной академии.

Адрес предприятия (организации):

426069 Удмуртская Республика,

г. Ижевск, ул. Студенческая, 11

Тел/факс: (3412) 58-99-47

E-mail: info.izhgsha.ru

Зав. кафедрой анатомии и биологии
ФГБОУ ВО Ижевская ГСХА
доктор ветеринарных наук, профессор



Н.Н. Новых

Утверждаю:



Проректор по учебной (научной) работе
чл.- корр. РАН профессор Кочиш И.И.

«17»

11

2015 г.

КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны:

**«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в
возрастном аспекте»**

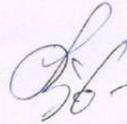
1. Принято к внедрению в производство или использованию в разработках

Принято к внедрению в учебный процесс в разделе
«Болезни нервной системы»

Адрес предприятия
(организации) г.Москва ул. Академика Скрябина д.23

«16» ноября 2015 г.

М.П.

Зав. кафедрой «Общей патологии им. В.М.Коропова»  Илиеш В.Д

«УТВЕРЖДАЮ»



Проректор по научной работе

Доц. Юсупова Г.Р.

« 18 » ноября 2015 г.

КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны на тему: «Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте», специальность 06.02.01 – «Диагностика болезней и терапия животных, патология, онкология и морфология животных»

1. Принято к внедрению в учебный процесс.
2. Будет использоваться как справочный материал для лекционных и лабораторных занятий по общей и частной гистологии и биологии индивидуального развития.
3. Дополнительная информация в виде расчетов, карт, схем не требуется.
4. Соответствует информационной потребности кафедры анатомии, патанатомии и гистологии.

Протокол № 5 от 9 ноября 2015 г.

Адрес предприятия: 420074, г. Казань, Сибирский тракт, 35. ФГБОУ ВПО «Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана»

Зав. кафедрой анатомии, патологической

анатомии и гистологии

ФГБОУ ВПО КГАВМ, проф.

Муллакаев О.Т.

УТВЕРЖДАЮ:

Проректор по УР ФГБОУ ВО
Алтайский ГАУ

И.А.Косачев

«06» ноября 2015 г



КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны:

**«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в
возрастном аспекте»**

1. **Принято к внедрению в учебный процесс.** Используется в учебном процессе при изучении заболевания нервной системы, в т.ч. головного мозга у животных.
2. **Предлагается внедрить в производство или использовать в разработках.** Результаты НИР рекомендовать к использованию в научной работе, учебном процессе при подготовке специалистов зооветеринарного профиля.
3. Дополнительная информация не требуется.
4. Материалы НИР по морфологии и ультраструктуре головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте соответствует информационной потребности кафедры терапии и фармакологии ФВМ ФГБОУ ВО Алтайского ГАУ для более глубокого понимания механизмов адаптации цыплят к факторам внешней среды, в т.ч. к температурному.

Адрес организации:

656049, Алтайский край, г.Барнаул, пр.Красноармейский 98, тел. 310699,

agau@asau.ru, ФГБОУ ВО «Алтайский государственный аграрный университет».

Дата 05.11.15

Зав.кафедрой терапии и фармакологии,
доктор ветеринарных наук, профессор

А.А.Эленшлегер

«УТВЕРЖДАЮ»
 Ректор ФГБОУ ВО Красноярский ГАУ
 _____ Н.И. Гыжикова
 « _____ » _____ 2015 г.



СПРАВКА

о внедрении результатов научных исследований соискателя Мадоновой Светланы Викторовны в учебный процесс и научно-исследовательскую работу кафедры «Анатомии, патологической анатомии и хирургии» Института прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины Красноярского государственного аграрного университета

Изложенные в информационном письме результаты научных исследований соискателя ученой степени кандидата ветеринарных наук кафедры анатомии и физиологии Уральского государственного аграрного университета Мадоновой Светланы Викторовны на тему: «Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте» приняты к использованию в учебном процессе кафедры анатомии, патологической анатомии и хирургии ИПБиВМ Красноярского ГАУ по дисциплинам: «Анатомия животных», «Морфология», «Цитология, гистология, эмбриология», «Гистология».

При чтении лекций, проведении лабораторно-практических занятий, в научно-исследовательской работе кафедры используются следующие материалы, представленные в работе:

1. Становление микроструктуры разных отделов головного мозга цыплят-бройлеров в возрастном аспекте;
2. Особенности ультраструктуры гематоэнцефалического барьера цыплят-бройлеров.

Материалы рассмотрены на заседании кафедры «Анатомии, патологической анатомии и хирургии» ИПБиВМ Красноярского ГАУ «5» ноября 2015 г. (протокол № 3).

Зав. кафедрой анатомии,
 патологической анатомии и хирургии,
 доктор вет. наук, проф.

Н.В. Донкова

Подпись _____

ЗАВЕРЯЮ, канцелярия ФГБОУ ВО
 «Красноярский ГАУ» _____



УТВЕРЖДАЮ:

Проректор по научной работе
ФГБОУ ВО Алтайский ГАУ

Г.Г. Морковкин

» ноябрь 2015г.**КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ**

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны

**«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров в
возрастном аспекте»**

1. Принято к использованию в разработках сотрудников кафедры анатомии и гистологии Алтайского ГАУ.
2. Предполагается использовать в разработках научных сотрудников и преподавателей вузов аграрного профиля Российской Федерации.
3. Не требуется дополнительная информация в виде расчетов, карт, схем и т.д.

Адрес организации: 656049, г. Барнаул, пр. Красноармейский, 98

3 ноября 2015

Зав. кафедрой анатомии и гистологии
Алтайского ГАУ
Д. вет. н., профессор

В.М. Жуков

Утверждаю:

Проректор по учебно-методической работе
ФГБОУ ВО Пермская ГСХА
Елещев С.И.

« _____ » _____ 2015 г.



КАРТА ОБРАТНОЙ СВЯЗИ

Информационное письмо Мадоновой Светланы Викторовны:

**«Морфология и ультраструктура головного мозга цыплят-бройлеров
в возрастном аспекте»**

1. Принято к внедрению в производство или использованию в разработках кафедры инфекционных болезней при проведении занятий по курсу нормально физиологии
2. Предлагается внедрить в производство или использовать в разработках
3. Требуется дополнительная информация в виде расчетов, карт, схем и т.д.
4. Не соответствует информационной потребности Вашего производства (организации)

Адрес предприятия
(организации)

ул. Петропавловская, 23
г. Пермь, ГСП-165, 614990
Тел./факс (342) 212 53 94
E-mail: gd@parmail.ru

Дата « _____ » _____ 2015

МП

Зав. кафедрой инфекционных болезней,
д.в.н., профессор

Н.А.Татарникова