

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГОУ ВПО «Бурятская государственная сельскохозяйственная
академия им. В.Р. Филиппова»

Ю.А.Кушкина, Р.З. Сиразиев

**СТРУКТУРНО - ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА ЯЙЦЕПРОВОДА КУР**

Монография

Улан-Удэ
Издательство БГСХА им. В.Р. Филиппова
2007

УДК 619:611.018:636.52/58
К 962

Печатается по решению научно-технического совета
ФГОУ ВПО «Бурятская государственная сельскохозяйственная
академия им. В.Р. Филиппова»

Рецензенты:

Л.В. Хибхенов – доктор биологических наук, профессор,
заведующий кафедрой анатомии домашних животных;
Ч.М. Санданов – доктор ветеринарных наук, профессор,
директор ГНУ Бурятский НИИСХ СО Россельхозакадемии

Кушкина Ю.А.

К 962 **Структурно-функциональная характеристика яйце-
провода кур:** Монография / Ю.А. Кушкина, Р.З. Сиразиев;
ФГОУ ВПО «БГСХА им. В.Р. Филиппова» – Улан-Удэ: Изд-во
БГСХА, 2007. – 78 с.

В монографии приведены сведения о морфофункциональных измене-
ниях всех отделов яйцепровода кур в разные возрастные периоды.

Книга предназначена для студентов, аспирантов и научных работни-
ков ветеринарного и биологического профиля.

УДК 619:611.018:636.52/58

© Ю.А. Кушкина, Р.З. Сиразиев, 2007
© ФГОУ ВПО «БГСХА им. В.Р. Филиппова», 2007

Содержание

Введение	4
Морфологическая и гистохимическая характеристика отделов яйцепровода кур	5
Макроморфологическая характеристика яйцепровода кур.....	5
Морфологическая характеристика яйцепровода 4-месячных кур....	6
Структурно-функциональная характеристика стенки отделов яйцепровода кур в различные возрастные периоды.....	13
Морфофункциональные изменения в воронке яйцепровода кур.....	13
Структурно-функциональные изменения в белковом отделе яйцепровода кур.....	22
Структурно-функциональная характеристика перешейка яйцепровода кур.....	35
Морфофункциональные изменения скорлупового отдела (птичьей матки) яйцепровода кур.....	45
Структурно-функциональная характеристика влагалищного отдела яйцепровода кур.....	58
Заключение	65
Список литературы	68

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГИСТОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛОВ ЯЙЦЕПРОВОДА КУР

Макроморфологическая характеристика яйцепровода кур

Яйцепровод представляет собой трубчатый орган, в котором происходит оплодотворение яйцеклетки и формирование яйца. Начинается он вблизи яичника, а оканчивается в клоаке. Вблизи яичника он образует воронкообразное расширение.

Размеры яйцепровода изменяются в связи с функционально-возрастной активностью полового аппарата. До наступления половой зрелости яйцепровод представляет собой гладкую прямую трубку, имеющую одинаковый диаметр на всем протяжении. После снесения первого яйца, яйцепровод курицы имеет длину до 68 см, массу 77 г, в период усиленной яйцекладки длина его увеличивается до 86 см, а диаметр – до 10 см. У не несущейся курицы длина яйцепровода уменьшается до 11–18 см, а диаметр – до 0,4–0,7 см, в период линьки длина составляет около 17 см (Крок Г.С., 1962; Мелехин Г.П., Гридин Н.Я., 1977).

Яйцепровод – орган, по которому проходит яйцо. За период продвижения яйца по яйцепроводу к нему добавляются две трети содержимого: белок, подскорлупные пленки, известковая скорлупа (Селянский В.М., 1986).

По данным А.А. Сыроева (1980), В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), Ц.О. Дашиевой (1989), В.И. Фисинина с соавт. (1990), яйцепровод кур и уток дорсально подвешен в брюшной полости перитонеальными складками – спинными связками, переходящими в брюшные связки. За счет такого подвешенного состояния яйцепровод образует извилины – складки, которые располагаются не только в левой, но и частично в правой половине брюшной полости.

Мы разделяем мнение ряда авторов, что яйцепровод кур лежит в левой половине брюшной полости, подвешен на брыжейке. Наши исследования согласуются с мнением Г.П. Мелехина, Н.Я. Гридина (1977), что до наступления половой зрелости кур яйцепровод представляет собой гладкую прямую трубку, имеющую одинаковый диаметр на всем протяжении. По мнению В.И. Шарандак (1984, 1985, 1987, 1988), в период интенсивного роста и развития (до 120 дней) происходит увеличение массы, длины и толщины стенок яйцепровода и происходит дифференциация на отделы. В слизистой оболочке яйцепровода отмечается специализация клеток, выстилающих складки, и начинается форми-

Введение

С давних времен выращивание сельскохозяйственных птиц является источником получения высокопитательного, диетического и дешевого мяса и яиц, а также пуха и пера, используемых в быту человека. Промышленное птицеводство предъявляет жесткие требования к своему объекту – птице. Основой современной технологии является интенсивное использование организма кур. Чтобы интенсивное использование птицы не принесло вред организму и убыток производству, оно должно базироваться на знании как возрастных, так и породных особенностей. Кроме того, необходимо учитывать морфологические и физиологические особенности птицы.

Изучение закономерностей развития воспроизводительных органов птиц на разных этапах онтогенеза может быть использовано в практических целях при регулировании поголовья кур и процесса яйцеобразования. Знание морфофункциональных особенностей половых органов кур даст возможность разработать способы, позволяющие увеличить продуктивность. Мало изученными остаются вопросы гистогенеза половых органов кур, закономерности морфофункциональной дифференциации структурных элементов, особенности микроморфологии и гистохимии стенки различных отделов яйцепровода кур.

Изучением морфологии яичников и яйцепроводов кур занимались многие авторы: Х.В. Кюбар (1957), В.Т. Батуревич (1961), Т.П. Дементьев (1962), В.М. Грасгоф (1963, 1966), Ю.Т. Техвер (1965), В.В. Корявец (1969), Б.М. Богданов (1967, 1972), Н.И. Журавлева, В.М. Газдаров (1984, 1986, 1988), В.А. Веденева, В.Г. Шевченко (1985), К.А. Васильев, Ц.О. Дашиева (1985), В.И. Шарандак (1985), Л.Н. Литовченко (1987, 1988), В.И. Георгиевский с соавт. (1988), О.А. Царева (1988), Ю.К. Баюн (1989), Б.А. Глатков (1994), С.В. Стрижикова (1992, 1995), О.Ю. Степина (2001), Е.В. Родин, С.И. Кузнецов (2003, 2004) и др. Несмотря на это, многие вопросы структурно-функциональной организации половой системы кур не изучены. До сих пор остается недостаточно выясненным гистохимия стенки яйцепровода кур в возрастном аспекте.

рование мышечной оболочки в каудальной части.

В яйцепроводе различают следующие отделы: воронку (infundibulum), белковую часть – собственный отдел яйцепровода (magnum, pars albugine), перешеек (isthmus), птичью матку (uterus) и влагалище (vagina).

Морфологическая характеристика яйцепровода 4-месячных кур

По нашим данным, у цыплят в 4-месячном возрасте визуально яйцепровод на отделы не дифференцирован. Это трубчатый орган длиной $9,2 \pm 4,47$ см и шириной $0,3 \pm 1,91$ см. Краниальная часть яйцепровода расположена вблизи яичника, каудальная часть открывается в клоаку. Мы считаем, что в 4-месячном возрасте у цыплят начинается процесс дифференциации яйцепровода на отделы и к 5–6-месячному возрасту яйцепровод сформирован (наступает половая зрелость). По данным Ц.О. Дашиевой (1975, 1989), изучавшей рост яйцепровода у домашней утки, рост и развитие организма и яйцепровода в течение постнатального онтогенеза происходит весьма неравномерно.

Стенка яйцепровода на всем протяжении состоит из трех оболочек: внутренней – слизистой, средней – мышечной и наружной – серозной. Слизистая оболочка состоит из покровного эпителия и собственной пластинки. Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью, состоит из двух слоев: внутреннего – циркулярного и наружного – продольного. Серозная оболочка состоит из тонкого слоя соединительной ткани, покрытой однослойным плоским эпителием. Наши данные не противоречат сообщениям Д.М. Автократова (1928), Г.С. Крока, (1962), М.И. Лебедева (1973), В.Ф. Бракина, М.В. Сидоровой (1984), А.И. Акаевского (1984).

Слизистая оболочка краниального, среднего и каудального отделов яйцепровода 4-месячных цыплят складчатая. Выявляются складки первичных (рис. 1, 2), в средней части – вторичных уровней (рис. 3). Покровный эпителий однослойный двухрядный, состоит из камбиальных, реснитчатых и бокаловидных клеток. Высота эпителия в краниальном отделе равна $8,6 \pm 0,20$ мкм, в среднем – $16,8 \pm 0,63$ мкм ($P < 0,001$), в каудальном – $12,8 \pm 0,81$ ($P < 0,001$) мкм (табл. 1), а его удельный объем составляет $4,6 \pm 1,88\%$, $4,7 \pm 1,96\%$, $4,2 \pm 1,76\%$ соответственно (табл. 2).

По данным Р.Ю. Хохлова, С.И. Кузнецова (2001, 2003), высота эпителия слизистой оболочки краниального отдела яйцепровода 120-дневных цыплят равна 16,5 мкм.

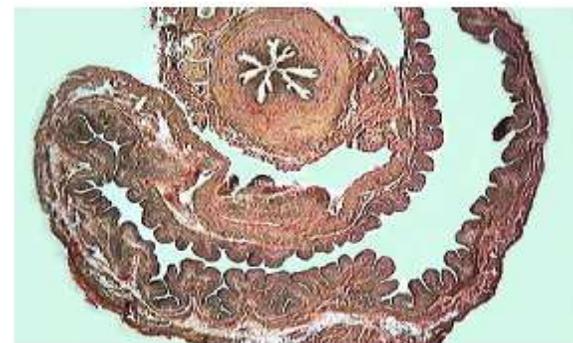


Рис. 1. Слизистая оболочка среднего и каудального отделов яйцепровода 4-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 10, ок. 10.



Рис. 2. Краниальная часть яйцепровода 4-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.



Рис. 3. Средняя часть яйцепровода 4-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.

Таблица 1

**Микрометрические показатели стенки яйцепровода
4-месячных цыплят (M±m, мкм; n=30)**

Отделы яйцепровода	Высота покровного эпителия	Толщина собственно слизистой	Толщина мышечной оболочки
краниальный	8,6±0,21	104,6±5,61	67,8±8,52
средний	16,8±0,63***	188,0±7,16***	151,2±6,81***
каудальный	12,8±0,81***	168,0±8,12	121,8±7,64

Таблица 2

**Соотношение долей тканей в яйцепровode
4-месячных цыплят (P % ±m_p%; n=30)**

Отделы яйцепровода	Слизистая оболочка		Мышечная оболочка			
	покровный эпителий	собственно слизистая	циркулярный слой	строма	продольный слой	кровеносные сосуды
краниальный	4,6±1,88	61,9±5,61	13,7±3,50	3,8±2,29	13,0±2,91	3,1±2,40
средний	4,7±1,96	55,7±5,03	11,5±2,96	3,8±2,21	11,3±2,16	13,2±3,19**
каудальный	4,2±1,76	55,5±4,77	16,8±3,63	4,5±1,72	16,1±3,44	2,9±1,78**

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

Результаты наших исследований подтверждают данные О.Ю. Степиной (2001). Она считает, что в воронке и белковом отделе перед началом яйцекладки эпителий однослойный многорядный столбчатый мерцательный, в котором встречаются бокаловидные мукоидные клетки. Эти два вида эпителиоцитов лежат на поверхности складок слизистой оболочки краниальной части воронки, где их высота в среднем составляет 8,64 мкм. В ямках слизистой оболочки располагаются особые клетки, высота которых не превышает 7,2 мкм, а апикальная поверхность лишена ресничек.

Эпителий каудальной части воронки имеет тот же клеточный состав, а его высота составляет 24,1±3,98 мкм. Покровный эпителий скорлупового отдела яйцепровода кур до начала яйцекладки однослойный двухрядный столбчатый мерцательный, в составе кото-

рого находятся реснитчатые и бокаловидные клетки. Двухрядность эпителия очень четко выражена. Высота эпителиоцитов до яйцекладки колеблется от 17,6 до 24,0 мкм.

У индейки (Пилипенко М.Е., Жигалов Е.Е., 1985; Жигалов Е.Е., Пилипенко М.Е., 1988) в 3-месячном возрасте в стенке яйцепровода продолжается структурная дифференциация. Местами заметно погружение эпителия в соединительную ткань. Отдельные островки эпителиальных клеток выявляются в соединительной ткани уже обособленными от эпителиального пласта. К 7-месячному возрасту, в основном, заканчивается становление эпителиального пласта. Имеют место сформированные железы. Слизистая оболочка достигает значительного развития.

В имеющейся литературе данные по гистохимии яйцепровода кур до наступления половой зрелости очень скудные. О.Ю. Степина (2001) утверждает, что в воронке, белковом и скорлуповом отделах яйцепровода до начала яйцекладки в апикальных частях эпителиоцитов выявляются гликопротеиды, карбоксилированные и сульфатированные гликозаминогликаны.

Нам не удалось обнаружить в цитоплазме эпителиоцитов ни сульфатированные, ни карбоксилированные гликозаминогликаны. Во-первых, отмеченные углеводно-белковые биополимеры представляют собой группу отрицательнозаряженных (ШИК-отрицательные) полисахаридных соединений, во-вторых – эти вещества являются важнейшими компонентами внеклеточного матрикса (основного вещества многих видов соединительных тканей, базальных мембран и т.д.). Гликозаминогликаны (сульфатированные и нессульфатированные), присоединяясь к сердцевине белковой цепи, образуют протеогликаны (Страйер Л., 1984; Trelstad R.L., 1985; Альбертс Б. с соавт., 1987; Луцик А.Д., 1989; Сиразиев Р.З., 2004).

По нашим данным, в средней части яйцепровода 4-месячных цыплят в цитоплазме эпителиальных клеток обнаруживается высокий уровень РНК (рис. 4), в краниальной и каудальной частях яйцепровода цитоплазма эпителиоцитов проявляет умеренную пиронинофилию (рис. 5). В апикальной зоне цитоплазмы клеток отмечается большое содержание гликогена, нейтральных, кислых сульфатированных и сиалогликопротеинов (рис. 6, 7, 8, 9). В соединительной ткани собственно слизистой и мышечной оболочки наблюдаются следы кислых сульфатированных протеогликанов, гиалуронатов.



Рис. 4. Содержание РНК в эпителии средней части яйцепровода 4-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

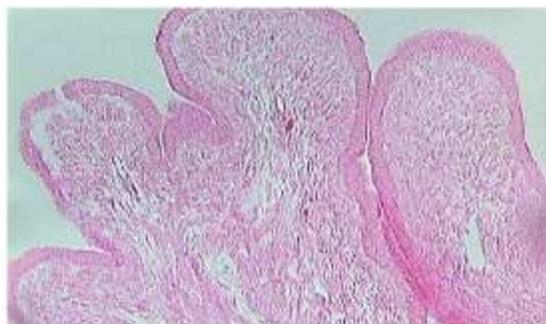


Рис. 5. Содержание РНК в эпителии краниальной части яйцепровода 4-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

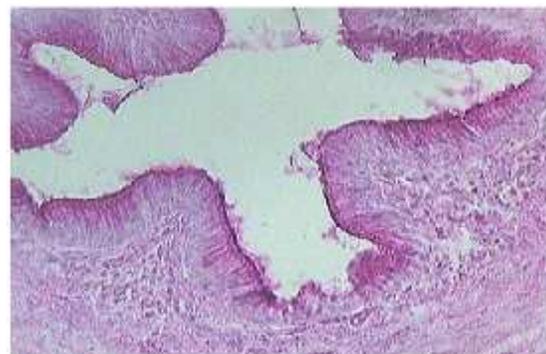


Рис. 6. Гликоген в эпителии среднего отдела яйцепровода 4-месячных кур. Шабадаш. ШИК-реакция. Об. 40, ок.10.



Рис. 7. Средняя часть яйцепровода 4-месячных кур. Шабадаш. ШИК-реакция. Об. 10, ок.10.



Рис. 8. Кислые сульфатированные гликопротеины в эпителии средней части яйцепровода 4-месячных кур. Шабадаш. Альциановый синий при pH – 1,0. Об. 10, ок.10.

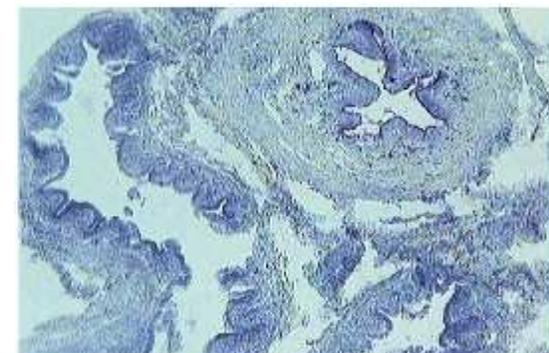


Рис. 9. Сиалогликопротеины в эпителии средней части яйцепровода 4-месячных кур. Шабадаш. «Скрытая метахромазия». Об. 10, ок.10.

Мы считаем, что в 4-месячном возрасте у цыплят половая зрелость еще не наступила, и, соответственно, не начался процесс яйцеобразования. В клетках эпителиального пласта происходит накопление питательных и энергетических веществ, в частности гликогена. В средней части (белковый и скорлуповый отделы) этот процесс идет значительно быстрее, чем в краниальной (воронка) и каудальной (влагалищный отдел) частях. Накопление углеводных и белковых компонентов в средней части яйцепровода до наступления половой зрелости, по нашему мнению, свидетельствует об усилении метаболических процессов в клетках и тканях, приводящих к ряду гистологических и гистохимических изменений, направленных на формирование тканей органа и подготовки его к началу яйцекладки.

Собственно слизистая оболочка состоит из соединительной ткани, включающей волокнистые и клеточные элементы. Толщина собственно слизистой в краниальном отделе равна $104,6 \pm 5,61$ мкм, в среднем – $188,0 \pm 7,16$ мкм, данные достоверны по третьему порогу, в каудальном – $168,0 \pm 8,12$ мкм (табл. 1). Доля стромального компонента составляет $61,9 \pm 5,61$ %, $55,7 \pm 5,03$ %, $55,5 \pm 4,77$ % соответственно (табл. 2). В соединительнотканых клетках обнаруживается небольшое количество РНК.

Мышечная оболочка яйцепровода состоит из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев миоцитов. Между слоями, а также между пучками гладкомышечных клеток проходят прослойки соединительной ткани, в которых располагаются кровеносные сосуды. Толщина мышечной оболочки в краниальном отделе составляет $67,8 \pm 8,52$ мкм, в среднем и каудальном – $151,2 \pm 6,81$ мкм ($P < 0,001$), $121,8 \pm 7,64$ мкм. Долевое соотношение циркулярного и продольного слоев мышечной оболочки равны $13,7 \pm 3,50$ %, $13,0 \pm 2,91$ % в краниальном, $11,5 \pm 2,96$ %, $11,3 \pm 2,16$ % в среднем и $16,8 \pm 3,63$ %, $16,1 \pm 3,44$ % соответственно в каудальном отделах яйцепровода 4-месячных цыплят.

На рисунке 10 изображено соотношение долей тканей в краниальном отделе яйцепровода 4-месячных цыплят. Так, доля покровного эпителия составляет $4,6 \pm 1,88$ % от общего удельного объема стенки органа, $61,9 \pm 5,61$ % приходится на собственно слизистую, что в 13,4 раза больше доли покровного эпителия. Относительно равный удельный объем занимают циркулярный и продольный слои мышечной оболочки ($13,7 \pm 3,50$ % и $13,0 \pm 2,91$ % соответственно). На долю стромального компонента приходится лишь $3,8 \pm 2,99$ %, а доля кровеносных сосудов составляет $3,1 \pm 2,40$ %.

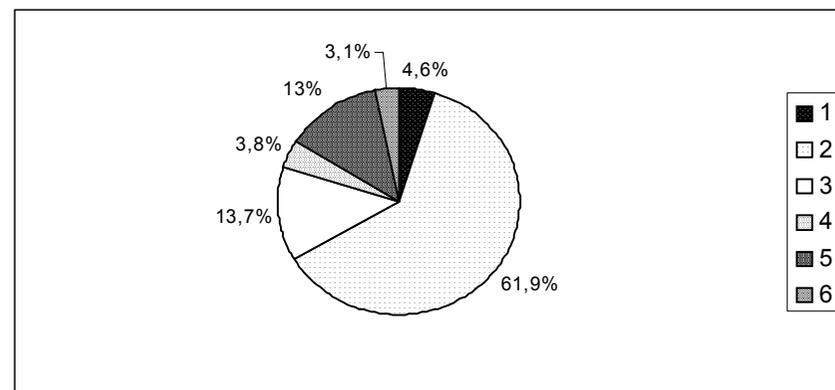


Рис.10. Соотношение структурных компонентов стенки яйцепровода 4-месячных кур: 1 – покровный эпителий, 2 – собственно слизистая, 3 – циркулярный слой, 4 – строма, 5 – продольный слой, 6 – кровеносные сосуды

Со 150-дневного возраста, по мнению Р.Ю. Хохлова, С.И. Кузнецова (2001, 2003), яйцевод дифференцируется на отделы: воронку, белковую часть, перешеек, скорлуповый и выводной отделы.

Структурно-функциональная характеристика стенки отделов яйцепровода кур в различные возрастные периоды

Морфофункциональные изменения в воронке яйцепровода кур

Воронка – расширенная часть переднего конца яйцепровода длиной 4–7 см, с диаметром отверстия 8–9 см. Она расположена под яичником. Воронка подразделяется на собственно воронку и шейку, которая переходит в следующий отдел. Слизистая оболочка воронки складчатая, в толще ее желез нет. В слизистой оболочке шейки воронки имеются трубчатые железы, секрет их участвует в образовании оболочек яйца.

По результатам наших исследований, слизистая оболочка воронки яйцепровода 6-месячных кур сильно складчатая, выявляются складки первичных и вторичных уровней, к 12-месячному возрасту она увеличивается, а к 24 месяцам вновь уменьшается (рис. 11, 12, 13). В 36 месяцев в слизистой оболочке воронки яйцепровода кур выявляются складки первичных уровней, на отдельных участках она не складчатая. Это связано с тем, что процесс яйцеобразования у птиц завершен и в яйцепровode происходят инволюционные про-

цессы. Воронка покрыта однослойным двухрядным эпителием, состоящим из бокаловидных и столбчатых реснитчатых клеток. Ядра клеток покровного эпителия расположены рядами на разной высоте от базальной мембраны. Они округло-овальной формы. В клетках базального ряда они интенсивно базофильные, ядра в верхнем ряду светлые с глыбками гетерохроматина.

У кур, по мнению Г.П. Мелехина, Н.Я. Гридина (1977), В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), В.И. Фисинина с соавт. (1990), О.А. Царевой (1990), у индеек, по мнению Е.Е. Жигаловой, М.Е. Пилипенко (1988), воронка – передний отдел яйцепровода, который широким раструбом открывается в область овариального пакета. Этот отдел на основании морфофункциональных особенностей де-

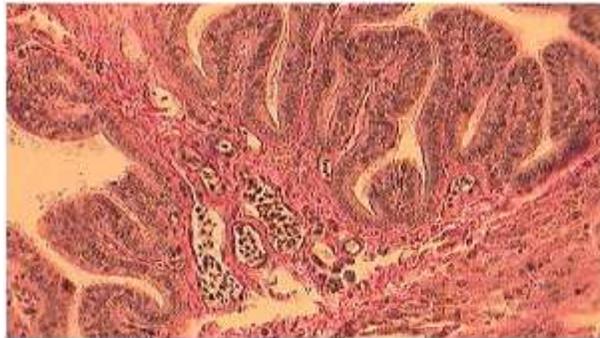


Рис. 11. Слизистая оболочка воронки яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа.
Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.



Рис. 12. Слизистая оболочка воронки яйцепровода 12-месячных кур. Карнуа.
Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.



Рис. 13. Слизистая оболочка воронки яйцепровода 24-месячных кур. Карнуа.
Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.

-лят на собственную воронку и ее шейку. Собственно воронка тонкостенная, конусовидная, открывается в сторону яичника. Края воронки снабжены бахромками. Слизистая оболочка образует мелкие беспорядочные складки, не содержит желез. В слизистой оболочке шейки воронки имеются трубчатые железы.

Перистальтические движения воронки способствуют захвату овулировавшей яйцеклетки из желтого кармана. В воронке яйцеклетка находится не более 20–30 минут. Первый слой белка откладывается вокруг яйцеклетки в шейке воронки. Выделяющийся трубчатыми железами густой зернистый муциноподобный белок непосредственно окутывает желток. Проходя по верхней части яйцепровода, желток с половой клеткой медленно вращаются, при этом муциновые нити скручиваются вокруг него, образуя градинки (халазы). Они удерживают желток в центре яйца. Жидкая часть белка отжимается к желтку, образуя внутренний слой жидкого белка (Мелехин Г.Г., Гридин Н.Я., 1977).

По данным В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), зрелая яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению лишь 20 мин, поэтому встреча ее со спермием должна произойти также в воронке. В ямкообразных складках, на дне которых имеются железистые клетки, наблюдаются скопления спермиев. У кур и уток такие складки есть по всей длине воронки, у гусынь – в задней $\frac{3}{4}$, у индеек – в задней $\frac{1}{4}$ воронки.

О.А. Царева (1990) указывает, что в передней части воронки в эпителии имеются одноклеточные железы, представленные бокаловидными грушевидной формы клетками, расположенными между реснитчатыми. По данным О.Ю. Степиной (2001), в воронке однослойный многорядный столбчатый мерцательный эпителий. Кроме

**Микрометрические показатели воронки яйцепровода кур
($M \pm m$, мкм; $n=30$)**

Возраст, мес.	Высота покровного эпителия	Толщина собственно слизистой	Толщина мышечной оболочки
6	17,8±0,23	108,5±8,54	129,2±9,25
9	17,3±0,14*	62,8±3,96***	185,0±19,63*
12	14,9±0,65***	80,6±9,31	308,4±7,09***
18	14,2±0,03	88,0±7,68	155,0±12,92***
24	12,9±0,90	50,1±2,53***	75,8±4,99***
30	9,1±0,22***	216,4±10,70***	132,6±4,00***
36	6,2±0,04***	205,6±36,00	319,3±6,59***

* $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

того, встречаются бокаловидные мукоидные клетки. Несколько отличаются результаты исследований С.В. Стрижиковой (1988), которая изучала железы яйцепровода утки домашней в период яйцекладки и установила, что слизистая оболочка воронки покрыта цилиндрическим мерцательным эпителием. В покровном эпителии бокаловидных клеток нет, обнаруживаются только реснитчатые клетки.

Исследования О.Ю. Степиной (2001) показали, что в краниальной части воронки высота эпителия на поверхности складок в среднем равна 8,48 мкм, в каудальной части воронки колеблется от 14,08 мкм до 27,30 мкм.

По нашим данным, высота покровного эпителия с возрастом изменяется. Так, в 6 месяцев она равна 17,8±0,23 мкм, к 18-месячному возрасту уменьшается до 14,2±0,03 мкм, в 36 месяцев равна 6,2±0,04 мкм, данные достоверны по третьему порогу. Очевидно это связано с тем, что до 6 месяцев (до начала яйцекладки) в эпителиоцитах происходит накопление питательных веществ. В период яйцеобразования до 18-месячного возраста происходит использование накопившихся веществ на формирование яйца. К 36-месячному возрасту в половой системе наступают инволюционные процессы, которые влекут за собой уменьшение высоты эпителия.

В собственно слизистой наблюдается несколько другая закономерность. Собственная пластинка представлена соединительной тканью, включающей волокнистые и клеточные элементы. В начале яйцекладки толщина ее составляет 108,5±8,54 мкм (табл. 3), к 24 месяцам она уменьшается до 50,1±2,53 мкм ($P < 0,001$), а в 30 месяцев равна 216,4±10,70 мкм, разница достоверна ($P < 0,001$). Увеличение толщины собственно слизистой после прекращения яйцекладки обусловлено разрастанием соединительной ткани. Если в 6-месячном возрасте удельный объем стромы (39,9±6,32 %) превышает долю покровного эпителия (6,8±3,25 %) в 5,9 раза, то в 36 месяцев первый показатель (36,5±6,21 %; $P < 0,05$) больше второго (1,2±1,38 %) в 30,4 раза.

По мнению С.В. Стрижиковой (1987, 1988), в собственно слизистой воронки железы отсутствуют. В собственно слизистой шейки воронки появляются трубчатые железы, а в покровном эпителии – бокаловидные и белоксекретирующие клетки. По данным В.Ф. Бракина, М.В. Сидоровой (1984), слизистая оболочка собрана в крупные ветвящиеся складки. На дне складок открываются простые трубчатые железы, выстланные кубическим эпителием, выделяющим белок.

В доступной литературе мы не обнаружили данных по стерео-

метрическому анализу стенки яйцепровода кур. Результаты наших исследований показывают, что в начале яйцекладки доля покровного эпителия составляет 6,8±3,25 % (рис. 14), строма слизистой и мышечной оболочек занимает 39,9±6,32 % и 13,6±4,42 %, на долю циркулярного и продольного слоев приходится 14,5±4,55 % и 16,9±3,89 % стенки органа соответственно.

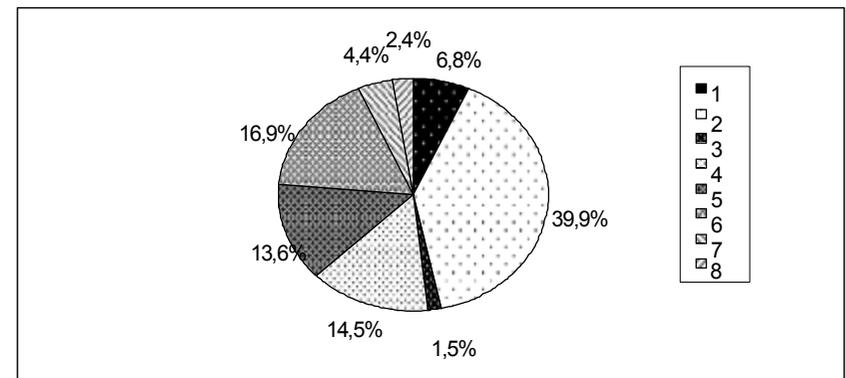


Рис. 14. Соотношение долей структурных компонентов стенки воронки яйцепровода кур в начале процесса яйцекладки:

1 – покровный эпителий, 2 – строма собственно слизистой, 3 – кровеносные сосуды собственно слизистой, 4 – циркулярный слой, 5 – строма мышечной оболочки, 6 – продольный слой, 7 – кровеносные сосуды мышечной оболочки, 8 – серозная оболочка.

Необходимо отметить, что О.А. Царевой (1990), О.Ю. Степиной (2001) в цитоплазме эпителиоцитов выявлены гликопротеины и сульфатированные гликозаминогликаны. У уток, по данным С.В. Стрижиковой (1988), секрет бокаловидных клеток локализован в апикальной части цитоплазмы. Он содержит сульфатированные и карбоксилированные гликозаминогликаны, нейтральные гликопротеиды.

Нам не удалось обнаружить в цитоплазме эпителиоцитов ни сульфатированных, ни карбоксилированных гликозамингликанов. Гликоген, в основном, выявляется в надъядерной зоне цитоплазмы эпителиоцитов в виде гранул и зерен (рис. 15). К 24-месячному возрасту не востребуемые углеводно-белковые биополимеры откладываются в эпителиальных клетках.

Кроме того, в цитоплазме эпителиоцитов нами обнаружены нейтральные, кислые сульфатированные и сиалогликопротеины (рис. 16, 17). По данным ряда авторов (Вернигор Н.И., 1936; Милованов В.К., 1962; Игумнов Г.А., 1968; Ибрагимов Э.К., 1991; Сиразиев Р.З., 1999; Черных В.Г., 2000), сульфатированные и сиалогликопротеины, содержащиеся в секрете и цитоплазме эпителиоцитов, выполняют защитную функцию. Известно, что секрет образует механическую преграду, является плохой питательной средой для микроорганизмов и обладает высоким бактерицидным свойством. По нашим результатам, цитоплазма эпителиоцитов проявляет умеренную пиронинофильность (рис. 18).



Рис. 15. Гликоген в эпителии воронки яйцепровода 12-месячных кур. Шабадаш. ШИК-реакция. Об. 40, ок. 10.

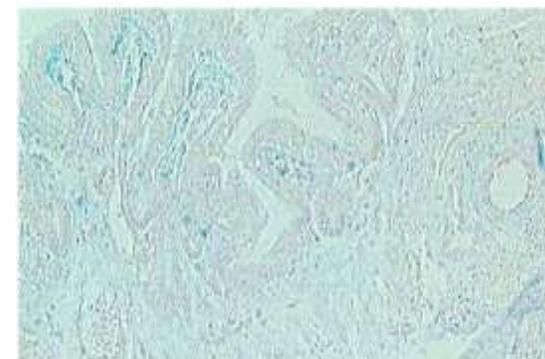


Рис. 16. Кислые сульфатированные гликопротеины в эпителии воронки яйцепровода 36-месячных кур. Шабадаш. Альциановый синий при pH-1,0. Об. 40, ок. 10.

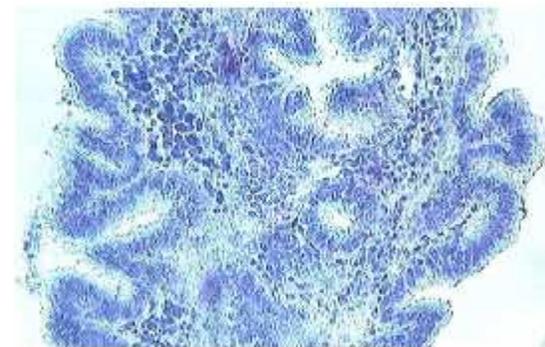


Рис. 17. Сиалогликопротеины в эпителии воронки яйцепровода 9-месячных кур. Шабадаш. «Скрытая метахромазия». Об. 40, ок. 10.

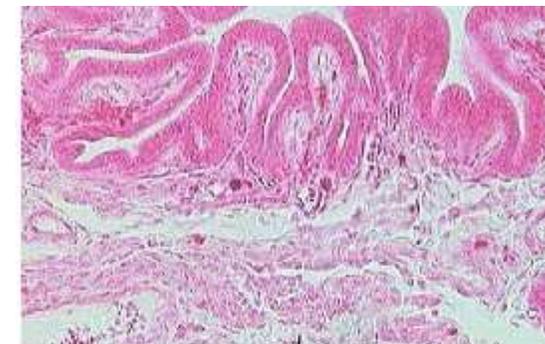


Рис. 18. Содержание РНК в эпителии воронки яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок. 10.

Соотношение долей тканей в воронке яйцепровода кур (P % ±m_p%; n=30)

Возраст, мес	Слизистая оболочка			Мышечная оболочка				Серозная оболочка
	покрывной эпителий	стромы	кровеносные сосуды	циркулярный слой	стромы	продольный слой	кровеносные сосуды	
6	6,8±3,25	39,9±6,32	1,5±1,50	14,5±4,55	13,6±4,42	16,9±3,89	4,4±2,63	2,4±1,98
9	10,1±3,89	36,7±6,22	0,5±0,67	11,7±4,15	16,3±4,77	16,5±4,79	5,1±2,84	3,7±2,43
12	4,0±2,51	21,4±5,29***	0,1±0,26	22,1±5,36***	20,8±5,24	25,6±5,63	4,5±2,66	1,7±1,66
18	5,8±3,01	34,9±6,15	0,9±1,19	10,9±4,03	19,1±5,07	20,5±5,21	7,2±3,32	0,9±1,18
24	9,2±3,73	34,7±6,18	0,8±0,91	12,6±4,28	13,0±4,34*	16,0±4,73	12,3±4,24	1,5±1,57
30	2,5±2,01	58,9±6,35**	1,0±1,02	10,8±4,00	11,6±4,13	13,0±4,35	0,7±1,10**	1,6±2,04
36	1,2±1,38	36,5±6,21*	2,1±1,85	16,5±4,79	16,8±4,82	19,6±5,13	7,0±3,30	0,4±0,81

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

По нашим наблюдениям, мышечная оболочка воронки образована гладкой мышечной тканью, построена из циркулярного и продольного слоев гладкомышечных клеток (рис. 19). Между пучками миоцитов внутреннего и наружного слоев мышечной оболочки обнаруживаются соединительнотканые прослойки и различного диаметра кровеносные сосуды. Наши данные согласуются с сообщениями Г.С. Крока (1962), В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984).



Рис. 19. Мышечная оболочка воронки яйцепровода 6-месячных кур.
Карнуа. Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.

В доступной литературе мы не обнаружили данных по гистохимии, морфометрии, стереометрии мышечной оболочки воронки яйцепровода кур. По нашим данным, толщина мышечной оболочки в 6 месяцев равна 129,2±9,25 мкм (рис. 20), к 12 месяцам она увеличивается до 308,4±7,09 мкм, к 24 месяцам становится меньше (75,8±4,99 мкм), а в 36 месяцев вновь увеличивается до 319,3±6,59 микрометров.

Результаты наших исследований по морфометрии мышечной оболочки воронки свидетельствуют о том, что увеличение ее толщины к 12- и 36-месячному возрастам связано с разрастанием стромального компонента. Инволюция в яйцепровode кур происходит не одновременно, поэтому к концу периода яйцеобразования наблюдается то уменьшение, то увеличение толщины мышечной оболочки.

Серозная оболочка воронки представлена соединительнотканной основой и слоем мезотелиальных клеток. В миоцитах мышечной, в мезотелиальных клетках серозной оболочек обнаруживаются РНК (рис. 21), а в соединительнотканной основе последней выявляются кислые сульфатированные протеогликаны и гиалуронаты.

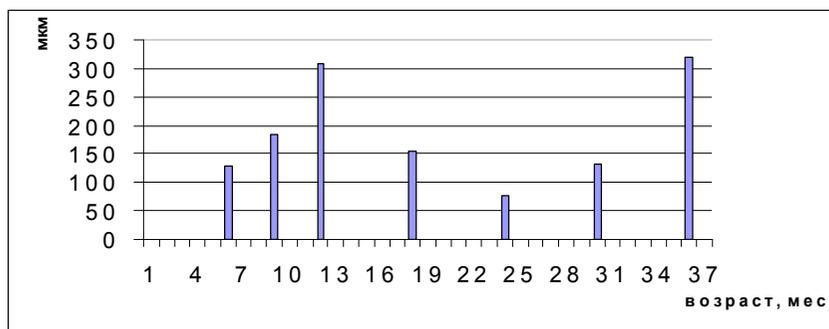


Рис. 20. Толщина мышечной оболочки стенки воронки яйцепровода кур.



Рис. 21. Содержание РНК в миоцитах мышечной, мезотелиальных клетках серозной оболочек воронки яйцепровода 36-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок. 10.

По данным В.Ф. Вракина, М.В.Сидоровой (1984), яйцеклетка быстро проходит через узкую воронковую шейку. Затем яйцепровод расширяется, и яйцеклетка попадает в белковый отдел.

Структурно-функциональные изменения в белковом отделе яйцепровода кур

Белковый отдел – самый длинный и широкий отдел яйцепровода, в котором образуется белок. Яйцо движется по нему 3–4 часа. Длина его у курицы и утки составляет 25–40 см, у идейки – 36–50, у гусыни – 30–55 см, а толщина у разных видов птиц колеблется от 200 до 1000 мкм. Причем основная часть ее приходится на слизистую

оболочку, толщина мышечной оболочки не превышает 40–300 мкм.

Слизистая оболочка образует 20–25 крупных продольных, слегка спиралеобразных складок высотой до 5 мм и шириной 2–3 мм. Они, в свою очередь, образуют многочисленные вторичные и третичные складки. В покровном эпителии белкового отдела чаще, чем в других участках яйцепровода, встречаются бокаловидные клетки. На вершине складок высота реснитчатых и бокаловидных клеток покровного эпителия больше, чем на боковых сторонах и особенно у основания. Высота клеток увеличивается к концу белкового отдела от 13 до 30 мкм. До прохождения яйца бокаловидные клетки растянуты секретом, сдавливают реснитчатые клетки, и создается впечатление, что они преобладают. После прохождения яйца бокаловидные клетки заслоняются реснитчатыми. На самом деле бокаловидные клетки составляют примерно половину клеток покровного эпителия, количество их увеличивается к концу белкового отдела. Они вырабатывают оомуцин и выделяют его по мерокриновому и микроапокриновому типу секреции.

По нашим данным, слизистая оболочка белкового отдела яйцепровода кур во все исследуемые возраста образует многочисленные первичные и вторичные складки. Покровный эпителий, однослойный двухрядный, включает в себя камбиальные, столбчатые реснитчатые и бокаловидные клетки. Ядра клеток округлой формы расположены рядами на разной высоте от базальной мембраны. В карิโอплазме видны зерна гетерохроматина.

По мнению О.А. Царевой (1990), в белковом отделе яйцепровода к одноклеточным железам относятся два типа клеток покровного эпителия: бокаловидные клетки, или мукоциты, и клетки особой формы, которые называются белоксекретирующими. О.Ю. Степина (2001) утверждает, что в состав покровного эпителия входят три вида клеток – реснитчатые, бокаловидные и белоксекретирующие. У уток (Стрижикова С.В., 1988), у индеек (Жигалова Е.Е., Пилипенко П.Е., 1988), у гусынь (Тегза А.А., 2000) в покровном эпителии белкового отдела яйцепровода выявлено большое количество бокаловидных и белоксекретирующих клеток. Как и в шейке воронки, бокаловидные клетки вырабатывают карбоксилированные, сульфатированные гликозаминогликаны, нейтральные гликопротеиды.

К.В.А. Трайнис (1968), изучая механизм секреции в клетках, выявил, что в бокаловидных клетках белкового отдела секреторные гранулы заполняют всю надъядерную цитоплазму. Они имеют округлую форму и окружены собственной мембраной. Материал в гранулах неоднородный и состоит из двух фракций: первая – гомогенная фракция, составляющая основную массу секрета, имеет малую электронную плотность, а вторая – большей электронной плотности, представлена сетью тонких фибрилл. В каждой грануле имеется уплотненный участок (сердцевина), между гранулами встречаются небольшие участки эндоплазматической сети с митохондриями. Большое скопление митохондрий наблюдается рядом с комплексом Гольджи в околядерной цитоплазме. Митохондрии имеют вытянутую форму, снабжены большим количеством поперечно лежащих гребней. К митохондриям прилегают мембраны гранулярной эндоплазматической сети, в цистернах которой находится преципитат белка.

А.И. Манухина с соавт. (1985) выявили, что начало линьки сопровождается снижением высоты покровного эпителия, опустошением секреторных клеток, выделением белковых гранул в просвет яйцепровода, редукцией части органелл. При затухании яйцекладки и в период линьки у кур в белковом отделе яйцепровода наступают процессы инволюции покровного эпителия и трубчатых желез путем аутолиза секреторных клеток и замещения их элементами соединительной ткани.

По результатам наших исследований, высота покровного эпителия белкового отдела яйцепровода у кур от 6 до 18 месяцев ($16,4 \pm 0,29$ мкм) существенно не изменяется (рис. 22). В 24 месяца этот показатель уменьшается ($13,2 \pm 0,36$ мкм; $P < 0,001$), а в 36 месяцев высота эпителия резко увеличивается ($17,9 \pm 0,32$ мкм; $P < 0,001$). Очевидно это связано с тем, что относительная стабильность высоты покровного эпителия в возрасте 6–18 месяцев, на наш взгляд, объясняется высоким уровнем пролиферативных и секреторных процессов, в 24 месяца в репродуктивных органах наступают инволюционные процессы, сопровождающиеся уменьшением высоты покровного эпителия. Его увеличение в 36 месяцев мы связываем с тем, что не востребованные углеводно-белковые компоненты депонируются в эпителии.

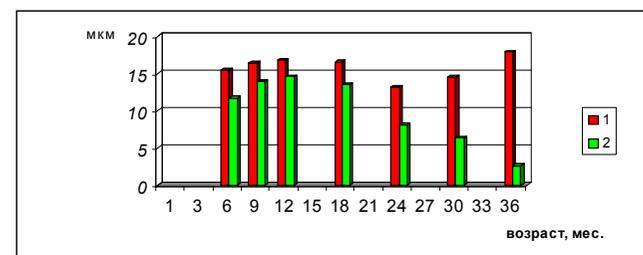


Рис. 22. Динамика изменения высоты покровного и железистого эпителия в белковом отделе яйцепровода кур:
1 – высота покровного эпителия, 2 – высота железистого эпителия.

По мнению В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), на дне и боковых сторонах складок слизистой оболочки открываются многочисленные железы с разветвленными концевыми отделами. Они залегают так густо, что собственная пластинка слизистой у несушек почти не заметна. В собственной пластинке, образованной рыхлой соединительной тканью, встречаются скопления плазматических клеток и лимфоцитов, выполняющих защитную функцию. Железы образованы однослойным столбчатым эпителием высотой 10–15 мкм.

Результаты наших исследований не противоречат данным вышеуказанных авторов. В собственно слизистой в период яйцекладки располагаются простые трубчатые железы (рис. 23). Железистый эпителий однослойный столбчатый. Базофильные ядра glandулоцитов округлой формы небольшого размера, оттеснены к базальной мембране. Между плотно упакованными железистыми структурами проходят прослойки соединительной ткани, включающие волокнистые и клеточные элементы. Кровоснабжение собственно слизистой осуществляется за счет артерий, вен и капилляров, расположенных в строме. Полученные нами результаты о динамике высоты покровного эпителия согласуются с данными А.И. Манухина с соавт. (1985). Мы считаем, что в период функциональной активности изменения высоты железистого эпителия аналогичны с таковыми в покровном эпителии. Если в 9 месяцев она равна $14,0 \pm 0,48$ мкм (рис. 22), то к 36 месяцам этот показатель уменьшается до $2,6 \pm 0,41$ мкм, данные достоверны ($P < 0,001$). Такая же динамика прослеживается в диаметре желез: в 6 месяцев этот показатель равен $34,2 \pm 0,46$ мкм (рис. 24), а в 18 и 36 месяцев – $36,7 \pm 0,99$ мкм и $6,1 \pm 0,80$ мкм соответственно, разница между показателями достоверна по треть-

му порогу. То есть, после 18 месяцев в стенке органа происходят инволюционные процессы, и железистая ткань постепенно замещается соединительной. Это подтверждается результатами стереометрических исследований. Так, если в 9 месяцев доля желез составляет $84,5 \pm 4,47\%$ (табл. 5), стромы – $1,4 \pm 1,50\%$, то к 36 месяцам долевой показатель желез уменьшается до $42,3 \pm 6,38\%$, а стромального компонента увеличивается до $24,7 \pm 5,67\%$ ($P < 0,05$).



Рис. 23. Железы белкового отдела яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 10, ок. 10.

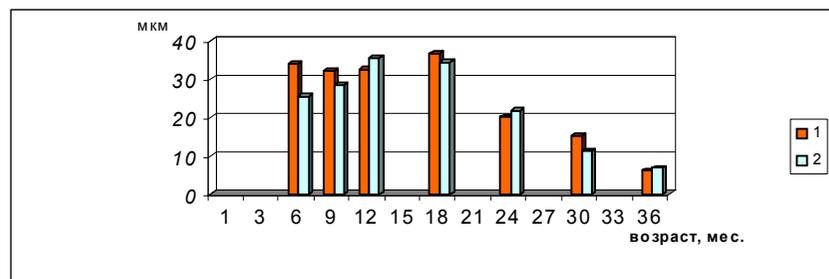


Рис. 24. Динамика изменения диаметра желез собственно слизистой белкового отдела и перешейка яйцепровода кур:

1 – диаметр желез белкового отдела, 2 – диаметр желез перешейка.

У уток (Стрижикова С.В., 1988), у индеек (Жигалова Е.Е., Пилипенко П.Е., 1988), у гусынь (Тегза А.А., 2000) строение собственно слизистой схоже с таковой у кур. Авторы указывают на наличие в собственной пластинке слизистой оболочки простых трубчатых желез. В развитии желез отмечено три стадии, связанные с различными уровнями специализации. Все генерации желез образованы однослойным призматическим эпителием и имеют длинные вывод-

ные протоки, выстланные эпителием по типу покровного. Самая ранняя генерация желез наиболее многочисленная. Железы лежат компактно, клетки имеют округлые ядра, расположенные в базальной части клетки, содержат глыбчатый хроматин.

Характерным признаком glanduloцитов трубчатых желез белкового отдела является сильно развитая, типичная для секреторных клеток эндоплазматическая сеть. Цистерны гранулярной эндоплазматической сети имеют разную форму и располагаются в околядерной цитоплазме или окружают большие гранулы секрета. Цистерны заполнены массой преципитата – белка, который образует интраклеточные гранулы.

На расположенных на мембранах и имеющих тесную связь с митохондриями рибосомах синтезируется белок, включающий цистерны эндоплазматической сети. Путем слияния интраклеточного белка образуются большие гранулы секрета. В дальнейшем такие гранулы окружаются мембраной и превращаются в зрелую гранулу секрета. На стадии накопления белка и образования гранул мембраны гранулярной эндоплазматической сети используются для образования окружающих гранулы оболочек.

О.А. Царева (1994) сообщает, что в цитоплазме одноклеточных желез эпителия белкового отдела выявляются гликопротеиды и гликозаминогликаны, преимущественно сульфатированные. Схожее мнение высказывают С.В. Стрижикова (1988), О.Ю. Степина (2001), которые пишут, что бокаловидные клетки вырабатывают карбоксилированные, сульфатированные гликозаминогликаны, нейтральные гликопротеиды.

В цитоплазме эпителиальных клеток мы не обнаружили ни карбоксилированные, ни сульфатированные гликозаминогликаны. По результатам наших исследований, в эпителиоцитах в начале яйцекладки выявляется высокое содержание гликогена, нейтральных, кислых сульфатированных и сиалогликопротеинов, а также РНК (рис. 25, 26). В период максимальной продуктивности кур (12–18 месяцев) количество гликогена в клетках эпителиального покрова заметно снижается (рис. 27), содержание нейтральных, кислых сульфатированных и сиалогликопротеинов не изменяется (рис. 28, 29). РНК в цитоплазме эпителиоцитов распределяется неодинаково, в одних клетках ее много, в других – мало (рис. 30). К 24–36 месяцам, когда процесс яйцеобразования завершается, гликоген, кислые сульфатированные, а также РНК вновь накапливаются в клетках эпителия в большом количестве (рис. 31, 32, 33). Уровень сиалогликопротеинов невысокий (рис. 34).

Соотношение долей тканей в стенке белкового отдела яйцепровода кур (Р % ±m, p %; n=30)

Возраст, мес	Слизистая оболочка			Мышечная оболочка			Серозная оболочка		
	покрывной эпителий	железы	стромы	кровоносные сосуды	циркулярный слой	стромы		продольный слой	кровоносные сосуды
6	1,8±1,74	77,0±5,43	1,5±1,58	0,1±0,41	4,4±2,64	2,4±1,96	7,2±3,34	5,3±2,89	0,3±0,42
9	2,6±2,06	84,5±4,47	1,4±1,50	0,1±0,46	3,4±2,35	2,6±2,06	4,1±2,55	0,9±1,20	0,3±0,74
12	1,7±1,66	81,3±5,03	1,4±1,52	0,7±1,08	4,1±2,55	3,4±2,35	5,6±2,96	1,6±1,62	0,2±0,58
18	1,8±1,72	82,8±4,87	1,9±1,76	0,3±0,74	3,7±2,43	2,9±2,17	4,7±2,74	1,6±1,63	0,2±0,62
24	2,2±1,87	66,2±6,11*	4,4±2,65	0,9±1,24	6,7±3,23	5,7±3,00	8,5±3,59	5,1±2,83	0,3±0,75
30	2,8±2,15	47,7±6,45*	8,9±3,67	0,5±0,91	9,8±3,83	9,5±3,79	11,4±4,10	8,6±3,62	0,8±1,17
36	3,8±2,46	42,3±6,38	24,7±5,67*	2,3±1,95	7,6±3,42	4,9±2,79	11,7±4,14	1,9±1,75**	0,9±1,21

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

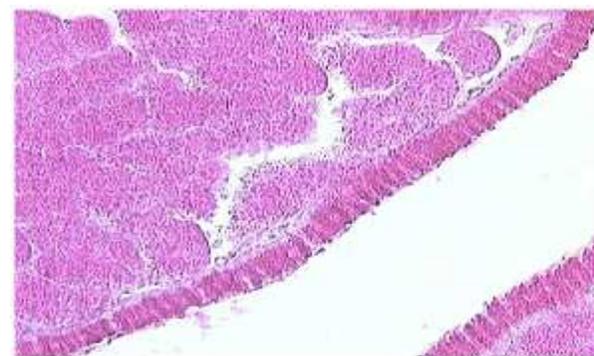


Рис. 25. Гликоген в эпителии белкового отдела яйцепровода 9-месячных кур. Шабдаш. ШИК- реакция. Об. 40, ок.10.



Рис. 26. Кислые сульфатированные гликопротеины в эпителии белкового отдела яйцепровода 6-месячных кур. Альциановый синий при pH-1,0. Об. 40, ок. 10.

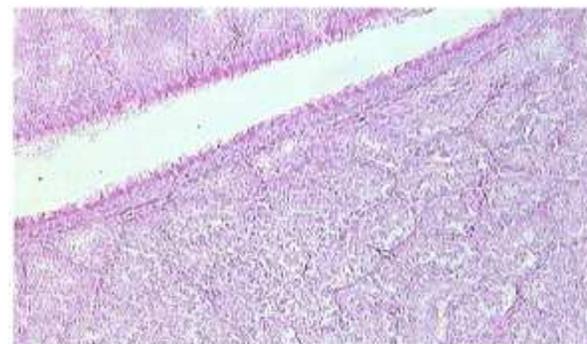


Рис. 27. Гликоген в эпителии белкового отдела яйцепровода 18-месячных кур. Шабдаш. ШИК- реакция в верхнем ряду клеток. Об. 40, ок.10.

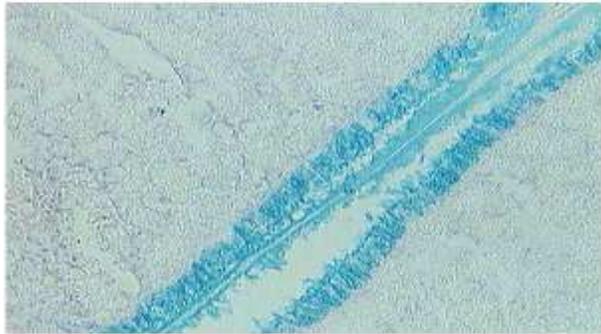


Рис. 28. Кислые сульфатированные гликопротеины в эпителии белкового отдела яйцепровода 18-месячных кур. Альциановый синий при рН-1,0. Об. 40, ок. 10.



Рис. 29. Сиалогликопротеины в эпителии белкового отдела яйцепровода 18-месячных кур. Шабдаш. «Скрытая метахромазия». Об. 10, ок.10.

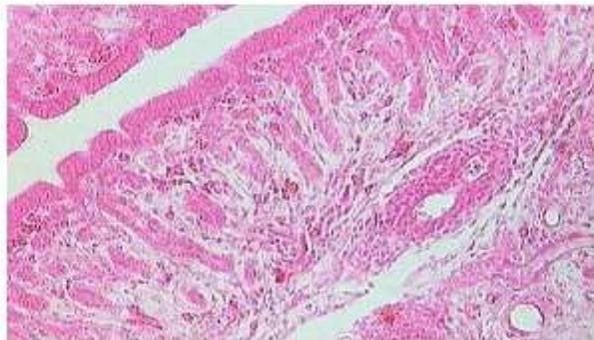


Рис. 30. Содержание РНК в эпителии белкового отдела яйцепровода 18-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

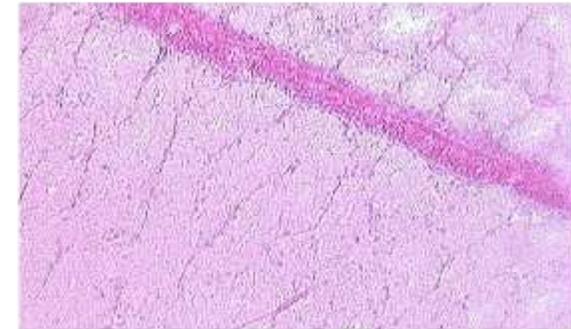


Рис. 31. Гликоген в эпителии белкового отдела яйцепровода 24-месячных кур. Шабдаш. ШИК- реакция. Об. 40, ок.10.



Рис. 32. Кислые сульфатированные гликопротеины в эпителии белкового отдела яйцепровода 36-месячных кур. Альциановый синий при рН-1,0. Об. 40, ок. 10.

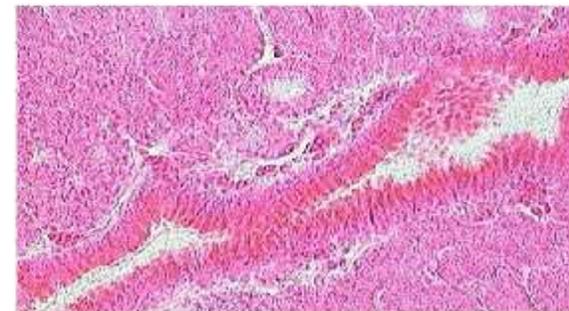


Рис. 33. Содержание РНК в эпителии белкового отдела яйцепровода 36-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.



Рис. 34. Сиалогликопротеины в эпителии белкового отдела яйцепровода 30-месячных кур. Шабдаш. «Скрытая метахромазия». Об. 40, ок.10.

В литературных источниках мы не обнаружили гистохимических исследований собственной пластинки слизистой оболочки белкового отдела яйцепровода птиц. В цитоплазме glandулоцитов содержится гликоген. Следы сульфатированных гликопротеинов выявляются в апикальной зоне железистых клеток. В клетках железистого эпителия, соединительнотканых клетках и стенках сосудов обнаруживается умеренное количество нейтральных гликопротеинов. Цитоплазма glandулоцитов проявляет высокую пиронинофильную реакцию.

Толщина собственно слизистой с возрастом изменяется неравномерно – его утолщения периодически сменяются утончением. В 6 месяцев она составляет $663,7 \pm 50,62$ мкм (табл. 6), к 9 месяцам уменьшается до $540,2 \pm 24,47$ мкм, в 12 месяцев наблюдается незначительное увеличение толщины собственно слизистой ($831,1 \pm 56,52$ мкм; $P < 0,001$). К 30-месячному возрасту толщина собственной пластинки вновь уменьшается и равна $290,0 \pm 30,61$ мкм, данные достоверны ($P < 0,001$).

Таблица 6

Микрометрические показатели стенки белкового отдела яйцепровода кур ($M \pm m$, мкм; $n=30$)

Возраст, мес.	Толщина собственно слизистой	Толщина мышечной оболочки
6	$663,7 \pm 50,62$	$161,9 \pm 14,64$
9	$540,2 \pm 24,47^*$	$159,2 \pm 11,67$
12	$831,1 \pm 56,5^{***}$	$144,6 \pm 11,37$
18	$781,6 \pm 39,19$	$148,8 \pm 11,91$
24	$439,5 \pm 32,93^{***}$	$159,5 \pm 12,37$
30	$290,0 \pm 30,61^{***}$	$199,0 \pm 11,04^*$
36	$330,2 \pm 23,61$	$124,1 \pm 8,99^{***}$

* $P < 0,05$ ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Считается, что железы белкового отдела яйцепровода кур в процессе жизнедеятельности вырабатывают белок яйца. В течение одного цикла образования яйца белоксинтезирующая система белкового отдела функционирует ритмично (Шевченко В.Г., Григорьев Н.Г., Черепанов Г.Г., 1979; 1980; Шевченко В.Г., Шевченко Н.А., 1984; 1985; Шевченко В.Г., 1984; Шевченко Н.А., 2003). По данным В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), в период накопления секрета ядро уплотняется, оттесняется к базальному полюсу, всю цитоплазму заполняют крупные эозинофильные гранулы овальбумина – основного белка яйца. Границы между клетками не видны, просветы желез заполнены секретом, выделенным из клеток мерокриновым способом. При прохождении яйца опустошается 9/10 всех желез. Диаметр их уменьшается с 50 до 25 мкм, высота уменьшается, просвет расширяется в 2–3 раза. Некоторое время после выведения секрета клетка находится в покое. Когда яйцо проходит по перешейку, ядра железистых клеток белкового отдела приобретают округлую форму, располагаются в центре клеток – начинается новый секреторный цикл.

Мы считаем, что колебание толщины собственно слизистой оболочки зависит от функционального состояния организма кур, то есть от того, в каком отделе яйцепровода проходит яйцо. Если яйцо еще не попало в белковый отдел – большая часть желез наполнена секретом, тогда толщина собственной пластинки будет значительно больше, чем в момент, когда яйцо прошло этот отдел и секрет уже выделен. Мы предполагаем, что железы белкового отдела вырабатывают секрет с определенной цикличностью, и поэтому проследить закономерности изменений толщины собственной пластинки по возрастам не удается.

Г.П. Мелехин, Н.Я. Гридин (1977) указывают, что секрет желез белкового отдела формирует вокруг желтка вначале плотный, затем жидкий (наружный) слой белка, а также дает материал для образования градинок. Мы разделяем мнение О.А. Царевой (1990) о том, что трубчатые железы с разветвленными концевыми отделами расположены в собственной пластинке слизистой белкового отдела очень плотно, так, что между ними почти не видны соединительнотканые прослойки. Секрет одноклеточных желез эпителия и секрет трубчатых желез собственного слоя слизистой белкового отдела смешиваются и, по-видимому, способствуют формированию белко-

вой оболочки яйца.

Результаты наших исследований согласуются с данными Г.С. Крока (1962), В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), что мышечная оболочка белкового отдела яйцепровода хорошо развита.

Мышечная оболочка представлена циркулярным и продольным слоями гладкомышечных клеток. Нами установлено, что циркулярный слой более компактный, пучки миоцитов тесно располагаются друг к другу. Между внутренним и наружным слоями мышечной оболочки в соединительнотканых прослойках обнаруживаются различного калибра кровеносные сосуды. Толщина мышечной оболочки в 6-месячном возрасте составляет $161,9 \pm 14,64$ мкм (табл. 6), в 12 месяцев уменьшается, к 30 месяцам она достоверно увеличивается до $199,0 \pm 11,04$ мкм. Изменение толщины мышечной оболочки, на наш взгляд, связано с изменением толщины собственной пластинки белкового отдела яйцепровода кур и зависит от функционального состояния полового тракта кур, и в период инволюционной атрофии желез происходит увеличение долей соединительной и мышечной ткани.

В литературе мы не обнаружили данных о гистохимии и стереометрии мышечной оболочки. Мы пришли к мнению, что удельный объем циркулярного слоя во все исследуемые периоды несколько ниже доли продольного слоя, а долевого показатель стромального компонента варьирует в зависимости от изменений в циркулярном и продольном слоях мышечной оболочки. В начале яйцекладки удельный объем циркулярного слоя равен $4,4 \pm 2,64$ % (рис. 35), а продольного – $7,2 \pm 3,34$ %, при этом доля стромы составляет $2,4 \pm 1,96$ %. К концу яйцекладки (24 месяца) эти показатели несколько нарастают.

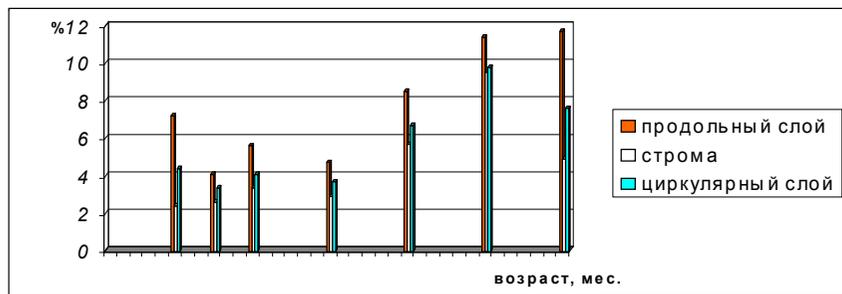


Рис. 35. Динамика соотношения долей циркулярного, продольного слоев, стромы мышечной оболочки белкового отдела яйцепровода кур.

В миоцитах выявляются зерна гликогена. В строме мышечной оболочки, в отдельных соединительнотканых клетках, стенках сосудов идентифицируются нейтральные гликопротеины, кислые сульфатированные протеогликаны, гиалуронаты. Небольшое количество РНК обнаруживается в интиме сосудов и гладкомышечных клетках мышечной оболочки.

Серозная оболочка представлена соединительнотканной основой и слоем мезотелиальных клеток. Цитоплазма последних проявляет умеренную пиронинофилию, в соединительной ткани выявляются кислые сульфатированные протеогликаны и гиалуронаты.

Структурно-функциональная характеристика перешейка яйцепровода кур

Перешеек – отдел яйцепровода, в котором образуются подскорлупные оболочки. Длина перешейка у курицы составляет 10–12 см, у индейки – 14–20, у утки – 9–17, у гусыни – 9–20 см. По внешнему виду и гистологическому строению перешеек очень похож на белковый отдел. Диаметр его меньше, но стенка несколько толще за счет развитости мышечной оболочки (100–700 мкм).

По сравнению с другими отделами яйцепровода прохождение яйца по перешейку считается наиболее сложным. Хотя это самый короткий отдел яйцепровода, яйцо находится в нем относительно долго: у кур в течение 1–2 часов. Мышечные пучки и слои, вызывающие движение яйца, хорошо развиты, особенно продольные. На границе перешейка со скорлуповым отделом циркулярные мышцы образуют сфинктероподобные утолщения. В белковом отделе складки и гребни имеют спиральное расположение, в перешейке оно менее выражено. Железистые элементы отличаются от таковых белкового отдела (Фисинин В.И. с соавт., 1990).

В перешейке бокаловидные клетки имеют расширенный апикальный конец, в котором скапливаются электроплотные гранулы секрета. Гранулы покрыты оболочкой. Материал гранул имеет большую электронную плотность по сравнению с гранулами трубчатых желез этого отдела. В этих клетках наблюдается почти полное отсутствие цистерн гранулярной эндоплазматической сети. Цитоплазма светлая и имеет низкую электронную плотность. В ней встречаются мелкие пузырьки и полирибосомы. В супрануклеарной цитоплазме скапливаются митохондрии овальной или продолгова-

той формы с поперечно лежащими гребнями. В этой же области располагается и комплекс Гольджи, состоящий из небольших цистерн и пузырьков. Предположительно выделение секрета осуществляется путем разрыва апикальной плазмолеммы, т.е. по типу мерокриновой экстрюзии.

По данным В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), складки слизистой оболочки перешейка продольные, ниже (до 4 мм) и толще (до 1,5 мм), чем в белковой части. Покровный эпителий низкий. Реснитчатые и бокаловидные клетки встречаются в равных количествах.

По результатам наших исследований, слизистая оболочка перешейка яйцепровода кур образует крупные складки первичных и вторичных уровней. Она покрыта однослойным двухрядным эпителием (рис. 36). Все клетки лежат на базальной мембране, различаются камбиальные, реснитчатые и бокаловидные клетки. Ядра клеток вытянутые, округло-овальной формы, сжаты с боков. Кариоплазма эпителиоцитов содержит небольшое количество мелких зерен и глыбок гетерохроматина. Заметной динамики высоты эпителиального покрова не установлено (рис. 37). Так в 6-месячном возрасте высота покровного эпителия равна $18,2 \pm 0,30$ мкм, к 18 месяцам она несколько увеличивается ($19,2 \pm 0,52$ мкм; $P < 0,001$), а в 36 месяцев вновь равна $18,2 \pm 0,45$ мкм.



Рис. 36. Слизистая оболочка перешейка яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.

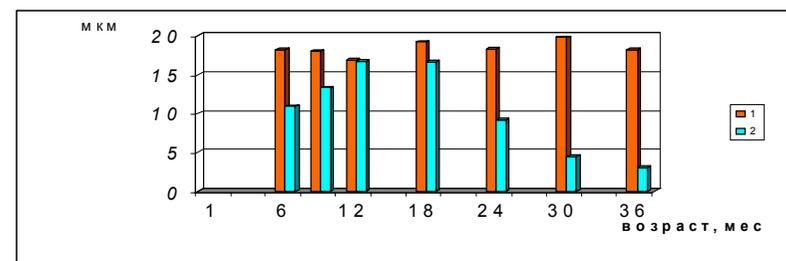


Рис. 37. Динамика изменения высоты покровного и железистого эпителия перешейка яйцепровода кур: 1 – высота покровного эпителия, 2 – высота железистого эпителия.

Долевой показатель покровного эпителия в период интенсивной яйцекладки не изменяется (в 12 месяцев составляет $2,4 \pm 1,28$ %, табл. 7), а в период затухания процесса яйцеобразования несколько увеличивается (в 36 месяцев равен $3,7 \pm 2,43$ %).

В имеющейся литературе данные по гистохимическим исследованиям перешейка яйцепровода кур очень скудные. У уток (Стрижикова С.В., 1988) в покровном эпителии в белоксекретирующих и бокаловидных клетках содержатся белки и нейтральные гликопротеиды. Наши гистохимические исследования свидетельствуют о наличии в эпителиальных клетках большого количества гликогена, нейтральных гликопротеинов (рис. 38). В апикальной части эпителиоцитов в начале яйцекладки обнаруживается умеренное количество сульфатированных гликопротеинов, их содержание несколько увеличивается к 18 месяцам, после чего снижается, а к 30 месяцам вновь повышается (рис. 39). В 36 месяцев уровень сульфатированных гликопротеинов становится невысоким. В эпителии довольно много сиалогликопротеинов (рис. 40). Пиронинофильная реакция в цитоплазме эпителиоцитов интенсивная (рис. 41).

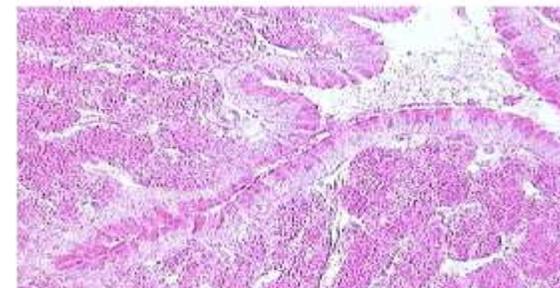


Рис. 38. Гликоген в эпителии перешейка яйцепровода 6-месячных кур. Шабдаш. ШИК-реакция. Об. 40, ок.10.

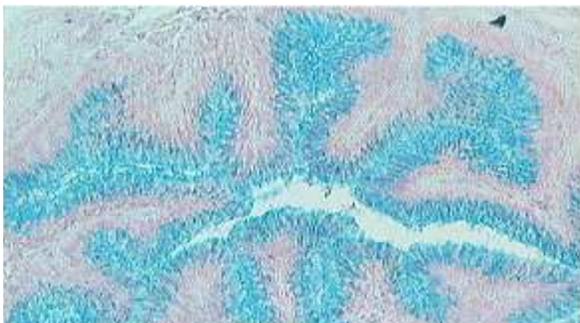


Рис. 39. Кислые сульфатированные гликопротеины в эпителии перешейка яйцепровода 18-месячных кур. Шабдаш. Альциановый синий при pH-1,0. Об. 40, ок.10.



Рис. 40. Сиалогликопротеины в эпителии перешейка яйцепровода 9-месячных кур. Шабдаш. «Скрытая метахромазия». Об. 40, ок.10.



Рис. 41. Содержание РНК в эпителии перешейка яйцепровода 18-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

По результатам исследований В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), С.В. Стрижикова (1988), Е.Е. Жигалова, П.Е. Пилипенко (1988), А.А. Тегза (2000), собственная пластинка перешейка кур, уток, индеек, гусей состоит в основном из желез. Железы расположены рыхло, диаметр железистых трубок несколько больше. Клетки содержат более крупные (диаметр их до 2 мкм у кур, индеек, уток и до 4 мкм – у гусей) и ярче окрашенные, чем в белковом отделе, гранулы трех типов, что связано с их разной химической природой. Секрет в просвете желез образует нитчатые структуры кератиноидных белков, идущих на построение подскорлупных клеток. По мнению В.И. Фисинина с соавт. (1990), в перешейке детерминируется форма яйца, так как ее определяют подскорлупные мембраны, а не скорлупа. По сравнению с другими отделами яйцепровода здесь много трубчатых желез, однако, прохождение секреторных фаз в железистых клетках не так четко выражено, как в белковом отделе. Трубочатые железы синтезируют и секретируют мембранные элементы, «ядра», из которых формируются подскорлупные мембраны. Вероятно, здесь детерминируется форма яйца, так как ее определяют подскорлупные мембраны, а не скорлупа. Органическое вещество мамиллярного (сосочкового) слоя имеет большое значение для инициации кальцификации. В конце перешейка и начале скорлупового отдела расположен относительно небольшой участок, называемый «красной зоной», который часть исследователей относят к перешейку, а часть – к скорлуповой железе. Оказалось, что инициация кальцификации происходит в истинном перешейке, а следовательно, и органический матрикс сосочкового слоя образуется здесь же.

Вся цитоплазма клеток трубчатых желез перешейка заполнена электроноплотными гранулами секрета. В цитоплазме этих клеток можно выделить три типа гранул: гранулы большой электронной плотности (преобладают); гранулы с зернистым секретом (обнаруживаются в незначительном количестве) и сложные гранулы, в которых под одной оболочкой имеется материал гранул первого и второго типов. Топография распределения секрета в сложной грануле зависит от плоскости среза (Трайнис К.В.А., 1968).

По нашим данным, в собственно слизистой перешейка залегают простые трубчатые железы. Железы выстланы однослойным столбчатым эпителием. Ядра glanduloцитов небольшого размера, округлой

Соотношение долей тканей в перешейке яйцепровода кур (Р % ± m, p %; n=30)

Возраст, мес	Слизистая оболочка			Мышечная оболочка			Серозная оболочка		
	покровный эпителий	железы	стромат	кровоносные сосуды	циркулярный слой	стромат		продольный слой	кровоносные сосуды
6	2,7±2,09	49,0±6,45	2,3±1,95	1,8±1,73	15,0±4,62	7,8±3,46	18,6±5,02	2,2±1,88	0,6±1,01
9	2,2±1,88	62,1±6,26	3,2±2,27	0,6±1,01	10,6±3,97	5,5±2,95	12,7±4,30	2,4±1,96	0,8±1,28
12	2,4±1,28	57,8±6,38	2,5±2,02	2,2±1,89	9,8±3,84	7,2±3,34	12,4±4,25	4,7±2,70	0,9±1,23
18	2,8±2,13	56,8±6,40	2,3±1,92	0,6±0,99	11,2±4,07	8,3±3,55	14,0±4,48	3,2±2,26	0,9±1,23
24	3,4±2,35	48,7±6,45	2,4±1,99	0,3±0,74	15,2±4,63	8,8±3,65	17,9±4,95	2,1±1,86	1,2±1,40
30	3,2±2,28	36,0±6,20	13,5±4,41***	3,5±2,39	14,3±4,50	9,9±3,85	16,2±4,76	2,3±1,92	1,0±1,30
36	3,7±2,43	21,0±5,26	25,7±5,64	4,4±2,66	13,5±4,41	13,8±4,46	14,3±4,52	2,3±1,92	1,3±1,28

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

формы, оттеснены к базальной мембране. Между плотно упакованными структурами проходят прослойки соединительной ткани, включающие волокнистые и клеточные элементы (рис. 42). Ближе к покровному эпителию железы расположены плотнее. Кровоснабжение собственно слизистой осуществляется за счет артерий, вен и капилляров, находящихся в соединительнотканых прослойках. Высота glandулоцитов у 6-месячных кур равна 10,9±0,42 мкм (рис.37), к 12 месяцам она увеличивается до 16,7±0,22 мкм (P<0,001), а к 36 месяцам уменьшается (3,0±0,46 мкм), данные достоверны по третьему порогу. Увеличение высоты железистого эпителия в 12–18-месячном возрасте связано с усилением секреторной деятельности glandулоцитов в момент максимального яйцеобразования и, наоборот, с 24 месяцев начинается снижение интенсивности яйцекладки и уменьшение секреторной деятельности желез, к 36 месяцам в слизистой оболочке перешейка наступают инволюционные процессы.



Рис. 42. Железы перешейка яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 40, ок. 10.

Наши результаты не согласуются с данными В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), согласно которым диаметр железистых трубок перешейка несколько больше, чем в белковом отделе. По нашим наблюдениям, в 6-месячном возрасте диаметр желез собственно слизистой перешейка (125,6±1,04 мкм) меньше таковых белкового отдела (рис. 43).

Толщина собственно слизистой в 9–18-месячном возрасте значительно больше, чем в 6, 24, 36 месяцев. В 9 месяцев она равна 543,8±71,66 мкм (табл. 8), а в 36 месяцев – 254,3±26,58 мкм. Очевидно это связано с тем, что в этот период у кур наблюдается интенсивное яйцеобразование, которое сопровождается нарастанием плот-

ности расположения, увеличением диаметра, удельного объема желез и высоты glanduloцитов.

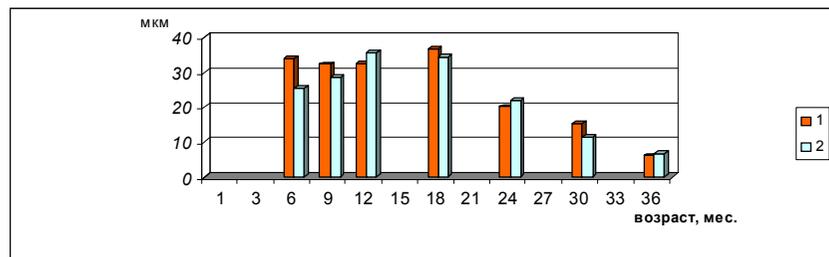


Рис. 43. Динамика изменения диаметра желез собственно слизистой белкового отдела и перешейка яйцепровода кур:

1 – диаметр желез белкового отдела, 2 – диаметр желез перешейка.

Таблица 8

Микрометрические показатели стенки перешейка яйцепровода кур (M±m, мкм; n=30)

Возраст, мес.	Толщина собственно слизистой	Толщина мышечной оболочки
6	361,6±23,92	296,0±14,73
9	543,8±71,66*	257,1±8,75*
12	430,2±39,68***	222,9±10,77*
18	406,7±33,54	251,4±11,05
24	272,4±29,80**	230,8±10,17
30	326,5±28,91	262,4±11,58*
36	254,3±26,58	218,6±8,61**

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

В glanduloцитах, интима сосудов выявляются гликоген, нейтральные, кислые сульфатированные гликопротеины, в строме собственно слизистой оболочки – кислые сульфатированные протеогликаны, гиалуронаты (рис. 44). В цитоплазме железистых клеток обнаруживается умеренная пиронинофилия (рис. 45).

По мнению С.В. Стрижиковой (1988), у уток железистый эпителий однослойный столбчатый, в цитоплазме glanduloцитов содержатся гликопротеиды, белки, выявляются ШИК - положительные амилазоустойчивые вещества. В перинуклеарной зоне цитоплазмы в незначительном количестве выявляется РНК.

В.И. Фисинин с соавт. (1990) пишут, что пучки миоцитов мы-

шечной оболочки, вызывающие движение яйца, хорошо развитые, особенно продольные.

По нашим наблюдениям, мышечная оболочка представлена пучками гладкомышечных клеток, в которые вплетаются нити коллагеновых волокон. Пучки миоцитов наружного (продольного) и внутреннего (циркулярного) слоев рыхло расположены друг к другу. Прослойки между пучками миоцитов заполнены стромальным компонентом, в котором располагаются различной величины кровеносные сосуды. Резкой границы между циркулярным и продольным слоями мышечной оболочки найти не удается, так как значительная часть миоцитов имеет косое направление. Толщина мышечной оболочки существенно не изменяется, в 9 месяцев она составляет 257,1±8,75 микрометров. На протяжении всех исследуемых возрастов доля циркулярного слоя меньше, чем продольного.

В литературных источниках материалов по гистохимии мышечной оболочки мы не обнаружили. По результатам наших исследований, в гладкомышечных клетках продольного слоя и интима сосудов содержание гликогена выше, чем в миоцитах циркулярного слоя (рис. 46). Умеренное количество нейтральных гликопротеинов, сульфатированных протеогликанов, гиалуронатов обнаруживается в строме мышечной оболочки, в стенках сосудов. Содержание РНК в миоцитах мышечной оболочки незначительное (рис. 47).

Серозная оболочка представлена соединительнотканной основой и слоем мезотелиальных клеток. Цитоплазма последних проявляет умеренную пиронинофильную реакцию, в соединительнотканых прослойках выявляются сульфатированные протеогликаны, гиалуронаты.

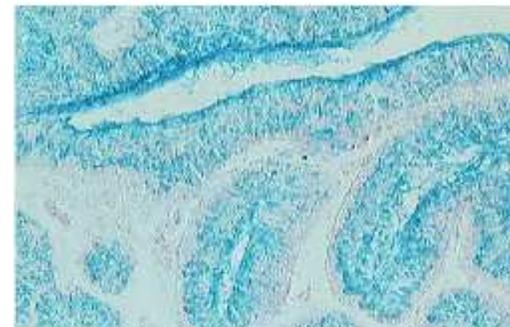


Рис. 44. Кислые сульфатированные гликопротеины в glanduloцитах и протеогликаны в соединительной ткани перешейка яйцепровода 30-месячных кур. Шабадаш.

Альциановый синий при pH-1,0. Об. 40, ок.10.

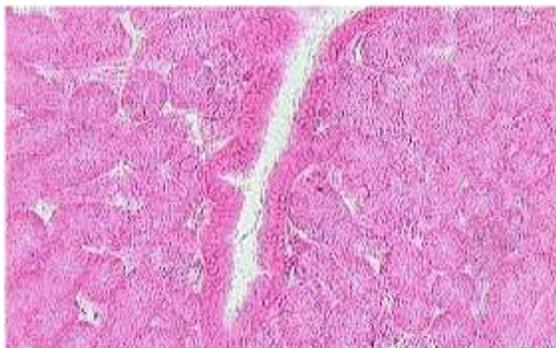


Рис. 45. Содержание РНК в glandулоцитах перешейка яйцепровода 12-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

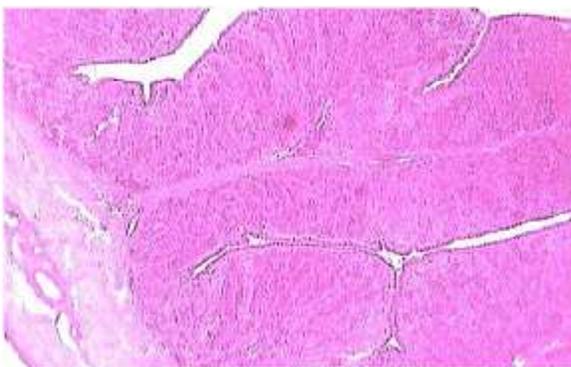


Рис. 46. Содержание гликогена в мышечной оболочке перешейка яйцепровода 9-месячных кур. Шабдаш. ШИК-реакция. Об. 10, ок.10.



Рис. 47. Содержание РНК в мышечной оболочке перешейка яйцепровода 36-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 10, ок.10.

Без видимой границы перешеек переходит в матку. В переходной зоне есть железы, по структуре промежуточные между железами перешейка и матки.

Морфофункциональные изменения скорлупового отдела (птичьей матки) яйцепровода кур

Скорлуповый отдел (птичья матка) – самая широкая мешкообразная часть яйцепровода. Длина ее у всех домашних птиц составляет 5–8 см, толщина – 4 мм. Почти половину по толщине составляет мышечная оболочка. Особенно хорошо развит внутренний кольцевой слой. Цвет матки розовый за счет интенсивного кровоснабжения.

По данным многих авторов, слизистая оболочка скорлупового отдела собрана в многочисленные (от 60 до 140) ориентированные продольно листообразные складки, на которых имеются вторичные складки. Эпителий однослойный двухрядный, в нем содержатся мерцательные и секреторные клетки, количество тех и других варьирует в процессе образования скорлупы. По мнению Вракина В.Ф., Сидоровой М.В. (1984), в основном преобладают реснитчатые клетки, которые на апикальном полюсе, кроме ресничек, несут микроворсинки. В них заметна секреторная деятельность. Предполагается, что они принимают участие в образовании белково-углеводного компонента органического матрикса скорлупы. Бокаловидные клетки секреторируют кислые мукополисахариды. Их секрет образует кутикулу – надскорлупную оболочку.

Б.Э. Кирштейне с соавт. (1980), описывая локализацию кальция в яйцепровode кур в период образования скорлупы яиц, уточняет, что матка кур выстлана эпителиальными клетками, которые можно подразделить на 2 типа в зависимости от положения ядра: апикальные и базальные. Свободная поверхность апикальных клеток, обращенная в полость яйцепровода, имеет множество микроворсинок и ресничек различных размеров. Кроме того, изучением содержания белка в матке кур занимались Н.Н. Rabon et al. (1991).

Клетки эпителия высокие цилиндрические с оксифильной цитоплазмой, в которой обнаруживаются просветленные участки над ядрами. Форма ядер от округлой до овальной, они хорошо контурированы, четко видны два ряда ядер. Ядра в клетках имеют апикальное и базальное расположение (Johnston H.S., 1963; Трайнис К.В.А., 1967; Бауман В.К., 1968; Aitken R.N., 1971; Бауман В.К., Валиниче

М.Ю., 1972; Draper M.N., et al., 1975; Манухина А.И. с соавт., 1982, 1984, 1985; Георгиевский В.И., Заболоцкая К.С., Федотов Е.В., 1988). У уток, как и у кур, покровный эпителий содержит реснитчатые и бокаловидные клетки, белоксекретирующих клеток не обнаружено (Стрижикова С.В., 1988).

По нашим исследованиям, у кур слизистая оболочка скорлуповой части яйцепровода образует многочисленные первичные, вторичные и третичные складки. Покровный эпителий однослойный двухрядный, состоящий из камбиальных, реснитчатых и бокаловидных клеток. Ядра клеток округло-овальной формы, сдавлены с боков, располагаются на разных уровнях. Ядра базального ряда интенсивно базофильные. В начале яйцекладки высота покровного эпителия составляет $19,7 \pm 0,32$ мкм (рис. 48), с увеличением возраста птиц она уменьшается. В 36 месяцев, на фоне снижения складчатости слизистой оболочки, высота покровного эпителия достигает наименьшего показателя ($14,4 \pm 0,40$ мкм; $P < 0,001$).

Уменьшение высоты покровного эпителия с возрастом мы связываем с расходом питательных веществ в клетках в процессе яйцеобразования, а после прекращения яйцекладки – с наступлением инволюционных процессов.

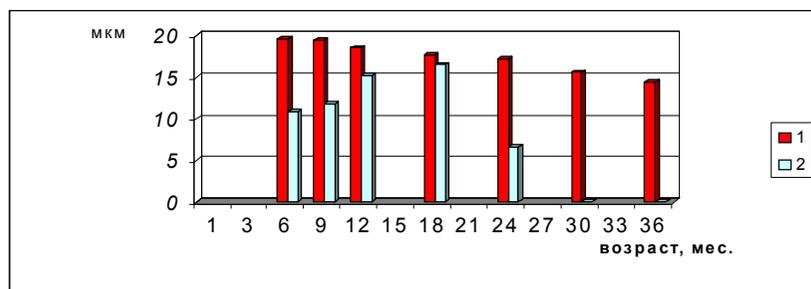


Рис. 48. Динамика изменения высоты покровного и железистого эпителия скорлупового отдела яйцепровода кур:

1 – высота покровного эпителия, 2 – высота железистого эпителия.

О.Ю. Степина (2001) выявила, что с началом яйцекладки высота покровного эпителия скорлупового отдела заметно не изменяется и колеблется от 15,6 до 27,6 мкм. После окончания яйцекладки его высота уменьшается до 9,4 – 14,4 мкм. Мы согласны с мнением вы-

шеуказанного автора.

По мнению В.И. Георгиевского с соавт. (1988), при формировании скорлупы происходят структурно-функциональные изменения покровного эпителия матки кур. В начальный период формирования скорлупы слизистая оболочка набухает, ворсинки увеличиваются в объеме, складчатость слизистой нарастает. По данным О.Ю. Степиной (2001), с началом яйцекладки в покровном эпителии обнаруживаются гликопротеиды и гликозаминогликаны в виде отдельных капель или гранул, сосредоточенные в апикальных участках клеток. В эпителиоцитах скорлупового отдела яйцепровода у кур после окончания яйцекладки гликозаминогликаны и гликопротеиды отсутствуют. Вместе с тем, О.А. Царева (1990) указывает, что гистохимическими реакциями в эпителии, в том числе и в бокаловидных клетках матки, выявлены следы сульфатированных и карбоксилированных гликозаминогликанов, гликопротеидов. С.В. Стрижикова (1988) указывает, что у уток секрет бокаловидных клеток имеет незначительное количество карбоксилированных гликозаминогликанов.

Нам не удалось обнаружить в цитоплазме эпителиоцитов сульфатированные и карбоксилированные гликозаминогликаны. В 6–12-месячном возрасте в эпителиоцитах обнаруживается гликоген, в 18 месяцев он не идентифицируется, а в 36 месяцев вновь выявляется (рис. 49). Динамика изменения содержания гликогена по возрастам связана с тем, что в 6–12-месячном возрасте в период функциональной активности воспроизводительных органов кур в эпителиальных покровах происходят усиленные метаболические процессы, в результате которых часть углеводов расходуется в качестве энергетического вещества и исходного материала для образования более сложных биополимеров, а избыток депонируется в клетках. В эпителиоцитах выявляется РНК, которая, преимущественно, распределяется по всей цитоплазме или в субнуклеарной зоне клеток.

В цитоплазме эпителиальных и железистых клеток идентифицируются нейтральные и кислые сульфатированные гликопротеины, их уровень на протяжении 6–24-месячного возраста существенно не изменяется. В 30–36 месяцев сульфатированные гликопротеины выявляются лишь в цитоплазме эпителиальных клеток (рис. 50, 51). Сиалогликопротеины отмечаются в субнуклеарной зоне цитоплазмы (рис. 52). Цитоплазма эпителиальных клеток проявляет пиронинофильную реакцию (рис. 53).



Рис.49. Гликоген в эпителии скорлупового отдела яйцепровода 12-месячных кур. Шабдаш. ШИК-реакция. Об. 40, ок.10.



Рис. 50. Кислые сульфатированные гликопротеины и протеогликаны в скорлуповом отделе яйцепровода 24-месячных кур. Шабдаш. Альциановый синий при рН-1,0. Об.10 , ок.10.

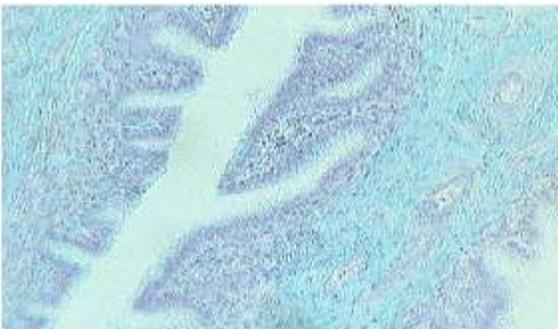


Рис. 51. Кислые сульфатированные гликопротеины и протеогликаны в скорлуповом отделе яйцепровода 30-месячных кур. Шабдаш. Альциановый синий при рН-1,0. Об.40, ок.10.

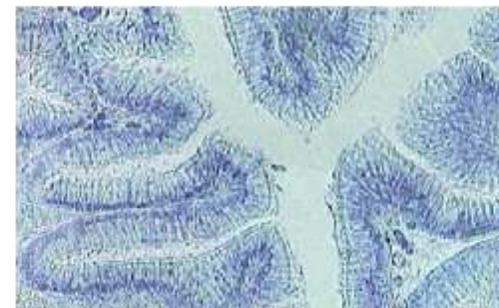


Рис. 52. Сиалогликопротеины в эпителии скорлупового отдела яйцепровода 24-месячных кур. Шабдаш. «Скрытая метакромазия». Об. 40, ок.10.



Рис. 53. Содержание РНК в эпителии скорлупового отдела яйцепровода 12-месячных кур. Карнуа. Курник. Об.10, ок.10.

Согласно результатам исследований Г.А. Игумнова (у коров, 1971), М.И. Джоробекова (у коз, 1974), Г.А. Игумнова, В.Г. Черных (у кобыл, 1981), Р.З. Сиразиева (у свиней, 1999), у млекопитающих в цитоплазме эпителиоцитов матки обнаруживается гликоген, нейтральные и кислые сульфатированные гликопротеины, а также РНК.

У птиц (Вракин В.Ф., Сидорова М.В., 1984; Стрижикова С.В., 1988; Тегза А.А., 2000) в собственной пластинке скорлупового отдела залегает большое количество разветвленных трубчатых желез. Диаметр их не превышает 25 мкм. Клетки низкие призматические, с длинными микроворсинками, крупными светлыми круглыми центрально лежащими ядрами, с бледной цитоплазмой, в которой видна очень мелкая зернистость. Считают, что эти клетки выделяют воду и неорганические составные части скорлупы, которые откладываются в виде кальциевых солей на органическом, решетчатом матриксе.

Благодаря поступлению воды яйцо быстро набухает, увеличиваясь в

объеме и массе вдвое. Кристаллизация кальциевых солей идет в несколько этапов. Попав в матку, яйцо переворачивается таким образом, что его тупой конец лежит в концевой части матки. Железы расположены здесь более рыхло. Возможно, именно это способствует появлению крупных пор на тупом конце. Секрет, вырабатываемый задним участком матки, способствует расслоению подскорлупных оболочек в этом участке.

Перед переходом во влагалище матка сужается, образуется маточно-влагалищное сочленение, или шейка матки, длиной 1–3 см. Большую часть шейки матки занимает маточно-влагалищный сфинктер, напоминающий спираль, закругленную и сложенную гармошкой, надежно закрывающую выход из матки во влагалище и выдерживающую давление находящегося в матке яйца. Позади сфинктера находится участок длиной 2–5 мм, покрытый реснитчатыми клетками и содержащий спермонакопительные железы, благодаря чему у птиц сохраняется способность нести оплодотворенные яйца некоторое время после последнего спаривания. Движение ресничек задерживает спермии, создает их «гнезда». Железы простые трубчатые, в их просветах скапливается до 40 % спермиев. Спермии располагаются в железах хвостами наружу, головками к железистым клеткам.

В матке продолжается дальнейшее развитие зародыша (Вракин В.Ф., Сидорова М.В., 1984).

По данным В.И. Фисинина с соавт. (1990), около 80 % от времени нахождения яйца в яйцепроводе оно находится в скорлуповой железе. Когда яйцо попадает в скорлуповую железу, оно уже полностью покрыто вторичной белковой и подскорлупными оболочками, которые рыхло покрывают его.

Если «красную зону» считать частью скорлуповой железы, то по форме она отличается от остальной ее части, где происходит сам процесс кальцификации. «Красная зона» – это трубчатое образование, морфологически сходное с белковым отделом и перешейком. Вторая и основная часть скорлуповой железы представляет собой относительно короткую по длине, но широкую в поперечном сечении мешковидную структуру. На основании внутреннего строения выделяют и третью часть скорлуповой железы – воронкообразный переход к границе с влагалищем. В отличие от других частей яйцепровода здесь гребни эпителия прерывистые, разделенные поперечными канавками. Эпителий состоит из двух типов клеток – апикальных и базальных. Апикальные эпителиальные клетки содержат секреторные гранулы, которые возникают в начале образования орга-

нического матрикса скорлупы и исчезают во время интенсивного его образования. В конце периода кальцификации они удлиняются и утончаются, то есть подвергаются морфологическим изменениям, связанным с прохождением секреторных фаз. Базальные клетки, в отличие от апикальных, не имеют ресничек и в секреторных циклах претерпевают морфологические изменения.

В слизистой находятся и трубчатые железы, состоящие из полигональных плотно упакованных клеток. Железы часто имеют сложную разветвленную структуру. Под электронным микроскопом обнаруживают бледно-окрашенные секреторные клетки трубчатых желез, содержащие немногочисленные гранулы. Апикальная часть их покрыта микроворсинками. Трубчатые железы, расположенные в краниальном отделе скорлупового отдела, имеют признаки, присущие как железам перешейка, так и железам скорлупового отдела. Однако здесь расположены трубчатые железы, функция которых окончательно не выяснена. В их клетках выявляют гранулы водянистого секрета, который, возможно, принимает участие в процессе набухания яичного белка в первые 6–8 часов нахождения яйца в скорлуповом отделе. В клетках этих желез также найдены гранулы гликогена, значение которого также неясно.

Образование основной части скорлупы – сложный процесс, при котором почти одновременно происходит отложение как органического матрикса, так и минеральных веществ. Полагают, что транспорт кальция связан с трубчатыми железами, и набухание микроворсинок – один из косвенных признаков этого процесса. Хотя возможно, что в транспорте кальция участвуют реснитчатые эпителиальные клетки. Очевидно, что белковые компоненты органического вещества скорлупы секреторируются апикальными клетками. Базальные клетки ответственны за синтез как белков, так и мукополисахаридов. Какие клетки образуют кутикулу яиц неизвестно: по одним данным она формируется из микроворсинок апикальных клеток, а по другим – из продуктов базальных клеток, а возможно, и трубчатых желез воронкообразующей части скорлуповой железы, граничащей с влагалищем. Отложение пигментов проходит синхронно с основным процессом кальцификации, но клетки, ответственные за этот процесс, пока неизвестны. Вращение яиц в скорлуповой железе, в его средней основной части, вероятно, влияет на образование специфического пигмента рисунка скорлупы, присущего тем или иным видам. Обычно в этом отделе яйцепровода яйца расположены острым концом каудально. У некоторых видов птиц, таких как чайки и утки, яйца в момент снесения переворачиваются на 180° в горизонтальной плоскости по корот-

кой оси. Эти виды птиц сносят яйца тупым концом вперед. Есть данные о вращении яиц перед яйце- кладкой и у кур, однако, они могут сносить яйца как тупым, так и острым концом вперед. Движение яйца в скорлуповой железе определяется мышечными слоями, причем неизвестно, участвует ли в этом процессе мышечный пучок брюшной складки, заканчивающийся в области влагалища или нет.

Секреторные отделы желез образованы столбчатым эпителием. Эти клетки выделяют воду и неорганические составные части скорлупы, которые окрашиваются в виде кальциевых солей на органическом матриксе. Н. Schraer, R. Schraer (1965), E. Solomon, I.R. Fryer (1975) отмечают, что в период интенсивной яйцекладки происходит усиление транспорта кальция в клетки, что сопровождается увеличением высоты glandулоцитов.

Имеются данные (Tiehaer H., Schraer R., 1965), что наиболее значительные изменения кальция в период образования скорлупы происходят в эпителиальных клетках, с другой, что кальцийсвязывающий белок локализуется в клетках трубчатых желез (Dippiello L., Wasserman R.H., 1975).

Результаты наших исследований свидетельствуют, что в собственно слизистой органа обнаруживаются плотно расположенные трубчатые железы (рис. 54). Железистый эпителий однослойный столбчатый. Базофильные небольшого размера округлой формы ядра glandулоцитов отеснены к базальной мембране. К концу периода яйцеобразования железистая ткань постепенно замещается соединительной. В 30–36 месяцев, когда в стенке органа наступают инволюционные процессы, железистые компоненты в собственно слизистой мы не обнаружили (рис. 55).

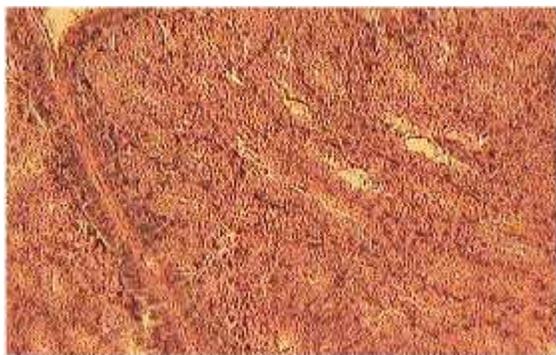


Рис. 54. Железы скорлупового отдела яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 40, ок.10.

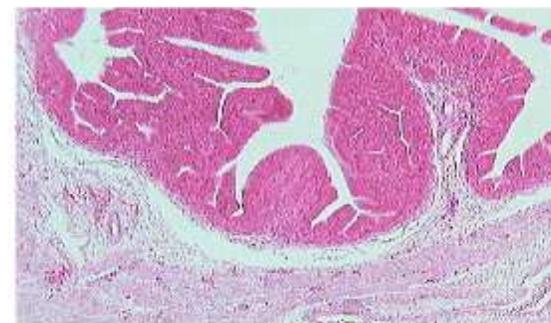


Рис. 55. Слизистая оболочка скорлупового отдела яйцепровода 30-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

Наши данные не совпадают с результатами исследований В.Ф. Бракина, М.В. Сидоровой (1984), которые указывают, что диаметр желез собственно слизистой скорлупового отдела не превышает 25 мкм. Нами установлено, что в 6 месяцев диаметр желез составляет $35,9 \pm 0,72$ мкм, а высота железистого эпителия равна $10,9 \pm 0,41$ мкм (рис. 48). В 12 месяцев высота железистого эпителия увеличивается ($15,2 \pm 0,46$ мкм; $P < 0,001$). К 18-месячному возрасту диаметр желез, высота glandулоцитов изменяются незначительно и равны $35,7 \pm 0,92$ мкм и $16,5 \pm 0,53$ мкм соответственно. Мы считаем, что увеличение высоты железистого эпителия в 9–18-месячном возрасте связано с интенсивным функционированием этого отдела. Об этом также свидетельствуют исследования В.И. Георгиевского с соавт. (1988), которые считают, что в процессе формирования скорлупы возрастает функциональная напряженность эпителиальных структур матки, о чем можно судить по наличию значительной вакуолизации цитоплазмы железистого эпителия. В строме органа появляется большое количество расширенных кровеносных сосудов.

По нашим наблюдениям, между плотно упакованными железистыми структурами проходят соединительнотканые прослойки, включающие волокнистые и клеточные элементы. Доля стромального компонента в 6–18 месяцев небольшая: $4,9 \pm 2,16$ % и $2,5 \pm 2,00$ % соответственно (табл. 9). В 30–36 месяцев собственная пластинка представлена соединительной тканью, на ее долю приходится $64,7 \pm 4,23$ % и $70,5 \pm 11,60$ % стенки органа соответственно, разница достоверна ($P < 0,001$). В строме обнаруживаются артерии, вены и капилляры. Сосудистая доля в слизистой оболочке в 6–18 месяцев незначительная ($0,3 \pm 0,73$ %), а в 36 месяцев увеличивается ($3,0 \pm 2,20$ %). Мы предполагаем, что увеличение доли крове-

носных сосудов в 36 месяцев связано не с увеличением их количества, а с уменьшением долевых соотношений.

По мере нарастания возраста у птиц наблюдается изменение толщины собственно слизистой. В 6 месяцев она равна $1906,1 \pm 42,12$ мкм (табл. 10), к 18 месяцам увеличивается до $2554,3 \pm 116,38$ мкм, а в 36 месяцев резко уменьшается ($855,2 \pm 28,82$ мкм). Утолщение собственной пластинки в 12–18-месячном возрасте мы связываем с периодом интенсивной секреции желез, сопровождающейся увеличением высоты железистого эпителия и диаметра желез. В 30–36 месяцев в яйцепроводе кур железистая ткань замещается соединительной.

В glanduloцитах РНК локализуются в субнуклеарной зоне цитоплазмы. В железистом эпителии во все исследуемые сроки в небольшом количестве выявляются нейтральные, следы кислых сульфатированных гликопротеинов (рис. 50). Тогда как гликоген обнаруживается только в 6, 9, 12, 36 месяцев, в 18 месяцев он не выявляется. Содержание гликогена изменяется в зависимости от функционального состояния железистого эпителия.

Наши данные не согласуются с результатами О.А. Царевой (1990), которая не обнаружила в цитоплазме glanduloцитов углеводно-белковые соединения.

У млекопитающих (овцы, ячхи, коровы, козы, свиньи, кобылы) как и у птиц, в цитоплазме glanduloцитов матки отмечается содержание гликогена, нейтральных и кислых сульфатированных гликопротеинов, а также РНК (Фетисов И.А., 1969; Савельев Б.П., 1969; Игумнов Г.А., 1971; Джоробеков М.И., 1974; Малакшинова Л.М., 1998; Томитова Е.А., 1998; Сиразиев Р.З., 1999; Черных В.Г., 2000; Сиразиев Р.З. с соавт., 2004; Черных В.Г. с соавт., 2004).

По нашему мнению, мышечная оболочка скорлупового отдела яйцепровода кур представлена внутренним циркулярным и наружным продольным слоями гладкомышечных клеток (рис. 56). Циркулярный слой более компактный, пучки миоцитов тесно располагаются друг к другу. Между внутренним и наружным слоями мышечной оболочки в строме обнаруживаются различного диаметра кровеносные сосуды. Толщина мышечной оболочки в 6 месяцев составляет $160,2 \pm 7,96$ мкм (табл. 10), до 12 месяцев она существенно не изменяется ($161,3 \pm 6,07$ мкм), к 18 месяцам – увеличивается ($223,5 \pm 13,44$ мкм; $P < 0,001$). В 30 месяцев она достигает $446,6 \pm 13,03$ мкм, данные достоверны по третьему порогу. Мы считаем, что увеличение толщины мышечной оболочки с возрастом связано с разрастанием соединительной ткани. Это заключение подтверждают

Таблица 9

Соотношение долей тканей в скорлуповом отделе яйцепровода кур (P % $\pm m$, n = 30)

Возраст, мес	Слизистая оболочка				Мышечная оболочка				Серозная оболочка
	покровный эпителий	железы	стромы	кровеносные сосуды	циркулярный слой	стромы	продольный слой	кровеносные сосуды	
6	$0,9 \pm 1,00$	$86,2 \pm 4,36$	$4,9 \pm 2,16$	$0,3 \pm 0,67$	$2,5 \pm 2,69$	$1,2 \pm 1,41$	$2,0 \pm 2,19$	$1,4 \pm 1,52$	$0,6 \pm 0,96$
9	$1,1 \pm 1,34$	$83,3 \pm 4,80$	$5,2 \pm 2,80$	$0,4 \pm 0,83$	$3,8 \pm 2,50$	$1,3 \pm 1,45$	$2,6 \pm 2,04$	$1,7 \pm 2,80$	$0,6 \pm 0,96$
12	$1,5 \pm 1,55$	$85,3 \pm 4,50$	$3,3 \pm 2,30$	$0,3 \pm 0,64$	$3,6 \pm 2,40$	$1,1 \pm 1,30$	$3,3 \pm 2,29$	$0,9 \pm 1,55$	$0,8 \pm 1,14$
18	$1,4 \pm 1,52$	$82,4 \pm 4,90$	$2,5 \pm 2,00$	$0,3 \pm 0,73$	$4,4 \pm 2,60$	$1,6 \pm 1,60$	$5,6 \pm 2,98$	$1,1 \pm 1,85$	$0,7 \pm 1,04$
24	$0,6 \pm 0,85$	$81,3 \pm 5,60$	$5,9 \pm 3,19$	$0,7 \pm 0,89$	$3,9 \pm 2,71$	$2,2 \pm 2,31$	$2,7 \pm 2,10$	$1,9 \pm 2,16$	$0,8 \pm 1,14$
30	$1,1 \pm 1,09$	-	$64,7 \pm 4,23^{***}$	$2,2 \pm 1,03$	$10,2 \pm 3,51$	$9,5 \pm 2,95^*$	$9,1 \pm 3,22$	$1,7 \pm 1,91$	$0,8 \pm 1,14$
36	$1,1 \pm 1,30$	-	$70,5 \pm 11,6$	$3,0 \pm 2,20$	$7,7 \pm 3,40$	$5,1 \pm 2,80$	$10,6 \pm 3,90$	$1,2 \pm 1,93$	$0,9 \pm 1,21$

* P < 0,05 ** P < 0,01 *** P < 0,001

Таблица 10

Микрометрические показатели стенки скорлупового отдела яйцепровода кур (M±m, мкм; n=30)

Возраст, мес.	Толщина собственно слизистой	Толщина мышечной оболочки
6	1906,1±42,12	160,2±7,96
9	1955,5±51,57	163,4±10,26
12	2414,0±78,52***	161,3±6,07
18	2554,3±116,38	223,5±13,44***
24	2380,7±69,01	310,7±9,82***
30	935,9±49,46***	446,6±13,03***
36	855,2±28,82***	242,3±8,85***

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

результаты стереометрического анализа о том, что в 6 месяцев доля стромального компонента составляет 1,2±1,41 % (рис. 57), тогда как доля циркулярного и продольного слоев равна 2,5±2,69 % и 2,0±2,19 % соответственно. В 30 месяцев доля стромы достоверно увеличивается до 9,5±2,95 %, в свою очередь долевое соотношение циркулярного и продольного слоев также нарастает (10,2±3,51 % и 9,1±3,22 % соответственно).

В доступной литературе данных по гистохимическому исследованию мышечной оболочки скорлупового отдела яйцепровода птиц мы не обнаружили. У овец (Фегисов И.А., 1969), ячих (Савельев Б.П., 1969), коров (Игумнов Г.А., 1971), коз (Джоробеков М.И., 1974), крольчих (Малакшинова Л.М., 1998), свиней (Сиразиев Р.З., 1999), кобыл (Черных В.Г., 2000) в виде гранул гликоген обнаруживается в стенках кровеносных сосудов и миоцитах продольного слоя мышечной оболочки матки.

В интима сосудов и строме слизистой и мышечной оболочке в 6–36-месячном возрасте обнаружены нейтральные гликопротеины, кислые сульфатированные протеогликаны, гиалуронаты (рис. 50, 51, 58). Цитоплазма гладкомышечных клеток проявляет умеренную пиронинофильность.



Рис. 56. Слизистая, мышечная и серозная оболочки скорлупового отдела яйцепровода 6-месячных кур. Карнуа. Ван Гизон. Об. 10, ок.10.

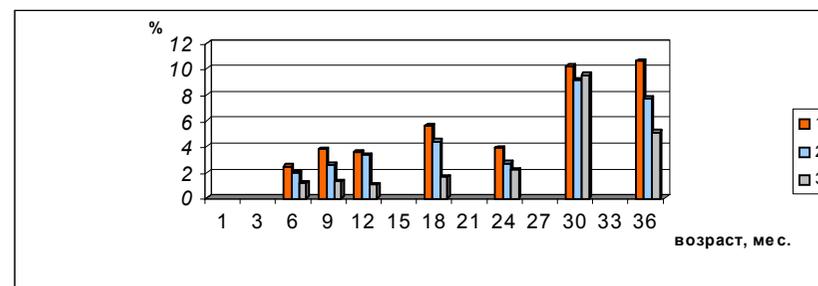


Рис. 57. Динамика соотношения долей структурных компонентов мышечной оболочки скорлупового отдела яйцепровода кур: 1 – циркулярный слой, 2 – продольный слой, 3 – строма.



Рис. 58. Кислые сульфатированные протеогликаны в слизистой и мышечной оболочках скорлупового отдела яйцепровода 6-месячных кур. Шабаш. Альциановый синий при рН-1,0. Об.10, ок.10.

Структурно-функциональная характеристика влагалищного отдела яйцепровода кур

Влагалище – конечный отдел яйцепровода – представляет собой мускульную трубку длиной у курицы и гуся от 3 до 8 см, у индейки и утки от 3 до 5 см, открывающуюся в уронеум клоаки. Толщина стенки влагалища у разных видов составляет 2–5 мм, причем 90 % приходится на мышечную оболочку, в которой хорошо развиты кольцевой и продольный слои.

Слизистая оболочка образует узкие продольные складки, на которых у всех домашних птиц, кроме индейки, имеются вторичные складки, покрытые высокопризматическим эпителием с преобладанием реснитчатых клеток. Собственная пластинка слизистой оболочки образована плотной неоформленной (у индейки рыхлой) соединительной тканью, не содержит желез. На границе между влагалищем и клоакой у молодой не несущейся птицы имеется запирающая пластинка, которая прорывается либо при снесении первого яйца, либо немного раньше (Вракин В.Ф., Сидорова М.В., 1984).

Мы согласны с мнением В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), В.И. Фисинина с соавт. (1990), которые указывают, что слизистая оболочка влагалищного отдела имеет узкие продольные складки, образующие у всех домашних птиц, кроме индейки, вторичные складки, покрытые высокостолбчатым эпителием с преобладанием реснитчатых клеток. У уток в покровном эпителии имеется большое количество бокаловидных клеток (Стрижикова С.В., 1988).

По нашим данным, в слизистой оболочке влагалищного отдела выявляются узкие высокие складки первичного, короткие широкие – вторичного уровня (рис. 59). Влагалище покрыто однослойным двухрядным эпителием, состоящим из камбиальных, реснитчатых и бокаловидных клеток. Ядра клеток округло-овальной формы. В карิโอплазме обнаруживаются мелкие зерна гетерохроматина.

Высота покровного эпителия в 6–18-месячном возрасте существенно не изменяется ($33,3 \pm 1,08$ мкм – $32,6 \pm 1,56$ мкм). К концу периода яйцекладки, в 36 месяцев, ($41,2 \pm 1,56$ мкм) становится выше (рис. 60).

По данным С.В. Стрижиковой (1988), в покровном эпителии влагалищной части у уток в бокаловидных клетках и секрете содержатся карбоксилированные, сульфатированные гликозаминогликаны, нейтральные гликопротеиды. В цитоплазме эпителиальных клеток влага-

лица кур нами не обнаружены гликозаминогликаны. Во все исследуемые сроки в цитоплазме эпителиальных клеток идентифицируются гликоген, нейтральные и кислые сульфатированные гликопротеины (рис. 61). В 6–12 месяцев в эпителиоцитах выявляется небольшое количество сиалогликопротеинов, в 18 месяцев их содержание увеличивается, а к 36 месяцам вновь уменьшается. В эпителиоцитах, особенно в апикальной зоне, обнаруживается РНК (рис. 62).

У свиней, некоторых жвачных, лошадей в эпителии влагалища в поверхностных слоях выявлены гликоген, нейтральные, кислые сульфатированные и сиалогликопротеины (Суетин В.Я., 1971; Дзюробеков М.И., 1974; Сиразиев Р.З., 1999; Черных В.Г., 2000).

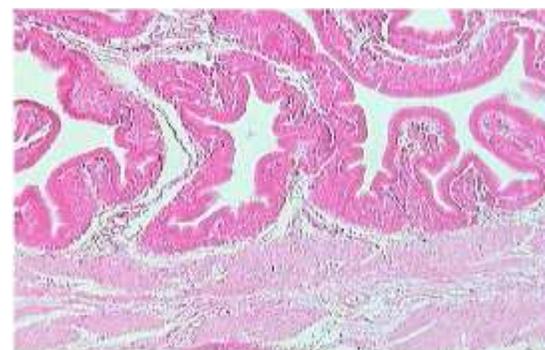


Рис. 59. Складчатость слизистой оболочки влагалищного отдела яйцепровода 36-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 10, ок.10.

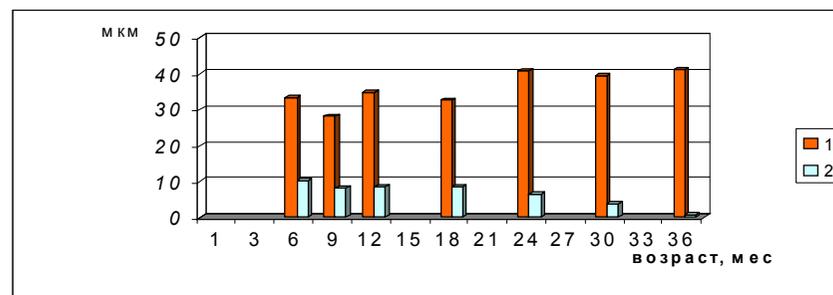


Рис.60. Динамика изменения высоты покровного и железистого эпителия влагалищного отдела яйцепровода кур:
1 – высота покровного эпителия, 2 – высота железистого эпителия.



Рис. 61. Кислые сульфатированные гликопротеины и протеогликаны в слизистой оболочке влагалищного отдела яйцепровода 24-месячных кур. Шабдаш. Альциановый синий при рН-1,0. Об. 40, ок.10.

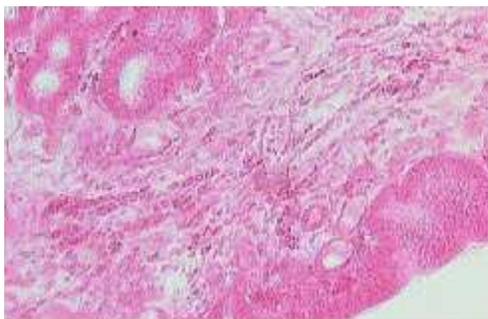


Рис. 62. Содержание РНК в эпителии влагалищного отдела яйцепровода 30-месячных кур. Карнуа. Курник. Об. 40, ок.10.

По нашим данным, собственно слизистая образована соединительной тканью, включающей волокнистые и клеточные элементы и различного калибра кровеносные сосуды.

У кур (Мелехин Г.Г., Гридин Н.Я., 1977; Бракин В.Ф., Сидорова М.В., 1984), у уток (Стрижикова С.В., 1988), у индеек (Жигалова Е.Е., Пилипенко М.Е., 1988) в собственно влагалище трубчатые железы не обнаружены. Тогда как В.И. Фисинин с соавт. (1990), отрицая наличие трубчато-секреторных желез во влагалище кур, отмечает, что краниальная часть влагалища, связанная со скорлуповой железой, представляет собой место приема и хранения сперматозоидов – «спермоприемную железу», которая очень важна для выживания сперматозоидов в яйцепроводе. Каким образом сперматозоиды попадают в спермоприемные железы влагалища, когда и как освобождаются для последующего транспорта вверх по влагалищу пока не известно. Железы влага-

лица трубчатого строения разветвлены на базальной мембране в складках слизистой. По виду они весьма схожи с трубчатыми железами скорлупового отдела. Расположение ядер в клетках базальное. На апикальной части клеток присутствуют микроворсинки. Сперматозоиды в этих железах располагаются свободно. Жидкость, в которую погружены сперматозоиды, очевидно, должна содержать какие-то вещества, позволяющие им в течение нескольких недель после копуляции или искусственного осеменения сохранять оплодотворяющую способность.

По нашим наблюдениям, в собственно слизистой влагалищной части яйцепровода располагаются трубчатые железы. Железы выстланы однослойным кубическим эпителием.

Высота glanduloцитов и диаметр желез во влагалищном отделе яйцепровода кур значительно меньше, чем в перешейке, белковом, скорлуповом отделах. Высота железистых клеток с возрастом уменьшается, так, у 6-месячных кур она равна $10,3 \pm 0,07$ мкм (рис. 60), к 36 месяцам, когда период яйцеобразования завершается, высота glanduloцитов становится лишь $0,8 \pm 0,13$ мкм, разница достоверна ($P < 0,001$). Такая же динамика прослеживается и в диаметре желез. В 6 месяцев он равен $22,9 \pm 0,18$ мкм. К концу яйцекладки диаметр достоверно уменьшается до $2,6 \pm 0,41$ микрометров.

Толщина собственно слизистой в 6 месяцев равна $2530,8 \pm 228,5$ мкм (табл. 11), в 18 месяцев она составляет $1822,8 \pm 90,52$ мкм, а в 36 месяцев она заметно утончается ($520,8 \pm 53,76$ мкм; $P < 0,001$). Утончение собственно слизистой связано с наступлением инволюции половых органов, уменьшением высоты glanduloцитов, плотности расположения и диаметра желез.

Удельный объем железистого компонента в стенке органа у кур в 6-месячном возрасте равен $63,8 \pm 6,20$ % (табл. 12), доля стромы составляет $3,3 \pm 2,30$ %. На долю сосудистой сети собственно слизистой приходится $1,4 \pm 1,51$ %. В 18 месяцев доля железистого компонента увеличивается ($71,1 \pm 5,86$ %). Удельный объем стромальной ткани равен $2,1 \pm 1,83$ %, доля сосудистой сети – $0,4 \pm 0,76$ %. К 36-месячному возрасту доля железистой ткани существенно уменьшается ($14,8 \pm 4,58$ %), что на 20,3 % меньше, чем в предыдущем возрасте ($P < 0,001$). Доля стромального компонента ($28,7 \pm 5,84$ %), сосудистой сети ($0,9 \pm 1,20$ мкм) существенно не изменяется.

В цитоплазме glanduloцитов выявляется умеренное содержание гликогена и нейтральных гликопротеинов. В стенке сосудов и соединительнотканых прослойках собственно слизистой обнару-

живаются нейтральные гликопротеины, следы кислых сульфатированных протеогликанов, гиалуронатов (рис. 63). Цитоплазма железистых и соединительнотканых клеток стромы проявляет умеренную пиронинофильную реакцию.

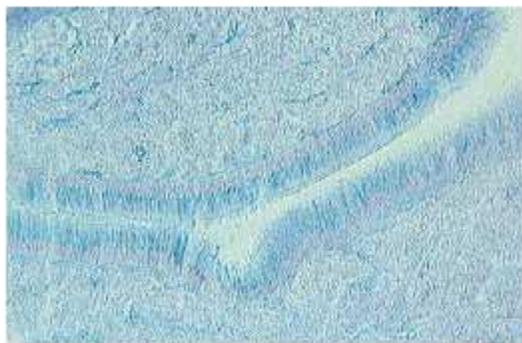


Рис. 64. Кислые сульфатированные протеогликаны в слизистой оболочке влагалищного отдела яйцепровода 6-месячных кур. Шабдаш. Алюциановый синий при pH-1,0. Об. 40, ок.10.

Таблица 11

Микрометрические показатели стенки влагалищного отдела яйцепровода кур (M±m, мкм; n=30)

Возраст, мес.	Толщина собственно слизистой	Толщина мышечной оболочки
6	2530,8±228,50	964,6±48,56
9	1931,3±125,08*	585,9±31,84***
12	2104,9±136,18	759,5±43,71**
18	1822,8±90,52	542,5±24,05***
24	1548,8±56,17*	559,4±20,30
30	1244,7±58,88***	615,8±11,20*
36	520,8±53,76***	585,9±26,42±

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

По мнению В.М. Селянского (1980), В.Ф. Вракина, М.В. Сидоровой (1984), яйцо быстро проходит через влагалище, почти не касаясь его стенок. Другие авторы (Мелехин Г.Г., Гридин Н.Я., 1977) считают, что покровный эпителий влагалища участвует в образовании надскорлупной пленки. По нашему мнению, в образовании надскорлупного слоя участвуют как клетки покровного, так и железистого эпителия.

Таблица 12

Соотношение долей тканей во влагалищном отделе яйцепровода кур (P % ±m_p; n=30)

Возраст, мес	Слизистая оболочка				Мышечная оболочка				Серозная оболочка
	покровный эпителий	собственно слизистая	stroma	кровеносные сосуды	циркулярный слой	stroma	продольный слой	кровеносные сосуды	
6	1,0±1,29	63,8±6,20	3,3±2,30	1,4±1,51	11,1±4,06	2,2±1,89	14,5±4,54	1,7±1,69	1,0±1,29
9	1,1±1,36	70,1±5,91	3,2±2,27	0,7±1,07	10,3±3,92	4,6±2,71	7,5±3,40	1,6±1,61	1,0±1,29
12	1,2±1,43	67,5±6,05	2,5±2,01	0,5±0,91	10,0±3,86	4,0±2,59	10,6±3,97	2,6±2,04	0,9±1,24
18	1,4±1,49	71,1±5,86	2,1±1,83	0,4±0,76	9,7±3,83	2,7±2,09	10,4±3,94	0,5±0,91	1,6±1,63
24	1,9±1,76	68,8±5,98	3,0±2,20	0,3±0,72	9,7±3,83	2,7±2,12	10,1±3,89	1,5±1,57	2,0±1,81±
30	2,2±1,89	35,1±6,16***	26,2±5,67***	0,9±1,22	10,9±4,02	9,2±3,73	10,5±3,95	3,0±2,20	2,1±1,83
36	3,2±2,26	14,8±4,58***	28,7±5,84	0,9±1,20	11,9±4,18	15,1±4,62	13,4±4,40	9,5±3,78	2,8±2,12

* P<0,05 **P<0,01 ***P<0,001

Мышечная оболочка хорошо развита. В циркулярном слое пучки миоцитов толстые, короткие, тесно расположенные между собой. Между пучками миоцитов находятся соединительнотканые прослойки, их больше между внутренним и наружным слоями мышечной оболочки. В строме выявляется сосудистая сеть, которая представлена артериями, венами и капиллярами. Толщина мышечной оболочки в 6-, 9-месячном возрасте составляет $946,6 \pm 48,56$ и $585,9 \pm 31,84$ мкм (табл. 11) соответственно, в 12 месяцев она вновь нарастает ($759,5 \pm 43,71$ мкм), а в 18 месяцев достоверно уменьшается ($542,5 \pm 24,06$ мкм). Доля циркулярного слоя несколько меньше доли продольного слоя. В 36 месяцев заметно увеличивается удельный объем стромального компонента ($15,1 \pm 4,62$ %), тогда как в начале яйцеобразования он составлял только $2,2 \pm 1,89$ % (табл. 12). К концу периода яйцекладки наблюдается процесс замещения железистой ткани стромальной.

По мнению Г.Г. Мелехина, Н.Я. Гридиной (1977), мышечная оболочка хорошо развита, особенно кольцевой слой, сокращение которого обеспечивает выталкивание яйца наружу.

В.И. Фисинина с соавт. (1990) указывает, что на границе влагалища и скорлуповой железы расположено мышечное циркулярное утолщение, напоминающее сфинктер. Циркулярные мышечные пучки миоцитов во влагалище хорошо развиты, а продольные присутствуют в виде разбросанных пучков, в результате чего влагалище легко расширяется при прохождении яйца.

В миоцитах мышечной оболочки и стенки сосудов, особенно в интимае, выявляется пиронинофильная реакция с 6- до 36-месячного возраста. В стенке сосудов и соединительнотканых прослойках собственной пластинки слизистой и мышечной оболочки в исследуемые сроки обнаруживаются нейтральные гликопротеины, кислые сульфатированные протеогликаны, гиалуронаты.

В доступной литературе нам не удалось обнаружить данных по гистохимии мышечной оболочки влагалищного отдела яйцепровода птиц. По результатам наших исследований, в миоцитах мышечной оболочки и интимае сосудов выявляется РНК с 6- до 36-месячного возраста.

По данным Р.З. Сиразиева с соавт. (2004), у свиней в строме собственной слизистой и мышечной оболочке влагалища, в отдельных

соединительнотканых клетках, стенках сосудов выявляются нейтральные гликопротеины и кислые сульфатированные протеогликаны.

По нашему мнению, у кур в соединительнотканной основе и стенке сосудов мышечной оболочки также обнаруживаются нейтральные гликопротеины, кислые сульфатированные протеогликаны, гиалуронаты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные морфологических, гистохимических, морфометрических и стереометрических исследований стенки яйцепровода кур имеют как теоретическую, так и практическую значимость, могут использоваться в промышленном птицеводстве в целях увеличения маточного поголовья, повышения выхода продукции, а также при исследовании патологий и постановке диагнозов, в лекционных и лабораторных курсах ветеринарных, зооинженерных и биологических факультетов высших и среднеспециальных учебных заведений, научной работе, при написании соответствующих разделов по сравнительно-видовой морфологии птиц в учебных пособиях.

Проведенные исследования и анализ полученных результатов позволяют сделать следующие выводы.

1. Яйцепровод кур располагается в левой половине брюшной полости. В 4-месячном возрасте до начала процесса яйцеобразования яйцепровод цыплят представляет собой тонкую, гладкую, прямую трубку, не разделенную на отделы. Яйцепровод половозрелых кур от 6 месяцев и старше имеет вид сильно извитой длинной трубки, которая разделена на пять отделов.

2. Покровный эпителий яйцепровода 4-месячных цыплят однослойный двухрядный, состоит из бокаловидных, реснитчатых и камбиальных клеток. Высота покровного эпителия, толщина собственной пластинки и мышечной оболочки среднего отдела яйцепровода цыплят больше, чем в краниальном и каудальном отделах. В цитоплазме эпителиоцитов среднего отдела яйцепровода цыплят уровень гликогена, нейтральных, кислых сульфатированных, сиалогликопротеинов, РНК заметно выше, чем в каудальном и краниальном.

3. Слизистая оболочка воронки складчатая, в 36 месяцев складчатость слизистой понижается. Воронка покрыта однослойным двух-

рядным эпителием. В эпителиальных клетках выявляются гликоген, нейтральные, кислые сульфатированные и сиалогликопротеины, РНК. Собственная пластинка образована соединительной тканью, включающей волокнистые и клеточные элементы. Высота покровного эпителия с возрастом становится меньше. Собственно слизистая в период интенсивной яйцекладки утончается, в начале и конце яйцеобразования она достоверно толще.

4. Слизистая оболочка белкового отдела имеет первичные, вторичные и третичные складки. Покровный эпителий однослойный двухрядный. В цитоплазме эпителиоцитов в начале яйцекладки обнаруживается высокое содержание гликогена, нейтральных, кислых сульфатированных и сиалогликопротеинов, РНК; в период максимальной яйценоскости уровень их снижается. С прекращением процесса яйцеобразования содержание гликогена, РНК в покровном эпителии вновь увеличивается. В собственно слизистой содержится большое количество простых трубчатых желез. Железистый эпителий однослойный столбчатый. Железы белкового отдела яйцепровода кур в процессе жизнедеятельности вырабатывают секрет, содержащий углеводно-белковые биополимеры. Изменение толщины собственной пластинки белкового отдела яйцепровода зависит от функционального состояния половой системы кур.

5. Складчатость слизистой оболочки перешейка с возрастом увеличивается. Покровный эпителий однослойный двухрядный. Собственно слизистая представлена простыми трубчатыми железами. Уровень гликогена в эпителиоцитах во все исследуемые сроки высокий, меньше его выявляется в glanduloцитах. В покровном эпителии обнаруживаются нейтральные и кислые сульфатированные гликопротеины, РНК.

6. Покровный эпителий скорлупового отдела яйцепровода однослойный двухрядный, железистый – однослойный столбчатый. В период функциональной активности (в 6–12-месячном возрасте) в апикальной части эпителиоцитов и glanduloцитов отмечаются гликоген, нейтральные, кислые сульфатированные гликопротеины. В 18 месяцев в цитоплазме эпителиоцитов гликоген не идентифицируется, к 36 месяцам он вновь выявляется. В 36 месяцев в скорлуповом отделе наступают инволюционные процессы, выражающиеся в уменьшении высоты покровного эпителия и замещении железистой

ткани соединительной. Значительное количество сульфатированных протеогликанов, гиалуронатов выявляется в соединительнотканых прослойках и стенках кровеносных сосудов.

7. Слизистая оболочка влагалищного отдела яйцепровода кур сильно складчатая, покрыта однослойным двухрядным эпителием. В собственно слизистой располагаются трубчатые железы, которые выстланы однослойным кубическим эпителием. В период функциональной активности (в 6–12-месячном возрасте) у кур в эпителиоцитах обнаруживаются гликоген, нейтральные, кислые сульфатированные и сиалогликопротеины, РНК. К концу периода яйцекладки (18 месяцев) гликоген выявляется в меньшем количестве, в 36 месяцев содержание его вновь увеличивается.

8. Толщина мышечной оболочки влагалищного отдела больше, чем в других отделах. Циркулярный слой более компактный, его удельный объем во всех отделах яйцепровода кур и во все исследуемые возраста меньше, чем продольного. Между слоями мышечной оболочки обнаруживаются соединительнотканые прослойки, в которых располагаются различного диаметра кровеносные сосуды. В миоцитах и интимах сосудов выявляется большое количество гликогена, его содержание больше в клетках продольного слоя. В гладкомышечных клетках выявляются нейтральные гликопротеины, а в соединительнотканной основе и стенке сосудов, кроме того, наблюдаются кислые сульфатированные протеогликаны и гиалуронаты.

Список литературы

1. Автандилов, Г.Г. Медицинская морфометрия: [Текст] / Г.Г. Автандилов. – М.: Медицина, 1990. – 384 с.
2. Автократов, Д.М. Курс анатомии домашних птиц: [Текст] / Д.М. Автократов. – М.; Л., 1928. – 121 с.
3. Акаевский, А.И. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных: [Текст] / А.И. Акаевский. – М.: Колос, 1984.
4. Батуревич, В.Т. К морфологии яйцевода курицы: [Текст] / В.Т. Батуревич // Сб. науч. тр. студентов / Ом. вет. ин-т. – 1961. – Вып. 4. – С.23–25.
5. Бауман, В.К. Обмен и регуляция у птиц: Кальций и фосфор: [Текст] / В.К. Бауман. – Рига: Зинатне, 1968. – 272 с.
6. Бауман, В.К., Содержание кальцийсвязывающего белка в различных тканях цыплят и кур в зависимости от их обеспеченности витамином D: [Текст] / В.К. Бауман, М.Ю. Валинище // Прикладная биохимия и микробиология. – 1972. – Т.8. – №6 – С.215–222.
7. Баюн, Ю.К. Математические зависимости особенностей морфологического строения яичников кур: [Текст] / Ю.К. Баюн // Использование матем. методов прогнозирования и моделирования селекционного процесса при крупномасштабной селекции с.-х. животных. – М., 1989. – С. 81.
8. Богданов, М.П. Стимуляция функции яичников у птиц: [Текст] / М.П. Богданов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1967. – 13 с.
9. Богданов, М.П. Основы анатомии и физиологии птицы: [Текст] / М.П. Богданов // Учебная книга птичника. – М.: Колос, 1972. – 30 с.
10. Васильев, К.А. Рост и развитие половых желез домашних уток в постнатальном онтогенезе: [Текст] / К.А. Васильев, Ц.О. Дашиева // Болезни с.-х. животных в Забайкалье и на Дальнем Востоке и меры борьбы с ними. – Благовещенск, 1985. – С. 80–83.
11. Веденеева, В.А. Гисто- и ультраструктура белкового отдела яйцевода кур на разных стадиях образования яйца: [Текст] / В.А. Веденеева, В.Г. Шевченко // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1979. – Вып. 3. – С. 48–51.
12. Вернигор, Н.И. Микрохимия цервикального секрета: [Текст] / Н.И. Вернигор // Акушерство и гинекология. – 1936. – №12. – С.1391 – 1398.
13. Виноградов, В.В. Скрытая метохромазия – новый метод гистохимического выявления сиаломуцинов: [Текст] / В.В. Виноградов, В.Б. Потапова // Арх. Анатомии. – 1964. –Т.47. Вып. 11. – С.69–75.
14. Виноградов, В.В. Углеводные соединения: [Текст] / В.В. Виноградов // Принципы и методы гистохим. анализа в патологии. – Л., 1971. – С.58–61.
15. Вракин, В.Ф. Анатомия и гистология домашней птицы: [Текст] /

В.Ф. Вракин, М.В. Сидорова. – М.: Колос, 1984. – С. 197–210.

16. Георгиевский, В.И. Физиология сельскохозяйственных животных: [Текст] / В.И. Георгиевский. – М.: Агропромиздат, 1990. – 402 с.
17. Георгиевский, В.И. Гистофункциональное состояние яйцеводов кур в процессе формирования скорлупы: [Текст] / В.И. Георгиевский, К.С. Заблокая, Е.В. Федотов и др. // Изв. ТСХА. – 1988. – Вып. 4. – С. 66–69.
18. Глатков, В.М. Кровотворные ткани в яичнике кур: [Текст] / В.М. Глатков // Материалы всероссийской научной и учебно-методической конференции по акушерству, гинекологии и биотехнике размножения животных. – Воронеж, 1994. – С. 27–29.
19. Грасгоф, В.М. Гистохимическое исследование яйцеводов кур: [Текст] / В.М. Грасгоф // Материалы науч.-метод. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов с.-х. вузов. – М., 1963. – Вып. 2. – С.24–25.
20. Грасгоф В.М. Гистохимическое исследование яйцеводов кур: [Текст] / В.М. Грасгоф // Арх. анатомии. – 1966. –Т.11. – Вып. 10. – С. 75–76.
21. Дашиева Ц.О. К вопросу анатомии органов половой системы и некоторых эндокринных желез утят суточного возраста: [Текст] / Ц.О. Дашиева // Сб. работ Бурят. отд-ния Всесоюз. науч. общества анатомов, гистологов и эмбриологов. – Улан-Удэ, 1975. – Вып.1. – С. 31–33.
22. Дашиева, Ц.О. Морфология и физиология с.-х. животных: Рост яйцевода у домашних уток: [Текст] / Ц.О. Дашиева // Сб. науч. тр. – Благовещенск, 1989. – С. 41–44.
23. Дементьев, Т.П. Анатомия и физиология птицы: [Текст] / Т.П. Дементьев // Сб. с.-х. птицы. – М.: Сельхозиздат, 1962. – С. 49–51.
24. Джоробеков, М.И. Некоторые гистологические и гистохимические показатели эндометрия матки коз: [Текст] / М.И. Джоробеков // 8 Всесоюз. съезд анатомов, гистологов и эмбриологов: Тезисы докладов. – Ташкент, 1974. – С.123–124.
25. Жигалов, Е.Е. Возрастная морфология органов яйцеобразования индейки: [Текст] / Е.Е. Жигалов, М.Е. Пилипенко // Морфология Украины – сельскому хозяйству. – Киев, 1988. – С. 51–54.
26. Журавлева, Н.И. Матричная активность клеточных ядер яйцекладущих кур в разном возрасте и функциональном состоянии: [Текст] / Н.И. Журавлева, В.М. Газдаров // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1980. – Вып. 4. – С. 39–42.
27. Журавлева, Н.И. Изменение функционального состава гистонов клеток яйцевода кур при варьировании фотопериодов: [Текст] / Н.И. Журавлева, В.М. Газдаров // С.-х. биология. – М.: Колос, 1984. – № 6. – С. 40–42.
28. Журавлева, Н.И. Гормональная регуляция биосинтетических процессов в яйцеводе кур по фазам репродуктивных функций: [Текст] / Н.И. Журавлева, В.М. Газдаров // Биохимия с.-х. животных и продоволь-

ственная программа. Р.Ж. Птицеводство. – М., 1986. – С. 58–59.

29. Ибрагимов, Э.К. Болезни шейки матки у коров, их диагностика, терапия и профилактика: [Текст] / Э.К. Ибрагимов // Автореф. дис... д-ра вет. наук. – Воронеж, 1991. – 21 с.

30. Игумнов, Г.А. Мукополисахариды вагинального эпителия коров: [Текст] / Г.А. Игумнов // Арх. анатомии. – 1967. – Т.53. – Вып. 10. – С.99–103.

31. Игумнов, Г.А. К вопросу выявления гиалуроновой кислоты: [Текст] / Г.А. Игумнов, Н.А. Дериглазова // Тр. Бурятского СХИ. – 1969. – Вып. 1. – С. 164 – 165.

32. Игумнов, Г.А. Динамика РНК в тканях полового тракта коров: [Текст] / Г.А. Игумнов // Межвуз. науч.-метод. конф. по акушерству, гинекологии, искусств. осемен. и патологии молочной железы с.-х. животных: Материалы конф. – Ереван, 1971. – С. 98–100.

33. Игумнов, Г.А. Гистохимия углеводов слизистой оболочки полового тракта кобыл: [Текст] / Г.А. Игумнов, В.Г. Черных // 9-й Всесоюзный съезд анатомов, гистологов и эмбриологов: Тез. докладов. – Минск, 1981. – 168 с.

34. Кирштейне, Б.Э. Субклеточная локализация кальция в яйцеводе кур в период образования скорлупы яиц: [Текст] / Б.Э. Кирштейне, А.Э. Вейде, В.К. Бауман // С.-х. биология. – М., 1980. – Т.15. – № 1. – 99 с.

35. Кононский, А.И. Гистохимия: [Текст] / А.И. Кононский. – Киев: Вища школа. – 1974. – 278 с.

36. Корявец, В.В. Аденозинтрифосфатазная активность в яйцеводе кур разной породы: [Текст] / В.В. Корявец // Материалы 1-й конференции молодых ученых по генетике и разведению с.-х. животных. – Л., 1969. – Т.2. – С.65–66.

37. Крок, Г.С. Микроскопическое строение органов сельскохозяйственных птиц с основами эмбриологии: [Текст] / Г.С. Крок. – Киев, 1962. – 105 с.

38. Крок, Г.С. Морфологические особенности сельскохозяйственных птиц в конце эмбриогенеза и в ранние периоды постэмбрионального онтогенеза: [Текст] / Г.С. Крок // Закономерности индивидуального развития с.-х. животных. – М., 1962. – С. 11–14.

39. Кюбар, Х.В. Железы яйцевода несущихся сельскохозяйственных птиц: [Текст] / Х.В. Кюбар // Сб. науч. тр. Эстонской с.-х. академии. – 1957. – Вып. 3. – С. 241–246.

40. Лебедев, М.И. Анатомия домашних животных: Особенности анатомии домашней птицы: [Текст] / М.И. Лебедев. – М., 1973 – Ч.3. – С.66–69.

41. Литовченко, Л.Н. Влияние различных условий содержания на морфологию яичников кур: [Текст] / Л.Н. Литовченко // Возрастная морфология внутренних органов и желез с.-х. животных при различной технологии промышленного животноводства. – М., 1987. – С. 44–45.

42. Литовченко, Л.Н. Морфология яичников при различной степени движения кур: [Текст] / Л.Н. Литовченко // Эколого-экспер. аспекты функ-

циональной и возрастной морфологии домашних птиц. – Воронеж, 1988. – С. 87–89.

43. Луппа, Х. Основы гистохимии: [Текст] / Х. Луппа. – М.: Мир, 1980. – 343 с.

44. Луцик, А.Д. Лектины в гистохимии: [Текст] / А.Д. Луцик, Е.С. Детюк, М.Д. Луцик. – Львов: Вища школа, 1989. – 144 с.

45. Малакшинова, Л.М. Структурно-функциональная дифференциация половых органов крольчих в раннем постнатальном онтогенезе: [Текст] / Л.М. Малакшинова // Дис... канд. биол. наук. – Улан-Удэ, 1998. – 124 с.

46. Мелехин, Г.П., Физиология сельскохозяйственной птицы: [Текст] / Г.П. Мелехин, Н.Я. Гридин. – М.: Колос, 1977.

47. Милованов, В.К. Биология воспроизведения и искусственного осеменения животных: [Текст] / В.К. Милованов. – М.: Сельхозгиз, 1962. – Ч. 2. – 696 с.

48. Молекулярная биология клетки: [Текст] / Б. Альбертс, Д. Брей, Дж. Льюис и др. – М.: Мир, 1987. – 78 с.

49. Морфология секреторных клеток белкового отдела яйцевода кур в период интенсивного синтеза белка: [Текст] / А.И. Манухина, А.Г. Столярова, Н.П. Донченко и др. // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1985. – Вып. 1. – С. 64–68.

50. Пилипенко, М.Е., Защитно-приспособительные механизмы яйцевода в постэмбриональном периоде онтогенеза индейки: [Текст] / М.Е. Пилипенко, Е.Е. Жигалов // Сб. науч. тр. Харьковской СХИ. – Харьков, 1985. – С.35–36.

51. Плохинский, Н.А. Биометрия: [Текст] / Н.А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 362 с.

52. Попов, А.П. Структурно-функциональные основы ветеринарной андрологии: [Текст] / А.П. Попов. – Улан-Удэ, 2004. – С.7–13.

53. Родин, Е.В. Критические периоды морфогенеза яичника кур в постэмбриональном онтогенезе: [Текст] / Е.В. Родин, С.И. Кузнецов // Актуальные проблемы ветеринарной медицины и биологии. – Оренбург, 2003. – С.285–287.

54. Родин, Е.В. Морфология фолликулов яичника кур в препубертатном онтогенезе: [Текст] / Е.В. Родин, С.И. Кузнецов // Актуальные аспекты экологической, сравнительно-видовой, возрастной и экспериментальной морфологии. – Улан-Удэ, 2004. – С.145–147.

55. Ромейс, Б. Микроскопическая техника: [Текст] / Б. Ромейс – М.: Иностранная литература, 1953. – 718 с.

56. Роскин, Г.И. Микроскопическая техника: [Текст] / Г.И. Роскин, А.Б. Левинсон. – М.: Советская наука, 1957. – 468 с.

57. Савельев, Б.П. Гистохимия половой системы яича: [Текст] /

Б.П. Савельев // Сб. работ Бурят. отд-ния ВНОАГУ / Бурят. с.-х. ин-т. – 1969. – Вып. 1. – С. 157–163.

58. Селянский, В.М. Анатомия и физиология сельскохозяйственной птицы: [Текст] / В.М. Селянский. – М.: Агропромиздат, 1986. – 275 с.

59. Сиразиев, Р.З. Морфофункциональные изменения в матке свиней при различных физиологических состояниях и в эксперименте: [Текст] / Р.З. Сиразиев // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Улан-Удэ, 1999. – 24 с.

60. Сиразиев, Р.З. Гистохимическая идентификация углеводсодержащих биополимеров: [Текст] / Р.З. Сиразиев // Актуальные аспекты экологической, сравнительно-видовой, возрастной и экспериментальной морфологии. – Улан-Удэ, 2004. – С. 169–173.

61. Сиразиев, Р.З. Гистоморфология матки и плаценты свиней: [Текст] / Р.З. Сиразиев, Г.А. Игумнов, В.Г. Черных. – Улан-Удэ, 2004. – 159 с.

62. Степина, О.Ю. Гистогенез, особенности микроморфологии и гистохимии покровного эпителия различных отделов яйцевода кур в постнатальном периоде онтогенеза: [Текст] / О.Ю. Степина // Материалы междунаучно-практич. конференции морфологов, посвященной памяти академика Ю.Ф.Юдичева (12–14 сентября 2001 г.). – Омск, 2001. – С. 29–33.

63. Страйер, Л. Биохимия: [Текст] / Л. Страйер. – М.: Мир, 1984. – Т. 1. – 232 с.

64. Стрижикова, С.В. Макромикроморфология и гистохимия с.-х. животных в сравнительно-видовом и возрастном аспектах: [Текст] / С.В. Стрижикова. – Омск, 1987. – С. 80–83.

65. Стрижикова, С.В. Люминесцентномикроскопические, гистологические, цито- и гистохимические особенности желез яйцеводов утки домашней в период яйцекладки: [Текст] / С.В. Стрижикова // Межвузовский сб. науч. тр. «Эколого-экспериментальные аспекты функциональной и возрастной морфологии домашних птиц». – Воронеж, 1988. – С. 69–73.

66. Стрижикова, С.В. Макромикроморфология, гистохимия и особенности васкуляризации яичника домашней утки: [Текст] / С.В. Стрижикова. // Материалы всесоюзной научной конференции морфологов «Экологические аспекты эволюционной, функциональной и возрастной морфологии человека и домашних животных». – Омск, 1992. – Ч.1 – С.114–117.

67. Стрижикова, С.В. Морфологические, люминесцентные и гистохимические показатели интерстициальных и фолликулярных клеток яичника уток пекинской породы: [Текст] / С.В. Стрижикова / Актуальные проблемы ветеринарии. – Барнаул, 1995. – 37 с.

68. Суетин, В.Я. О рефлекторном действии фолликулина: [Текст] / В.Я. Суетин // Тр. Бурят-Монг. зооветин-та. – Улан-Удэ, 1956. – Вып. 10. – 78 с.

69. Сысоев, А.А. Физиология сельскохозяйственных животных: [Текст] / А.А. Сысоев. – М.: Колос, 1980. – С. 73–74.

70. Техвер, Ю.Т. Гистология домашних птиц: [Текст] / Ю.Т. Техвер. – М., 1965. – С.98–102.

71. Тегза, А.А. Микроморфология яичника и яйцевода гусынь в постнатальном онтогенезе: [Текст] / А.А. Тегза // Автореф. дис. ... канд.вет. наук. – Екатеринбург, 2000. – 20 с.

72. Тегза, А.А. Морфологическая характеристика яичника у половозрелых гусынь: [Текст] / А.А. Тегза // Современные проблемы животноводства: Материалы международной научной конференции, посвященной 70-летию образования зооинженерного факультета. – Казань, 2000. – С. 275–277.

73. Томитова, Е.А. Влияние экзогенных фолликулина и прогестерона на морфофункциональное состояние половых органов коров и их оплодотворимость: [Текст] / Е.А. Томитова // Дис. ... канд. вет. наук. – Улан-Удэ, 1998. – 130 с.

74. Трайнис, К.В.А. Мукополисахариды стенки яйцевода кур-несушек: [Текст] / К.В.А. Трайнис // Арх. анатомии. – 1967. – Т. 57. – Вып. 8. – С. 102–107.

75. Трайнис, К.В.А. Электронно-микроскопическое исследование секреторного процесса железистых клеток яйцевода птиц: [Текст] / К.В.А. Трайнис // Тр. Лит. вет. акад., 1967. – Т. VIII. – С. 15–12.

76. Трайнис, К.В.А. Электронно-микроскопическое исследование секреции белка, полисахаридов и кератина в эпителиальных клетках яйцевода кур: [Текст] / К.В.А. Трайнис // Арх. анатомии. – 1968. – Т. 9. – № 10. – С. 17–21.

77. Ультроструктура белкового отдела яйцевода у кур-несушек в период линьки: [Текст] / А.И. Манухина, А.Г. Столярова, Н.П. Донченко и др. // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1984. – Вып. 1. – С. 58–62.

78. Фетисов, И.А. К вопросу о некоторых морфологических и гистохимических изменениях во влагалище и матке овец при различных физиологических состояниях: [Текст] / И.А. Фетисов // Сб. работ Бурят. отд-ния ВНОАГУ / Бурят. с.-х. ин-т. – 1969. – Вып. 1. – С. 118–126.

79. Фисинин, В.И. Эмбриональное развитие птицы: Синтез и формирование вторичных оболочек яйца: [Текст] / В.И. Фисинин, И.В. Журавлев, Т.Г. Айдинян // Научные труды ВАСХНИЛ. – М.: Агропромиздат, 1990. – 240 с.

80. Функциональная морфология яйцеводов кур в связи с ритмикой репродуктивной функции: [Текст] / А.И. Манухина, А.Г. Столярова, Н.П. Донченко и др. // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1982. – Вып. 3. – С. 64–69.

81. Хохлов, Р.Ю. Возрастная морфология яйцеводов кур в зависимости от монохроматического освещения: [Текст] / Р.Ю. Хохлов // Экспериментальная морфология исследований: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саранск, 2001. – С.15–17.

82. Хохлов, Р.Ю. Морфогенез эпителия слизистой оболочки яйцевода

кур при различных условиях освещенности в постнатальном онтогенезе: [Текст] / Р.Ю. Хохлов, С.И. Кузнецов // Актуальные проблемы ветеринарной медицины и биологии. – Оренбург, 2003. – С. 334–335.

83. Царева, О.Ю. Особенности микроморфологии и гистохимии желез слизистой оболочки различных отделов яйцевода кур: [Текст] / О.Ю. Царева // Макро- и микроморфология с.-х. животных и пушных зверей. – Омск, 1990. – С. 98–99.

84. Царева, О.Ю. Микроморфология и гистохимия покровного эпителия белкового отдела яйцевода половозрелых кур: [Текст] / О.Ю. Царева // Материалы научно-практической и научно-методической конференции «Проблемы ветеринарии, животноводства и кадров на Юге Урала». – Челябинск, 1994. – С. 107–109.

85. Царева, О.Ю. Особенности морфологии и гистохимии яичников птиц и млекопитающих: [Текст] / О.Ю. Царева, С.В. Стрижикова, Г.В. Хонин // Эколого-экспериментальные аспекты функциональной и возрастной морфологии домашних птиц // Межвузовский сборник научных трудов. – Воронеж, 1988. – С. 83–87.

86. Черных, В.Г. Структурно-функциональные особенности полового тракта кобыл, получение и применение препаратов из эндометриальных чаш в акушерско-гинекологической практике: [Текст] / В.Г. Черных // Дис. ... д-ра вет. наук. – Чита, 2000. – 372 с.

87. Черных, В.Г. Эндометриальные чаши – специфические структуры матки кобыл: [Текст] / В.Г. Черных, Г.А. Игумнов, Р.З. Сиразиев. – Новосибирск, 2004. – 39 с.

88. Шабдаш, А.Л. Рациональная методика обнаружения гликогена и ее теоретическое обоснование: [Текст] / А.Л. Шабдаш // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1947. – № 6. – С. 745–760.

89. Шарандак, В.И. О некоторых особенностях гистологического строения поперечнополосатой и мышечной ткани кур яйценокской и мясной породы: [Текст] / В.И. Шарандак // Морфологические особенности домашних млекопитающих. – Киев, 1984. – С. 117–120.

90. Шарандак, В.И. Морфология яйцеводов кур породы леггорн и корниш в возрастном и функциональном аспектах: [Текст] / В.И. Шарандак // Автореф. дис. ... канд. вет. наук. – Омск, 1985. – 17 с.

91. Шарандак, В.И. Морфология яйцеводов кур в возрастном, породном и функциональном аспектах: [Текст] / В.И. Шарандак // Возрастная морфология внутренних органов и желез сельскохозяйственных животных при различных технологиях промышленного животноводства. – М., 1987. – 40 с.

92. Шарандак, В.И. Иннервация яйцевода кур: [Текст] / В.И. Шарандак // Эколого-экспериментальные аспекты функциональной и возрастной морфологии домашних птиц // Межвузовский сб. науч. тр. – Воронеж, 1988. – С. 73–75.

93. Шарандак, В.И. Морфология сосудов яйцевода кур: [Текст] / В.И. Шарандак // Эколого-экспериментальные аспекты функциональной и возрастной морфологии домашних птиц // Межвузовский сб. науч. тр. – Воронеж, 1988. – С. 75–78.

94. Шарандак, В.И. Породные и возрастные особенности морфологии яйцевода кур: [Текст] / В.И. Шарандак // Морфология Украины сельского хозяйства. – Киев, 1988. – С. 149–150.

95. Шевченко, В.Г. Ультраструктура белкового отдела яйцевода кур-несушек в период линьки: [Текст] / В.Г. Шевченко // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. 1984. – С. 91–93.

96. Шевченко, В.Г. Синтез белков яйцеводом кур в процессе яйцеобразования: [Текст] / В.Г. Шевченко, Н.Г. Григорьев, Г.Г. Черепанов // С.-х. биология. – 1980. – Т.15. – № 1. – С. 85–87.

97. Шевченко, В.Г. Динамика синтеза и катаболизма белков яйцевода у кур-несушек: [Текст] / В.Г. Шевченко, Г.Г. Черепанов, Н.Г. Григорьев // Докл. ВАСХНИЛ. – 1979. – № 4. – С. 37–39.

98. Шевченко, В. Г. Субклеточное распределение белков в белковом отделе в зависимости от функционального состояния яйцеводов кур: [Текст] / В.Г. Шевченко, Н.А. Шевченко // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1984. – Вып. 3. – С. 62–65.

99. Шевченко, В. Г. Содержание белков в белковом отделе яйцевода кур в процессе формирования яйца: [Текст] / В.Г. Шевченко, Н.А. Шевченко // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1984. – Вып. 4. – С. 55–58.

100. Шевченко, В. Г. Спектр вне- и внутриклеточных секреторных белков яйцевода кур в различные фазы образования белка: [Текст] / В.Г. Шевченко, Н.А. Шевченко // Бюл. ВНИИ физиологии, биохимии и питания с.-х. животных. – 1985. – Вып. 2. – С. 67–71.

101. Шевченко, Н.А. Морфофункциональная характеристика яичника кур-несушек и не откладывающих яйца в период половой зрелости: [Текст] / Н.А. Шевченко // Актуальные проблемы ветеринарной медицины. – Ульяновск, 2003. – Т.2. – С. 71–72.

102. Шубич, М.Г. Метод элективной окраски кислых (сульфатированных) мукополисахаридов основным коричневым: [Текст] / М.Г. Шубич // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 1961. – № 2. – С. 116–120.

103. Шубич, М.Г. Гистохимическое изучение биополимеров в процессе клеточной дифференцировки многослойных эпителиев: [Текст] / М.Г. Шубич // Поволжская конференция физиологов с участием биохимиков, фармакологов и морфологов: Материалы конференции. – Чебоксары, 1973. – Т.2. – С. 238–239.

104. Шубич, М.Г. К гистохимии белковых и углеводсодержащих био-

полимеров в эпителии кожного типа: [Текст] / М.Г. Шубич // Науч. конф. анатомов, гистологов и эмбриологов Эстонии, Латвии и Литвы: Докл. конф. – Тарту, 1973. – С. 215–218.

105. Шубич, М.Г. Гликопротеины и протеогликаны. Принципы их гистохимического анализа: [Текст] / М.Г. Шубич, Г.М. Могильная // Арх. анатомии. – 1979. – Т. 50. – Вып. 1. – С. 71–74.

106. Шубич, М.Г. Значение ШИК-метода в гистохимическом анализе углеводных и углеводсодержащих биополимеров: [Текст] / М.Г. Шубич, Г.М. Могильная // Арх. анатомии. – 1985. – Т.82. – № 5. – С. 90–98.

107. Шубич, М.Г. Комплексное применение красителей в гистохимическом исследовании белков: [Текст] / М.Г. Шубич, Б.И. Рукавцов, Г.М. Могильная // Арх. анатомии – 1975. – Т.68. – Вып. 4. – С. 52–59.

108. Aitken, R.N.C. J. Physiol., Biochem. of the Domestic Fowl. / R.N.C. Aitken. – 1971 – P. 1237–1287.

109. Aitrenr, N.C. Observations on the fine Structure of the infundibulum of the avian oviduct / N.C. Aitrenr, H.S. Jonhston // I. Anat., 1963. – Vol.99-3. – P. 87–99.

110. Brachet, G. The use of basic dyes and ribonuclease for the cytochemical defection of ribonucleie acid / G. Brachet // Quart., I. Microscop. Sci. – 1953. – № 94. – P. 1–10.

111. Dippello, I. Fluorecent antibody localization of the vitamin didependent calcium binding protein in the oviduct of the laying hen / I. Dippello, R.H. Wasserman // I. Histochem. – 1975. – Vol.23. – № 2. – P. 111–116.

112. Draper, M.N. Quart. Y. ext. Physiol / M.N. Draper, M.F. Avindson, G.M. Wyburn. – 1975. – Vol.57. – P. 297–310.

113. Ichraer, H. Chandger in metal distribution of the avian oviduct during ovulalation cycle / H. Ichraer, R. Schraer // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. – 1965. – Vol.119-4. – P. 937–942.

114. Ionhston, H.S. Ihe fine Structure of the uterinus of the domestic fouvl / H.S. Ionhston, R.N.C. Aitren, G.M. Wybarn // I. Anat. – 1963. – Vol.97–3. – P. 333–344.

115. Kurnick, N.B. Histochemistry of nucleis fcids / N.B. Kurnick // Internat. Rev. Cytol. –1955. – № 4. – P.221–268.

116. Lev, R. Spesific staining of sulfate groups with alcian blue at low pH / R. Lev, S.S. Spiser // Histochem. and Cytochem. – 1964. – Vol.12. – № 4. – P. 305–311.

117. Movry, R.W. Alcian blue techniques for the histochemical studiy of acidic carbohydrates / R.W. Movry // Histochem. and Cytochem. – 1956. – Vol.4. – № 5. – P. 407–413.

118. Quintarelli, G. Histochemical indentification of salivary mucins / G. Quintarelli // Ann. № 4. Academ. Sci. – 1963. – Vol.106. – № 2. – P. 339–363.

119. Salmon, E. He ultrastructural localization of calcium in the avian shell

gland. / Salmon E., Fryer J.R., Biard A. // J. Microscopy. – 1975. – Vol. 105. – P. 215–222.

120. Schraer, H. Changer in metal distribution of the avian oviduct during ovulation cycle / H. Schraer, R. Schraer // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 1965. – Vol. 119. – № 4. – P. 937–942.

Trelstad R.L. Gelycosaminoglycans: mortar, matrix, mentor / R.L. Trelstad // Lab. Invtst – 1985. – Vol. 53. – № 1. – P. 1–4.

Научное издание

Юлия Алексеевна Кушкина
Ромазан Закарьянович Сиразиев

СТРУКТУРНО - ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА ЯЙЦЕПРОВОДА КУР

Монография

Редактор Д.Д. Цыренова
Компьютерная верстка Е.В. Денищук

Подписано в печать 7.12.07. Формат 60x84/16. Бумага тип. №1.
Усл.печ.л. 4,8. Тираж 100. Заказ № 492.
Цена договорная.

Издательство ФГОУ ВПО «Бурятская государственная
сельскохозяйственная академия им. В.Р. Филиппова»
670024, г. Улан-Удэ, ул. Пушкина, 8
[e-mail:rio_bgsha@mail.ru](mailto:rio_bgsha@mail.ru)