

Міністерство освіти і науки України
Державний біотехнологічний університет

М. М. КУЩ

**ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ
КИШЕЧНИКУ СВІЙСЬКИХ ГУСЕЙ**

Монографія

УДК 619:616-099-02:636.085/.87:615.327

Рекомендовано до друку вченою радою Державного біотехнологічного університету (протокол № 5 від 28.12.2022 р.)

Рецензенти:

Л.П. Горальський – д.вет.н., професор кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка

О.М. Бобрицька – д.вет.н., професор кафедри фізіології та біохімії тварин Державного біотехнологічного університету

Особливості будови кишечника свійських гусей : монографія / Куц М.М. – Харків, 2022. – 315 с.

У монографії наведено нові теоретично та експериментально обґрунтовані результати комплексних морфологічних досліджень щодо особливостей морфогенезу, структурно-функціональної організації кишечника свійських гусей різних порід у постнатальному періоді онтогенезу, а також за впливу кормової депривації, геліогеомагнітних факторів і кормової добавки гумілід.

Видання має стати у пригоді фахівцям ветеринарної медицини і біології, студентам та аспірантам вищих навчальних закладів.

© М. Куц, 2022

ЗМІСТ

Зміст	3
Вступ	5
1. Морфофункціональна характеристика кишечника	7
1.1. Макроскопічна організація кишечника сільськогосподарської птиці.....	7
1.2. Мікроскопічна будова кишечника ссавців і птахів	11
1.3. Вікові особливості макро- і мікроскопічної будови кишечника птиці	23
1.4. Функціональні особливості кишечника птиці	30
1.5. Функціональна морфологія ГЕП-системи	36
1.6. Особливості будови і функції нервових сплетень кишечника птиці .	45
1.7. Особливості будови кишечника сільськогосподарської птиці за різної продуктивності	49
2. Вплив геліогеомагнітних факторів на живі організми	56
3. Вплив речовин гумінової природи на організм тварин	59
Методологія досліджень	62
4. Вікові зміни маси тіла і макроскопічних показників кишечника гусей	67
5. Особливості мікроскопічної будови кишечника гусей	79
6. Закономірності динаміки морфометричних показників кишечника гусей	149
7. Гістотопографія і будова нервових сплетень кишечника	159
8. Особливості топографії і кількості апудоцитів у кишечника гусей	173
9. Уміст апудоцитів у кишечника гусей за кормової депривації	189
10. Кореляційні зв'язки кількості ендокринних клітин у кишечника гусей з циклічними змінами геліогеомагнітних факторів	199
11. Кореляційні зв'язки між морфометричними показниками дивертикулу Меккеля	223
12. Особливості будови кишечника і дванадцятипалої кишки гусей	

середньої і важкої порід	228
13. Будова кишечника і дванадцятипалої кишки гусей за впливу кормової добавки гумілід	238
Висновки	250
Література	255

ВСТУП

Для інтенсивного розвитку птахівництва необхідні знання особливостей будови органів травлення сільськогосподарської птиці, як таких, що безпосередньо забезпечують їх організм поживними речовинами (He et al., 2021; Li et al., 2022). Знання закономірностей морфофункціональної організації цих органів у віковому аспекті формують біологічну основу годівлі птиці, підвищення її продуктивних якостей, ефективності заходів діагностики, профілактики та лікування захворювань органів травного апарату тварин (Anwar et al., 2021; Fan et al., 2022; Борисевич та ін., 2009; Гаврилін, 2012, Горальський, 2012; Ткачук, 2013; Хомич, та ін, 2008; Marchini et al., 2011).

У той же час, будова органів травлення свійської птиці у віковому аспекті залишається недостатньо вивченою. Про це свідчить наявний обсяг даних літератури з макро- і мікроскопічної будови та закономірностей морфо- і гістогенезу кишечника гусей, що має фрагментарний і несистемний характер (Liu et al, 2021; Костюк та ін., 2014; Ноговицина, 2006; Пилипенко та ін., 1966).

Фундаментальною та прикладною задачею морфології є дослідження взаємодії нервових, імунних і ендокринних структур органів апарату травлення, їх реакції на дію абіотичних і біотичних факторів середовища. Як відомо, ендокринні клітини цих органів утворюють гастроентеропанкреатичну систему (ГЕП-систему), яка, у свою чергу, є складовою дифузної ендокринної системи (ДЕС-, APUD-системи). ГЕП-системі, що є найбільш великим і складним ендокринним утворенням хребетних тварин, належить провідна роль у регуляції процесів травлення, а також підтриманні гомеостазу всього організму (Пузырев, 1979; Яглов, 2011). Наявні дані по окремих кишках дають підстави для уявлення лише про

приблизний розподіл клітин APUD-системи – апудоцитів у стінці кишечника (Костюкевич, 2004; Yang et al., 2012).

У наукових джерелах міститься обмежена інформація щодо особливостей мікроскопічної будови нервової системи травного каналу сільськогосподарської птиці. Існують суттєві розбіжності щодо кількості й топографії нервових сплетень кишечника, відсутні дані стосовно їх вікових параметрів (Тибінка, 1915; Boros et al., 1993; Gabella, 1985; Liman et al., 2002). Актуальним є дослідження впливу біологічно активних речовин кормових добавок на ріст птиці, у т.ч. на морфофункціональний стан кишечника (Zhang et al., 2022; Степченко та ін., 2010, 2013).

Враховуючи ритмічний характер біологічних процесів в організмі, важливим є визначення часової організації функціонування апудоцитів ГЕП-системи, зв'язок її з циклічними змінами абіотичних чинників навколишнього середовища – геліогеомагнітними факторами, що, як відомо, мають біотропний характер впливу (Мартинюк и др., 2007; Темурьянц, 1992, 1999; Шноль, 2009; Щербатов и др., 2009; Wever, 1973).

Відмінності в перетравлюванні кормів пов'язані з морфологічними і фізіологічними особливостями органів травного апарату, які є спадковою ознакою (de Verdal et al., 2010; Mignon-Grasteau et al., 2004; Rougiere et al., 2010). У зв'язку з цим, відсутність інформації щодо породної морфології стримує ефективність селекційної роботи, тому актуальним є пошук відповідних морфологічних маркерів високої продуктивності.

1. МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА КИШЕЧНИКУ

1.1. Макроскопічна організація кишечника сільськогосподарської птиці

Травний апарат птиці, як і інших хребетних тварин, поділяють на чотири відділи – головну, передню, середню та задню кишки. У гусей головна кишка представлена ротоглоткою. До складу передньої кишки входять стравоход, що формує потовщення стінки – подушку і мішкоподібне розширення, яке відповідає волю, а також шлунок, який утворений двома частинами: залозистою і м'язовою. Середня кишка представлена тонкою кишкою, яку поділяють на дванадцятипалу, порожню і клубову, а також двома застінними травними залозами: печінкою і підшлунковою залозою, а задня – товстою кишкою, яка включає дві сліпі і пряму кишки, а також клоаку (Костюк та ін., 2014; Кулешов, 2010).

Кишечник птиці, як орган травлення, поділяють на тонкий і товстий відділи (Мурылева и др., 1986; Ноговицина, 2006; Польшина и др. 2005). У складі тонкого відділу виділяють три кишки: дванадцятипалу, порожню і клубову (Костюк та ін., 2014;), або дванадцятипалу і тонку (Дашиева, 1980), або дванадцятипалу і порожньо-клубову (Ижбулатова, 2005). До товстого відділу кишечника належать дві сліпі і пряма кишка, а також клоака. Деякі дослідники у складі товстого відділу кишечника птиці виділяють ще й ободову кишку (Yasar et al., 1999).

Анатомічними відмінностями травного апарату птиці від ссавців є відсутність зубів, проста структура носоглотки, наявність вола або відповідного йому розширення стравоходу, двокамерного шлунка з залозистою і м'язовою частинами, двох сліпих кишок і клоаки, а також відсутність ободової кишки (Шестаков и др., 2012).

У птиці довжина кишечника відносно довжини тіла значно поступається подібному показнику ссавців, що пояснюють наявністю

антиперистальтичних скорочень, яких у останніх немає і відповідно більш ретельною обробкою хімусу (Бобылев и др., 2002).

Тонкий відділ кишечника знаходиться позаду печінки, між повітроносними мішками, у вигляді щільно притиснутих спіральних завитків (Schummer et al., 1973).

Дванадцятипала кишка птиці бере початок від м'язової частини шлунка, має два положення: низхідне і висхідне, і прямує каудально до таза, де повертається знову до шлунка і утворює довгу петлю, в якій міститься підшлункова залоза, що закріплена підшлунково-дванадцятипалою зв'язкою. В її краніальну частину відкриваються протоки підшлункової залози і печінки (Крок, 1962; Крыгин и др., 1990). У гусей і індиків підшлункова залоза має дві протоки, у курей і качок – три. У качок, гусей та індиків першими у кишечник впадають протоки вентральної частки підшлункової залози, потім – дорсальної частки. За ними знаходяться синусно-кишковий і міхурово-кишковий протоки печінки і жовчного міхура (Батоев, 1992; Фесенко и др., 2010). У хижих птахів секрет підшлункової залози виділяється в початкову частину дванадцятипалої кишки, у рослиноїдних – в її кінцеву ділянку (Батоев, 1993).

Дванадцятипала кишка в ділянці краніального полюса правої нирки переходить у порожню, довжина якої у сільськогосподарської птиці становить близько одного метра. Межею між цими кишками вважають стовбур краніальної брижової артерії. Петлі порожньої кишки займають частину черевної порожнини справа. Порожня кишка за допомоги довгої брижі утворює кілька довгих петель, які займають частину черевної порожнини справа і в курей йдуть в різних напрямках, а в гусей – паралельно осі тулуба (Костюк, 2014; Поручиков 1914).

Приблизно посередині порожньої кишки, на її антимезентеріальній стінці у вигляді конусоподібного відростка довжиною у 3-місячному віці $17,50 \pm 3,50$ мм знаходиться периферичний орган імунної системи птиці – дивертикул Меккеля (Бирка, 2008). У гусей порожня кишка є найдовшою.

Однак Andrew W. et al., 1974, вважають, що місцем переходу порожньої кишки в клубову є дивертикул Меккеля. Згідно думки інших дослідників, клубова кишка птаці є найкоротшою у тонкому відділі кишечнику і є його кінцевою ділянкою, що розташовується між правою і лівою сліпими кишками, з якими з'єднана ілеоцекальною зв'язкою і закінчується в товстій кишці в місці їх впадіння в пряму кишку (Костюк та ін., 2014; Casteleyn et al, 2010).

Деякі дослідники товстий відділ кишечнику птахів поділяють на дві сліпі і власне товсту кишку. При цьому, передній відділ товстої кишки вони виділяють як ободову кишку, а задній відділ з клоакою – як пряму кишку (Бобылев и др., 2002, Крок, 1962).

Згідно даним більшості дослідників, у птаці ободова кишка відсутня, і до складу товстого кишечнику відносять парні сліпі і пряму кишку, яка переходить в клоаку (Бархина и др., 1986, Костюк et al 2014; Кухаренко, 2005; Ноговицина, 20064; Стрижиков и др., 2006).

Порівняно з хижою птицею, сліпі кишки у рослиноїдних птахів мають більший розмір (Hunt, 2019), в яких за допомогою бактерій відбувається ферментна обробка рослинної клітковини (Фисинин и др., 2013).

Від тонкого товстий відділ кишечнику птаці відмежований коловою складкою слизової оболонки. За нею у водоплавних і курей розташовані дві довгі сліпі кишки, які верхівками спрямовані краніально і брижею з'єднані з прилеглою ділянкою тонкого відділу кишечнику (Schummer et al., 1973). У сліпих кишках виділяють три частини: шийку (коротка товстостінна), тіло (тонкостінна з широким просвітом) і верхівку (звужена, краніально спрямована частина). Сліпі кишки звужені в ділянці шийки і верхівок і розширені в середній частині. У курчат довжина обох кишок становить 10-14 см, у дорослих курей – 20-46 см, гусей – 46-60 см, качок – 26-44, індичок – 48-62 см (Gary et al., 1993). У місцях їх відгалужень від місця відходження м'язова оболонка утворює клапани.

Довжина сліпих кишок становить 14-19 % довжини всього травного тракту. На один сантиметр прямої довжини тулуба в добовому віці молодняку курей приходить близько 7 см довжини кишечнику і 10 см усього травного тракту (Трифонов и др., 2010).

Пряма кишка птиці розташована між клубово-сліпо-ректальним з'єднанням і клоакою та має довжину 5-8 см і діаметр 1,0-1,5 см, що залежить від розмірів птиці (Kamer et al., 1978). Ця кишка являє собою коротку трубку з великим просвітом, більш широким з кінців і трохи звуженим в центрі. Довжина прямої кишки з клоакою у курей становить 8-12 см, індички – 14-20 см, голубів – 3-4 см, гусей – 15-22 см, качок – 7-12 см (Бобылев и др., 2002).

Schummer A. et al., 1973, відносять клоаку до кінцевої ділянки травної трубки. В ній виділяють три відділи: передній, середній і задній. Передній відділ (копродеум) є продовженням прямої кишки і найбільшим. Він відділений від неї кільцевою складкою, в ньому накопичуються неперетравлені рештки корму. Через дорсо-латеральну стінку середнього відділу (уродеум) в клоаку відкриваються сечоводи і сім'япроводи або яйцепровід, який розташовується виключно зліва. На дорсальній стінці заднього відділу клоаки (проктодеум) знаходиться клоакальна (фабрицієва) сумка – центральний орган імуногенезу птиці. З віком, з настанням статевої зрілості вона заміщається волокнистою і жирною тканиною. Проктодеум закінчується отвором, що закривається двома сфінктерами: внутрішнім, побудованим з гладкої м'язової тканини і зовнішнім – із скелетної. У самців водоплавних видів птиці – селезня, гусака і лебедя стінка клоаки утворює орган копуляції.

Отже, макроскопічна будова кишечнику птиці суттєво відрізняється від такої ссавців, що обумовлено біологічними особливостями цього класу тварин. Наявна інформація стосовно структурної організації кишечнику має фрагментарний характер; крім того, існують суттєві розбіжності щодо поділу його на окремі кишки.

1.2. Мікроскопічна будова кишечника ссавців і птахів

Згідно класичних уявлень про будову кишечника, його стінка складається з слизової оболонки, підслизової основи, м'язової і серозної оболонок. У слизовій оболонці виділяють три шари: епітеліальний, власну і м'язову пластинку, у складі м'язової – два шари: внутрішній коловий і зовнішній поздовжній (Кулешов и др., 2010; Трифонов и др., 2008, Awad et al., 2008; Farstad et al., 1997; Gabriel et al., 2003; Turk, 1982). Поряд з тим, достатньо часто підслизову основу визначають як шар слизової оболонки (Жарова и др., 2007, Ижбулатова, 2005, Скаряднова и др., 2005).

Епітеліальний шар слизової оболонки кишечника утворений простим однорядним призматичним облямівковим епітелієм, власна пластинка – пухкою волокнистою сполучною тканиною, м'язова пластинка – гладкою м'язовою тканиною (Морозов и др., 1982, Трифонов и др.; 2008; Turk, 1982).

Рельєф слизової оболонки кишечника неоднаковий завдяки наявності колових складок, ворсинок і крипт. В утворенні складок бере участь слизова оболонка з усіма її шарами (Faller et al., 2004; Hassouna, 2001). Ворсинки представляють собою численні випини власної пластинки, що вкриті епітеліальним шаром і містять елементи м'язової пластинки. Крипти мають трубкоподібну форму і є зануренням епітелію у власну пластинку (Кулешов, 2010; Ahmad et al., 2012; Uni et al., 1998).

Комплекс крипта-ворсинка є основною структурно-функціональною одиницею кишечника (Mitjans et al., 1997).

На відміну від ссавців, в яких ворсинки є лише в тонкому відділі кишечника, у птиці вони є і в товстому, за винятком тіла і верхівок сліпих кишок і клоаки (Грищенко, 1965).

В епітеліальному шарі слизової оболонки кишечника ссавців виділяють чотири основних типи клітин: стовпчасті епітеліоцити (ентероцити), келихоподібні екзокриноцити, екзокриноцити з ацидофільними гранулами (клітини Панета), ендокриноцити. Крім того, виявляють М-клітини, як

модифікацію ентероцитів і «змішані» екзо-ендокринні клітини, які поєднують в собі особливості будови ендокринних клітин і ентероцитів, що свідчить про єдність їх походження (Иванова, 1995; Пузырев и др., 1975; 1986, Соболева и др., 1999; Liebler-Tenorio et al., 2006). Особливістю епітеліального шару слизової оболонки кишечника є наявність великої кількості інтраепітеліальних лімфоцитів, що належать до GALT-системи (Befus et al., 1980; Hodges et al., 1975).

Епітелій кишечника є постійно обновлюваною популяцією клітин. Джерелом їх утворення є стовбурові клітини, що знаходяться на дні крипт і в процесі диференціювання переміщуються базальною мембраною до верхівок ворсинок, де й закінчують свій життєвий цикл (Deplancke et al., 2001; Imondi et al., 1966). Однак, на відміну від ссавців, у птиці проліферація ентероцитів відбувається також і на бічній поверхні ворсинок (Uni, 1988).

Стовпчасті ентероцити ворсинок є найбільш чисельним типом клітин епітелію. Їх апікальний полюс має щіткоподібну облямівку, що утворена мікрворсинками, завдяки яким площа поверхні кишечника збільшується приблизно у тридцять разів (Трифонов и др., 2010, Bayer et al., 1975, Van Dijk et al., 2002). Плазмолема і глікокалікс мікрворсинок містять багато травних ферментів, що беруть участь у розщепленні і транспорті поживних речовин і забезпечують таким чином пристінкове (мембранне) травлення. На базальному полюсі ентероцитів міститься ядро, гранулярна ендоплазматична сітка, апарат Гольджі, інші органели, що забезпечують синтез метаболітів і ферментів, необхідних для пристінкового травлення (Уголев и др., 1995; Suicmez et al., 2005).

В апікальній частині ентероцити з'єднуються між собою щільними ізолюючими контактами і адгезивними поясками, що запобігає попаданню вмісту кишечника в міжклітинний простір. У той же час, у ділянці їх базального полюса між їх бічними поверхнями є широкі міжклітинні простори, через які відбувається транспорт речовин через базальну мембрану до пухкої сполучної тканини основи ворсинок (Bohórquez et al., 2011).

На верхівці ворсинок епітеліоцити піддаються апоптозу і попадають в просвіт кишечника. Екструзивна зона, де це відбувається, легко візуалізується за допомогою скануючої електронної мікроскопії (Bayer et al., 1975). Процеси видалення і утворення нових клітин є чітко координованими. Епітелій слизової оболонки кишечника оновлюється швидше, ніж будь-які інші тканини в організмі (Imondi et al., 1966).

M-клітини на апікальному полюсі мають мікроскладки і розташовані над поверхнею лімфоїдних вузликів. Вони захвачують молекули антигенів із порожнини кишечника і, виділяючи їх у міжклітинний простір, передають до лімфоцитів слизової оболонки (Liebler-Tenorio et al., 2006).

Келихоподібні клітини є виражено полярними клітинами, мають вузький базальний полюс і розширений апікальний, в якому накопичуються секреторні слизові включення. Ядро з органелами, серед яких найбільш розвиненими є апарат Гольджі і мітохондрії, займають їх базальний полюс. Секрет цих клітин – суміш глікопротеїнів (муцини) є основним компонентом слизу кишечника. Ці муцини містять різні види цукрових залишків, в тому числі сіалові галактозні димери, α -D-манозу, N-ацетил-D-глюкозамін, β -D-галактозні залишки (Supraset et al., 1988, Ma, 2018). Крім того, келихоподібні клітини секретують безліч катіонів металів, в тому числі Феруму, Цинку, Плюмбуму і Кальцію, а також лектини (Beyer et al., 1982, Alberts et al., 2002).

Слиз зволожує поверхню слизової оболонки і таким чином діє, як захисний бар'єр, що захищає її від механічних пошкоджень, дії шлункового соку, сприяє просуненню хімусу, бере участь у процесах пристінкового травлення (Forder et al., 2007; Kim et al., 2013), забезпечує поживними речовинами нормальну мікрофлору кишечника (Arajalahti, 2005). Крім того, їх секрет створює слизово-гелевий шар, що захищає стінку кишечника від проникнення до неї патогенної мікрофлори (Forder et al., 2007; Belley et al., 1999; Deplancke et al., 2001; Kim Janice et al., 2013; Klinken et al., 1995; Strugnell et al., 2010).

Кількість келихоподібних клітин є найменшою у дванадцятипалій кишці і поступово збільшується в напрямку до прямої, де є переважаючим типом клітин епітеліального шару слизової оболонки (Кулешов, 2010; Michael et al., 1973; Specian et al., 1991). Епітеліоцити кишкової ворсинки розташовані на базальній мембрані, якою відмежовані від пухкої волокнистої сполучної тканини, що створює її основу. Особливістю цієї тканини є наявність великого вмісту ретикулярних волокон. Поздовж ворсинки проходять кровоносні і лімфатичні капіляри, що є системою доставки поживних речовин, що всмокталися, до загальної гемо- і лімфоциркуляції організму (Трифонов и др., 2008; Ferraris, 1992; Imondi et al.; 1966; Traber et al., 2001). Строма ворсинок містить велику кількість плазматичних і тучних клітин, В- і Т-лімфоцитів, макрофагів (Farstad et al., 1997). Сукупність імунних клітин, що знаходяться в епітеліальному шарі і власній пластинці слизової оболонки кишечника створюють GALT-систему (gastrointestinal-associated lymphoid tissue) – потужний імунологічний бар'єр, що забезпечує захист організму від проникнення антигенів (Фисинин и др., 2013; Friedman et al., 2012).

Власна пластинка слизової оболонки кишечника містить скупчення лімфоїдної тканини – лімфоїдні вузлики, кількість яких є значно більшою у товстому відділі (Трифонов и др., 2008). Групи таких вузликів, що містять переважно В-лімфоцити, поділені міжвузликовими ділянками з переважним вмістом Т-лімфоцитів, утворюють плямки Пейера. Їх лімфоїдна тканина проникає у підслизову основу і навіть у м'язову оболонку. Слизова, що їх вкриває, не має ворсинок, а епітелій багато інфільтрований лімфоцитами (Olah et al., 2003; Casteleyn et al., 2010; Friedman et al., 2012).

Основа ворсинки містить гладкі м'язові клітини, скорочення яких сприяє проштовхуванню речовин, що всмокталися через епітеліальний шар (Kamikawa et al., 2002; Greenwood et al., 1987).

Стосовно форми ворсинок кишечника птиці існують суттєві розбіжності. Згідно даних Чумакова и др., 1999, у дванадцятипалій кишці

качок ворсинки мають зигзагоподібну форму з булавоподібним розширенням. У курчат вони пластинчастої форми у дванадцятипалій кишці, пластинчастої форми і у вигляді широкого пальця у порожній і клубовій (Bayer et al., 1975). У 1-добових курчат кишкові ворсинки мають пальцеподібну форму в 1-добовому віці і пластинчасту і язикоподібну у 20-добовому (Kadhim et al., 2014).

Ворсинки на всій поверхні слизової оболонки курей мають листо- і зигзагоподібну форму з потовщенням на кінцях і верхівками спрямовані каудально (Трифонов и др., 2008).

У різних ділянках кишечника гусей виявлено чотири види кишкових ворсинок (Ноговицина, 2006). У дванадцятипалій кишці вони листоподібної і циліндричної форми, в порожній – пальцеподібної і циліндричної, в клубовій – циліндричної, в шийці сліпих кишок і прямій – листоподібної і пальцеподібної, в ділянці переходу дванадцятипалої кишки в порожню – звивисті. В клоаці ворсинки відсутні, її слизова оболонка містить низькі масивні складки.

У кишечнику курей і качок за формою і розмірами можна виділити п'ять видів кишкових ворсинок: пальцеподібні, конусоподібні, язикоподібні, клиноподібні і низькі масивні (Пономарева, 2002).

У клубовій кишці курчат ворсинки язикоподібної форми, з звуженими верхівками (Шестаков, 1987). У індичок і качок ворсинки мають форму широких прямокутних пластинок, а в гусей вони вузькі з округлою вершиною, що розташовані паралельними рядами (Крыгин, 1960).

Згідно даним Крыгин, 1960, висота ворсинок у індичок і качок зменшується в напрямку від дванадцятипалої кишки до клубової, в сліпих кишках дещо збільшується, а потім знову зменшується, набуваючи найменших значень в прямій кишці. Висота ворсинок слизової оболонки кишечника курчат зменшується в каудальному напрямку і збільшується з віком. Кишкові ворсинки збільшують площу слизової оболонки у курей в 5,4 раза, у качок – у 4 раза (Ижбулатова, 2005). У дванадцятипалій кишці

курей на 1 см^2 слизової оболонки визначено 415 ворсинок, у качок – 1512, у гусей – 2051 (Крыгин, 1960).

У дванадцятипалій кишці їх висота у гусенят 3-добового віку становить 212,2 мкм, ширина – 49,5 мкм (Стрижиков и др., 2006). У 1-добових курчат висота ворсинок становить 320-400 мкм, 2-місячних – 1000-1200 мкм, 1-річних – 1200-1400 мкм (Дашиева, 1980). Висота ворсинок у курей дорівнює 1,07 мм, качок – 0,6 мм, гусей – 0,85 мм (Крыгин, 1960). У гусей кількість ворсинок на одиницю площі зменшувалася від 2070 у 3-добовому віці до 1260 у 3-місячному (Ноговицина, 2006).

Порівняно з іншими кишками тонкого відділу, у порожній кишці ворсинки є найкоротшими і найвужчими (Шестаков и др., 1986). У курей їх висота становить 0,76 мм, качок – 0,5 мм, гусей – 1,0 мм (Крыгин, 1960). Ворсинки порожньої і клубової кишки каченят 1-добового віку на початку і в її середині мають висоту 280 мкм, в кінці – 240 мкм. До 2-місячного віку їх висота збільшується в 2 рази (Ижбулатова, 2005). Розміри ворсинок кишечнику гусей в 3-добовому віці становили у висоту 313,2 мкм, ширину – 60,3 мкм. Кількість ворсинок дорівнювала 2560 на 1 см^2 , але у 3-місячному віці, зі збільшенням розмірів ворсинок їх кількість зменшилась до 1660 на 1 см^2 (Ноговицина, 2006).

У клубовій кишці кількість ворсинок на 1 см^2 слизової оболонки становила у курей 930, качок – 1122, гусей – 2605 (Крыгин, 1960). У гусей кількість ворсинок зменшувалася від 2210 у 3-добовому віці до 1190 у 3-місячному (Ноговицина, 2006).

Слизова оболонка сліпих кишок птиці утворює складки (Ижбулатова, 2005; Ноговицина, 2006), які найбільшими є в їх тілі. У сліпих кишках ворсинки розвинені тільки в шийці і в місці переходу в тіло (Ноговицина, 2006; Michael et al., 1973), і є найвищими (Бобылев et al., 1970). Але за даними Крок, 1962 вони там відсутні.

Висота ворсинок у сліпих кишках курей становить 0,8 мм, качок – 0,6 мм, гусей – 1,0 мм. Кількість ворсинок на 1 см^2 слизової оболонки сліпих

кишок у дорослих курей дорівнює 436, гусей – 770, качок – 636 (Крыгин, 1960). У гусей 3-добового віку їх кількість становить 1360, 3-місячного – 790 (Ноговицина, 2006).

Слизова оболонка прямої кишки гусей утворює складки, що вкриті ворсинками. У прямій кишці курей ворсинки розташовуються часто, але вони є коротшими, ніж в тонкій кишці (Michael et al., 1973), і ширшими, і тому розташовані набагато рідше (Садовская и др., 1971). Кількість ворсинок на 1 см² слизової оболонки прямої кишки становить у курей 855, гусей – 786, качок – 240 (Крыгин, 1960). У гусей 3-місячного віку кількість ворсинок на 1 см² коливається в межах 670-766 (Ноговицина, 2006).

Поміж основами ворсинок відкриваються устя кишкових крипт, що мають трубкоподібну форму (Трифонов и др., 2008). У складі крипти виділяють три відділи: базальний, що становить половину її глибини, де відбувається розмноження клітин, середній, де відбувається розмноження і диференціювання клітин і верхній, що містить зрілі клітини і переходить в основу ворсинок (Hodges et al.; 1975; Noy et al., 2001). У складі їх епітелію виділяють стовбурові клітини і клітини-попередники ентероцитів, келихоподібних клітин, а також ендокриноцити (Potten, 1998; Rolls et al., 1978; Gehart, 2019).

Ентероцити крипт мігрують по спіралі до верхівок ворсинок і таким чином забезпечують епітелієм чотири сусідні ворсинки (Thomson et al., 1994; Hermiston et al., 1995).

Під час їх міграції і диференціації ентероцитів із глибини крипт, де вони утворюються, збільшується експресія численних видів ферментів, що містяться в їх мікроросинках (King et al., 1983; Semenza, 1986; Weiser, 1973), а також їх поглинальна функція.

У ссавців крипти, крім того, містять екзокриноцити з ацидофільними гранулами (клітини Панета) на різних стадіях розвитку. Ці клітини синтезують дипептидази, а також ферменти, що руйнують стінку бактерій і

найпростіших, що свідчить про їх антибактеріальну функцію (Виноградова и др., 1996).

Клітини Панета є важливою частиною захисних механізмів імунітету кишечника. Створюючи в криптах високу концентрацію антимікробних речовин – дефензинів, вони захищають стовбурові клітини від дії патогенних мікроорганізмів, а виділяючи сигнальні молекули, регулюють процеси їх життєдіяльності. Дефензини вбивають широкий спектр мікроорганізмів, таких як грамнегативні і грампозитивні бактерії, дріжджі та інші грибки, найпростіші (Bals, 2000; Alberts et al., 2002). Таким чином, впливаючи на тканини і мікробні популяції, клітини Панета грають важливу роль в підтримці гомеостазу в кишечнику (Быков, 2014; Schat et al., 1991).

У кишечнику птиці клітин Панета не виявлено (Hodges, 1974). У той же час, їх секрет – антимікробні пептиди: β -дефензини (галінацини) у птиці виявляються в зернистих лейкоцитах (нейтрофілах), епітеліальній тканині, що свідчить про їх секрецію іншими епітеліоцитами кишечника, або макрофагами і нейтрофільними лейкоцитами (Zhao et al., 2001; Sugiarto, 2004).

Найбільш поширеним типом епітеліоцитів крипт є стовпчасті, які на відміну від таких ворсинок меншої висоти, мають тоншу щіткоподібну облямівку і базофільну цитоплазму. Стовбурові клітини займають саме дно крипт (Проскуряков и др., 2011; Withers et al., 1970). Порівняно з епітелієм ворсинок, в криптах значно більша кількість ендокринних клітин, які характеризуються базальним розташуванням секреторних гранул. Таким чином, крипти беруть участь не тільки в процесах утворення клітин, але й в екзо- і ендогенній секреції.

У шлунку і кишечнику ссавців і людини м'язова пластинка слизової оболонки розташована між власною пластинкою і підслизовою основою і складається з двох шарів: внутрішнього і зовнішнього, відповідно з переважно коловим і поздовжнім розташуванням гладких м'язових клітин (Зуфаров и др., 2001; Faller et al., 2004). Не зважаючи на те, що м'язова

пластинка є складовою слизової оболонки майже всієї травної трубки, дослідники на неї звертають мало уваги, а її фізіологічна роль залишається гіпотезою (Dumont et al., 1994; Grundy et al., 2006; Kuriyama et al., 1998). Не випадково, в одній з небагатьох статей, присвяченій особливостям будови і функції м'язової пластинки слизової оболонки кишечника її називають «*the forgotten sibling*» – «забутий молодший брат» (Uchida et al., 2007). Відомо, що рухова активність м'язової пластинки травної трубки тварин відрізняється як у різних біологічних видів, так і в різних її ділянках. Від шарів м'язової оболонки вона відрізняється автономною іннервацією і фармакологічною чутливістю (King et al., 1922), біоелектричною активністю (Dumont et al., 1994). Гістохімічні дослідження виявили відмінності розподілу адрен-, холін- і пептидергічних нервових волокон порівняно з м'язовою оболонкою (Funk, 1966; Furness 1980, 2006, 2012). Велику кількість тучних клітин було знайдено у власній і м'язовій пластинці, але не в епітелії і м'язовій оболонці клубової кишки у ссавців (Fujiwara et al., 1986).

Культикування клітин м'язової пластинки впродовж багатьох років є безуспішним, електрофізіологічні дослідження не дали точних характеристик іонних каналів. У фізіологічних дослідженнях м'язовою пластинкою нехтують і досі (Uchida et al., 2007).

Відомо, що м'язова пластинка забезпечує переміщення структур власної пластинки слизової оболонки, рух ворсинок, залучена у процеси всмоктування, секреції, захисту, тому зміни її активності можуть викликати порушення відповідних функцій кишечника (Kamikawa, 2002; Greenwood et al., 1987). Патофізіологічні зміни рухової активності м'язової пластинки можуть включати в себе зміну слизового бар'єра стосовно бактеріальної адгезії і проліферації епітеліоцитів (Percy et al., 1998).

В експериментальній моделі коліту на щурах спостерігали такі патологічні зміни м'язової пластинки слизової оболонки, як інфільтрація клітинами запалення, набряк, крововиливи і метаплазії (Yotsuya et al., 2001). Враховуючи дані факти, на м'язову пластинку звертається увага як

терапевтичну мішень за патологічних станів кишечника (Van Montfrans et al., 2002; Lembo et al., 2003).

Інформація стосовно особливостей будови м'язової пластинки слизової оболонки кишечника птиці, у т.ч. сільськогосподарської, є суперечливою і фрагментарною. У птиці власна пластинка і м'язова пластинка слизової оболонки розвинені слабо (Стрижиков и др., 2006). Так, м'язова пластинка колоректума павича (*Pavo cristatus*) має вигляд поздовжньо орієнтованих пучків гладких м'язових клітин, які тягнуться до основи ворсинок (Indu et al., 2011).

М'язова пластинка слизової оболонки тонкого відділу кишечника єгипетської чаплі (*Bubulcus ibis*) представлена вузькою частиною, утвореною поздовжньо розташованими гладкими м'язовими клітинами, що знаходиться ближче до підслизової основи і широкою частиною з вертикально орієнтованих пучків із боку власної пластинки. У товстому кишечнику вона утворена поздовжніми пучками, що тягнуться в складках у вигляді вертикальних тяжів (El-Ghareeb et al., 2013; Hussein et al., 2016). М'язова пластинка у тонкому відділі кишечника африканського рябого ворона (*Corvus albus*) відсутня, у товстому представлена одним поздовжнім шаром, від якого у складки йдуть вертикальні пучки гладких м'язових клітин (Igwebuike et al., 2010). За даними, викладеними John Masuood Ahmad et al. (Ahmad et al., 2012), м'язова пластинка у кишечнику перепела відсутня, і його слизова оболонка представлена лише простим стовпчастим епітелієм і власною пластинкою слизової оболонки. У страуса м'язова пластинка слизової оболонки уздовж усього кишечника складається з двох шарів, що утворені поздовжньо і колово орієнтованими пучками гладких м'язових клітин, які в товстому відділі заходять в колові складки і строму ворсинок кишок (Bezuidenhout, 1990).

За даними Kachave et al., 2009, слизова оболонка тонкого кишечника курей м'язову пластинку не містить і тому складається з двох шарів:

епітеліального і власної пластинки. Але м'язова оболонка містить три шари: внутрішній поздовжній, середній коловий і зовнішній поздовжній.

У чорного крилатого змія (*Elanus caeruleus Hamida*) м'язова пластинка слизової оболонки кишечника утворена тонким шаром гладкої м'язової тканини. В ньому виділено тонку поздовжню частину, що межує з підслизовою основою, від якої в бік власної пластинки слизової оболонки до верхівок ворсинок відходять вертикально розташовані пучки гладких м'язових клітин (Kachave et al., 2009).

Згідно інформації Gabella, 1985, у курчат «мускулатура» тонкого кишечника складається з 4 шарів: зовнішніх поздовжнього і колового, внутрішніх колового і поздовжнього. Шару сполучної тканини, що еквівалентна підслизовій основі кишки ссавців, у кишечнику курчат немає, і тому кишкові залози щільно контактують із внутрішнім поздовжнім шаром.

У курчат товщина м'язової пластинки збільшується прямо пропорційно віку. Вона варіює в однакових межах у дванадцятипалій, порожній і сліпих кишках, однак товща в клубовій і максимальні – у прямій кишці (Кулешов, 2010).

М'язова пластинка слизової оболонки кишечника гусей є тонкою і представлена одним шаром гладких м'язових клітин. До 10-добового віку в стінці кишечника, особливо товстих кишок м'язова пластинка добре виражена, окремі пучки гладких м'язових клітин заходять у верхівки складок і ворсинок, що відмічається й у гусей старшого віку. У гусей 30-добового віку м'язова пластинка в прямій кишці може розділятися прошарками пухкої сполучної тканини з нервовими елементами, і тоді стає двошаровою (Стрижиков и др., 2007).

М'язова пластинка слизової оболонки дванадцятипалої кишки курей представлена поздовжнім шаром гладких м'язових клітин. Її товщина становить у однодобової птиці 8-15 мкм, у 8-тижневої – 15-30 і у 6-місячної – 10-30 мкм (Трифонов и др., 2008).

Підслизова основа слизової оболонки кишечника в ссавців добре розвинена. Вона утворена волокнистою сполучною тканиною, що багата на еластичні волокна і адипоцити. В ній розташовані елементи підслизового венозного, лімфатичного і нервового сплетень, а також лімфоїдні вузлики, кількість яких найбільшою є в товстому відділі. У ссавців у підслизовій основі дванадцятипалої кишки розташовані дуоденальні залози, що відсутні у птахів (Ледяева, 1962).

Особливістю будови стінки кишечника птахів є слабкий розвиток підслизового шару (Бобылев и др., 1969; Кулешов, 2010; Шестаков и др., 1986). У той же час, згідно Техвер Ю.Т., 1965; Hodges R.D., 1975; Kachave et al., 2009, у птиці вона відсутня. Таке уявлення про будову стінки кишечника курчат дозволило Gabella, 1985 прийти до висновку про чотиришарову будову її м'язової оболонки.

У курей підслизова основа в тонкому кишечнику має найбільшу товщину в 5-місячному віці. У курчат найбільш товстою вона є в прямій і сліпих кишках, і менш вираженою в тонкому відділі кишечника (Кулешов, 2010).

М'язова оболонка є найбільш товстою оболонкою кишечника і складається з двох шарів: внутрішнього – колового і зовнішнього – поздовжнього (Трифонов и др., 2008). Причому напрямок розташування пучків гладких м'язових клітин не строго коловий та поздовжній, а спіральний, відповідно з переважно коловою і поздовжньою їх орієнтацією. Між шарами оболонки розташований тонкий прошарок пухкої волокнистої сполучної тканини (Ижбулатова, 2005; Цехмистренко, 1992; Шестаков, 1987).

У тонкому відділі кишечника гусей м'язова оболонка найбільш товстою є у клубовій кишці (Кулешов, 2010; Ноговицина, 2006). У курей м'язова оболонка є найтоншою в сліпих кишках, в яких найбільш розвиненим є зовнішній поздовжній шар, а найбільш товстою – в прямій (Ижбулатова, 2005).

На всьому протязі кишечника курей, качок і гусей більш товстим є коловий шар, в уродеумі – поздовжній, в проктодеумі м'язові шари замінюються м'язовими пучками різних напрямків (Жарова и др., 2007). Але згідно даним Шестаков, 1987, у тонкому відділі кишечника курей сильно розвинутий лише поздовжній шар.

Товщина м'язової оболонки в дванадцятипалій кишці гусей становить 500-600 мкм, в порожній – 250-300 мкм, у клубовій через місцеві потовщення колового шару має різні значення (Бобылев и др., 1970).

Серозна оболонка є зовнішньою оболонкою стінки кишечника, утворена тонким сполучнотканинним шаром, вкритим мезотелієм, що на всьому протязі шлунка і кишечника структурних відмінностей не має (Жарова, 2007; Кулешов, 2010; Мурылева и др., 1986). В однодобових курчат її товщина коливається від 3,0 до 7,0 мкм, у 56-добових – від 4,0 до 9,0 мкм і у 180-добових від 5,0 до 12 мкм (Трифонов и др., 2008).

Таким чином, на відміну від ссавців у птахів в стінці дванадцятипалої кишки відсутні дуоденальні залози, слизова оболонка товстого відділу кишечника утворює ворсинки, в криптах відсутні клітини Панета. Крім того, існують розбіжності стосовно наявності в стінці кишечника птахів підслизової основи, а також особливостей мікроскопічної будови м'язової пластинки слизової оболонки і м'язової оболонки, тому дослідження таких питань є важливим.

1.3. Вікові особливості макро- і мікроскопічної будови кишечника птаці

Після народження на організм птахів починає діяти низка нових чинників, одним з яких є зміна живлення з багатого ліпідами жовтка на рослинні корми з високим вмістом вуглеводів (Noy, 1995, 1997). Поява корму стимулює перистальтику кишечника, секрецію травних ферментів, збільшує швидкість поглинання жовтка, викликає бурхливий розвиток усього травного каналу (Noy, 1998).

У розвитку органів травлення курей у постнатальному періоді онтогенезу виділяють три стадії: а) інтенсивного росту (1-42 доба); б) помірного росту (12-120 доба); в) завершення або мінімального росту (старші 120-добового віку (Трифонов, 2008).

У ранній постнатальний період онтогенезу птиці ріст кишечника перевищує швидкість росту маси тіла і відбувається швидше, ніж інших органів (King et al, 2000; Lilja, 1983; Sell, 1996; Yovchev et al., 2013). Причому найбільш інтенсивне збільшення масових і лінійних показників органів травлення курчат, перепелів, індиків, качок і гусей відбувається впродовж перших 2 тижнів життя (Зедгенизова и др., 1999; Ижбулатова, 2005; Касаткина, 1979; Кулешов, 2010; Оганов, 1993; Lilja, 1983; Lilja et al., 1985; Paganin et al., 1992; Zemko, 1971; Ali et al., 2019). Упродовж першого тижня життя курей маса тіла збільшується в 2,5 раза, кишечника – в 4,01, а за період від 5 до 6 місяця – відповідно в 1,1 і 1,3 раза (Исаенков и др., 2010). У курчат маса тонкого відділу кишечника за перші 7 діб збільшується приблизно на 600 % (Baranylova et al., 1976).

Після вилуплення відносна маса дванадцятипалої, тонкої і клубової кишок гусей китайської породи *Yangzhou* збільшувалася до 14 добового віку, після цього зменшувалася до 56-, 42- і 42-добового віку відповідно, після чого цей показник майже не змінювався. До 70-добового віку довжина тонкого відділу кишечника збільшилася в 3,46 раза, в т.ч. дванадцятипалої – в 2,64, порожньої – в 4,16 і клубової – в 3,58 раза (Liu et al., 2010).

У перші два тижні життя курей абсолютна маса кишечника збільшується значно більше, ніж його довжина (Uni et al., 1999). Найбільш виражені зміни характерні для дванадцятипалої і порожньої кишки (Jin et al., 1998).

Абсолютна маса дванадцятипалої кишки курей породи «Ломан Браун» з 1 до 5-місячного віку курей збільшується в 46,7 раза, порожньої – в 49,2 раза, клубової – в 47,4 раза. При цьому маса дванадцятипалої і клубової кишки найбільш інтенсивно збільшується за перший тиждень життя – в 2,2 і

2,8 раза відповідно. Маса тонкої кишки найбільш інтенсивно (в 3 раза) збільшується з 21- до 28-добового віку. Довжина дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок за період вирощування курей збільшується в 2,9; 5,8 і 6,4 раза відповідно. При цьому найбільш інтенсивно ріст всіх кишок у довжину відбувається у віці 14-90 діб. Відносна маса тонкого відділу кишечника курей досягає максимальної величини до 14-добового віку, потім поступово зменшується і сягає мінімального значення до 6-місячного віку. Найбільший приріст довжини тонкого відділу кишечника курчат був в період з 1- до 14-добового віку (Трифонов и др., 2008).

Найбільший приріст довжини (65,5 %) кишечника курчат спостерігали у період між першою та п'ятою добами життя. Особливо інтенсивно зростала в цей період довжина товстого відділу (73,3 %). Приріст довжини тонкого кишечника був дещо меншим (63,8 %) і відбувався переважно за рахунок дванадцятипалої кишки. У період з п'ятої до десятої доби інтенсивність росту кишечника різко зменшувалась і становила 17,6 %, а тонкого відділу – 15,8 % (Касаткина, 1979; Uni et al., 1996).

Як вказує низка дослідників (Шестаков и др., 1987; Стрижикова и др., 2000; Ткачев и др., 2007; Sell et al., 1991), постембріональний період онтогенезу птиці характеризується нерівномірним (асинхронним) характером росту органів апарату травлення. Так, у період з 1 по 15 добу життя абсолютна маса дванадцятипалої кишки курей збільшилась в 4,7 раза, клубової – в 5,3 раза, порожньої – в 4,2 раза, у період з 15 до 30-добового віку відповідно в 1,6, 2,2 і 1,3 раза. У товстому відділі кишечника у період з 7-добового до 6 місячного віку в найбільшій мірі – в 47,8 раза збільшилась маса клоаки, тоді як сліпих кишок – в 15,5, а прямої – в 11,1 раза (Зедгенизова и др., 1999).

За перші два тижні життя абсолютна маса тонкого відділу кишечника м'ясних курей збільшується в 18,5 раза, товстого – в 5,7 раза, а в період від 2 тижнів до 6 місяців відповідно у 2,47 і 6,67 раза (Исаенков и др., 2010). За перший місяць життя довжина тонкої кишки у курей м'ясного кросу

«Сибіряк» збільшується в 2,7 рази, яєчного кросу «Родоніт-2» – в 2,3 рази (Шестаков и др., 2012).

З 4-добового віку швидкість збільшення маси кишечника сповільнюється (Noy et al., 1997), а з 12 доби відносна маса кишечника стабілізується (Katanbaf et al., 1988), але відносна довжина тонкої кишки продовжує зменшуватися (Sclan et al., 2003). Швидкий ріст тонкого відділу кишечника курей починається з вилуплення і триває до 10-добового віку (Sclan, 2001).

Впродовж перших двох місяців постнатального періоду онтогенезу довжина кишечника курей збільшується в 2,1-2,9 рази, а його маса – в 10,3-14,5 рази. Більш інтенсивне збільшення його маси пояснюється потовщенням стінки кишечника (Воронов, 1969).

Абсолютна маса сліпих кишок курей з 1- до 150-добового віку збільшується в 81,3 рази, прямої кишки – в 81,5 рази, клоаки – в 33,1 рази, причому зростання кишок більш інтенсивно відбувається в перший тиждень. Відносна маса товстого кишечника максимальну величину має в 1-добовому віці, потім поступово зменшується, і в 150-добовому віці сягає мінімального значення. У період з 1-добового до 14-добового віку курчат відзначено найбільший приріст довжини кишечника, а найменший – з 56- до 150-добового (Трифонов и др., 2008).

За 8 місяців життя абсолютна маса дванадцятипалої, порожньої, клубової, сліпих і прямої кишки бронзових індиків збільшилася відповідно у 75, 104, 135, 147, 68 рази. Відносна маса тонкої кишки досягла пікових значень на 7-добу, прямої і сліпих – на 14- і 28-добу відповідно. Відносна довжина тонкого кишечника була найбільшою на 7-добу, товстого – на 1-добу (Yovchev et al., 2013).

З другого місяця життя органи травлення відстають у рості від збільшення маси тіла і після 2-3-місячного віку майже не ростуть (Дашиева, 1985; Zemko, 1971).

Максимальне значення відношення довжини кишечника до маси тіла встановлено в 1-добовому віці птиці. З віком воно поступово зменшується і досягає мінімального значення в 6-місячній птиці. Довжина тонкого відділу кишечника курчат-бройлерів, качок і гусей в 8-тижневому віці така ж, як і в 6-місячному (Чумакова и др., 2005).

Відносна маса дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок страусів найбільші значення мала у 90-, 45- і 45-добовому віці і надалі зменшувалась (Wang et al., 2008).

Абсолютна довжина і маса тонкого відділу кишечника з 1-добового до 6-місячного віку збільшилась у качок у 6,3 і 39,0 раз, у курей в 4,2 і 48,1 раз; довжина і маса товстого відділу у качок збільшилась в 4,2 і 34,0, у курей – в 3,8 і 54,1 раз (Пономарева и др., 2005).

Товщина слизової оболонки тонкого відділу кишечника курей збільшується від 350-450 мкм у 1-добових до 900-1200 мкм у 8-тижневих і до 900-1500 мкм – у 6-місячній птиці (Трифонов и др., 2008).

Висота ворсинок кишечника курей подвоюється впродовж перших 48 год. життя (Sklan, 2001). Відразу після вилуплення найдовшими є ворсинки дванадцятипалої кишки, що є більше у два рази порівняно з показниками інших кишок тонкого відділу кишечника (Baranylova et al., 1976). Після четвертої доби життя, коли відносна швидкість росту дванадцятипалої кишки починає зменшуватися, обсяг ворсинок починає значно збільшуватися. Порівняно з розміром ворсинок на момент вилуплення, з 4- до 10-добового віку їх висота збільшується на 34-100 %. Після 10-добового віку швидкість росту ворсинок уповільнюється (Noy et al., 1997).

У курчат висота і площа ворсинок, а також глибина крипт найбільш швидко збільшуються в ранній постнатальний період і ці показники сягають «плато» через 6 діб в дванадцятипалій кишці і 10 діб – в порожній і клубовій (Uni et al., 1988). Розмір ворсинок збільшується приблизно в однаковій мірі в

дванадцятипалій і порожній кишці і більш повільно – в клубовій (Uni et al., 1999).

Висота ворсинок тонкого відділу кишечника курей збільшується з 300-400 мкм в 1-добовому віці до 900 мкм в дванадцятипалій кишці і 800 мкм в порожній і клубовій кишках в 6-місячному віці. У товстому відділі висота ворсинок збільшується з 250-350 мкм у 1-добової птиці до 600-700 мкм в сліпих кишках і до 550 мкм в прямій у 5-місячної (Трифонов и др., 2008).

Плазмолема ентероцитів верхівок ворсинок містить у два рази більшу кількість натрієвих насосів порівняно з клітинами крипт (Rowling et al., 1984). Крім того, тільки ентероцити на верхній третині ворсинки може всмоктувати амінокислоти і цукор (Kamer et al., 1978).

Висота мікрворсинок є найменшою у клітинах крипт і найбільшою – на верхівці ворсинок (Smith, 1990). Швидкість міграції епітеліальних клітин уздовж ворсинок варіює залежно від віку: вона є в два рази більшою в новонароджених курчат порівняно з 6-місячними (Imondi et al., 1966). Крім того, здатність транспортувати поживні речовини, такі як амінокислоти аланін і лізин збільшується з віком (Menge et al., 1983).

Кишкові ворсинки курей значно збільшуються в діаметрі і довжині у перші 7-10 діб після вилуплення. Впродовж перших 2 тижнів зміни глибини крипт були меншими і відбувалися швидше в дванадцятипалій і клубовій кишках, і повільніше – в порожній (Sklan, 2001).

Порівняно з іншими видами свійської птиці, гуси характеризуються більш інтенсивним ростом органів травлення (Lilja, 1983). Висота ворсинок, площа поверхні слизової оболонки і глибина крипт тонкої кишки гусенят позитивно корелює з віком, причому величина їх збільшення у старшої птиці різко зменшується. Так, порівняно з попереднім віком, висота ворсинок на 14, 28, 56 і 70 добу життя в дванадцятипалій кишці була більшою відповідно на 95,85; 49,25; 4,15 та 1,05 %, у порожній – на 304,62; 43,57, 2,17 і 5,92 %, клубовій – на 295,74; 40,11; 10,50 і 15,03 %. Глибина крипт на 14, 28, 56 і 70 добу в дванадцятипалій кишці була більшою відповідно на 312,60; 31,72;

7,48 і 3,48 %, в порожній – на 64,09; 64,77; 4,87 і 7,93 %, клубовій – на 247,33; 11,47; 6,79 і 4,88 % (Liu et al., 2010).

Збільшення з віком глибини крипт у кишечнику птиці вказує на їх більш високу функціональну активність (Moran, 1985). У 1-добових курей їх глибина у тонкому і товстому відділах становила 30-60 і 35-70 мкм, у 8-тижневих – 80-150 і 40-206 мкм, 5-місячних – 60-180 і 55-210 мкм (Трифонов и др., 2008).

Відношення висоти ворсинок до глибини крипт у тонкому відділі кишечнику гусей відрізнялися як серед кишок, так і в різні вікові періоди. Кількість келихоподібних клітин у ворсинках була найбільшою в порожній кишці на 1 добу, в клубовій – на 45, тоді як в криптах була найбільшою в клубовій кишці на 1 і 90 добу, а в дванадцятипалій – на 45 (Liu, 2010; Wang et al., 2008). Збільшення висоти ворсинок і глибини крипт гальмується обмеженням у кормі (Noy et al., 1995).

У період з 1 по 2 добу після вилуплення крипти на 50 % складаються з проліферуючих ентероцитів, на 10 добу частка таких клітин зменшується до 6-15 % (Noy et al., 2001). На основі визначення параметрів крипт і вмісту в них епітеліоцитів встановлено, що з 2-3 доби темп росту кишечнику уповільнюється і на 10 добу вони виходять на «плато» кишкового віку (Geura et al., 2001). У молодій птиці ентероцити, що утворюються в криптах, мігрують до верхівок ворсинок впродовж 72 год., у дорослій птиці цей час становить близько 96 год. (Uni et al., 1998).

У прямій кишці курей товщина м'язової пластинки слизової оболонки є більшою, ніж в тонкій кишці, і коливається від 15 до 30 мкм у 1-добових, до 30-50 мкм у 56-добових і до 35-80 мкм у 150-добових курчат (Трифонов и др., 2008).

Товщина м'язової оболонки тонкого відділу кишечнику страусів позитивно корелює з віком птиці. Найбільші зміни морфометричних показників кишечнику страусів відбувались у період з 1 по 45 добового віку (Wang et al., 2008).

Відносний приріст товщини м'язової оболонки дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок гусей у 15-добовому віці не мав достовірних відмінностей між собою, різко зменшувався до 30-добового віку, причому більш інтенсивно у клубовій кишці (Пронин и др., 2011).

Товщина оболонок стінки органів травного каналу курей в 5-місячному віці досягає своєї «стабілізації», тобто в подальшому суттєвих змін не відбувається, а в деяких випадках гістологічні параметри навіть зменшуються (Жарова и др., 2007; Трифонов и др., 2008). Це дозволяє визначити цей період як вік морфологічної зрілості органів травлення, що триває до початку яйцекладки (Жарова и др., 2007).

Отже, в ранній постнатальний період онтогенезу сільськогосподарської птиці збільшення абсолютної маси кишечника відбувається більш інтенсивно, ніж його довжини, а також маси тіла. Ріст абсолютної маси і довжини кишечника, а також окремих його відділів і кишок, їх мікроструктур у різних видів птиці найбільш інтенсивно відбувається в перші два тижні постнатального онтогенезу і має асинхронний характер. Порівняно з іншими видами свійської птиці, гуси характеризуються найбільш інтенсивним ростом органів травного каналу. Інформація стосовно вікових особливостей макро- і мікроскопічної будови кишечника сільськогосподарської птиці і, зокрема, гусей є достатньо обмеженою і не має системного характеру. Враховуючи особливу важливість становлення і функції апарату травлення під час інтенсивного росту молодняка гусей, що безпосередньо забезпечує організм пластичним і енергетичним матеріалом, дослідження вікових особливостей будови кишечника птиці є актуальним.

1.4. Функціональні особливості кишечника птиці

У тонкому відділі кишечника його вміст піддається інтенсивному гідролізу за дії секретів підшлункової залози, печінки і кишкового соку, а

продукти розщеплення всмоктуються в його стінку і далі потрапляють до внутрішнього середовища організму (Hill, 1979; Krogdahl et al, 1989).

Дванадцятипала кишка виконує важливу регуляторну функцію. Вона є своєрідним модулем, що здійснює безпосередній перехід від шлункового травлення до кишкового і регулює травні функції тонкої кишки, печінки і підшлункової залози. Слизова оболонка саме цієї кишки містить найбільшу кількість різних видів апудоцитів, що диригують травним «оркестром» і таким чином стимулюють або гальмують основні процеси, що відбуваються не тільки в кишечнику, але й в інших органах травного апарату (Маев и др., 2005). Епітелій її слизової оболонки виробляє секретин – гормон, що збуджує підшлункову секрецію, холецистокінін, що стимулює скорочення жовчного міхура, ентерогастрон, що пригнічує секрецію соляної кислоти шлунком (Уголев и др., 1985).

Кишковий сік є продуктом секреції всієї слизової оболонки кишечника, перш за все бокалоподібних клітин і облямівкових епітеліоцитів і складається з рідкої і щільної частин, співвідношення між якими змінюється залежно від характеру подразника (Specian et al., 1991). Процеси секреції знаходяться під контролем нейронів підслизового нервового сплетення (Маев и др., 2005).

Більш щільна частина кишкового соку має вигляд грудочок жовто-сірого кольору, до складу якої входять епітеліальні клітини, лейкоцити, слиз, близько 20 ферментів (лужна фосфатаза, пептидази, ентерокіназа, ліпази, амілази та ін.), що здійснюють гідроліз поживних речовин. Більшість з них беруть участь в завершенні процесу травлення. У рідкій частині кишкового соку, що має жовтуватий колір і слабо лужну реакцію, міститься невелика кількість ферментів, а також неорганічні речовини: бікарбонати, хлориди і фосфати Натрію, Кальцію, амінокислоти, слиз (Nitsan et al., 1991). Посилюють кишкову секрецію (секреторну активність клітин крипт) ГПП і ВПП, мотилін, гальмує – соматостатин (Шахламов и др., 1985).

Перший етап кишкового травлення в кишечнику – порожнинне відбувається за допомогою ферментів підшлункової залози, печінки, кишкового соку, що гідролізують великомолекулярні речовини до низькомолекулярних (олігомерів) (Батоев, 1993; Krogdahl et al., 1989). Завдяки лужній реакції травних соків у дванадцятипалій кишці нейтралізується кисла реакція шлункового вмісту і створюються сприятливі умови (рН від 6 до 8) для його ферментної обробки (Hurwitz et al., 1968).

Амілаза, ліпаза і нуклеаза панкреатичного соку секретуються в активному стані, протеази – у вигляді проферментів (Hill, 1979). У складі цього соку у курчат амілаза становить 28-30 %, хімотрипсин А, В, і С – 20 %, трипсіноген – 10 % (Duke, 1997). За дії жовчі активуються ферменти підшлункової залози і кишкового соку, емульгуються жири і розчиняються жирні кислоти, посилюється рухова активність кишечника, внаслідок бактерицидної дії гальмується розвиток гнилісних процесів (Turk, 1982; Ziswiler, 1985).

Другий етап травлення – пристінкове або мембранне, відбувається безпосередньо на поверхні мікрворсинок облямівкових ентероцитів за рахунок їх власних ферментів, а також абсорбованих ферментів секрету підшлункової залози і кишкового соку (Уголев, 1986; Duke, 1997). Кожен такий ентероцит містить близько трьох тисяч мікрворсинок, що значно збільшує площу поверхні ферментної обробки поживних речовин і подальшого всмоктування продуктів їх розщеплення. За результатами мембранного травлення з олігомерів утворюються мономери: моносахариди, амінокислоти, жирні кислоти і моногліцериди (Menge, 1983).

Мікрворсинки вкриті глікокаліксом, що складається з мукополісахаридних ниток, пов'язаних між собою кальцієвими містками, і утворює шар товщиною 0,1 мкм. Така молекулярна сітка завдяки негативному заряду і гідрофільності пропускає до мембрани мікрворсинок низькомолекулярні речовини і перешкоджає переходу через неї високомолекулярні і ксенобіотики (Hasnain et al., 2013). Глікокалікс разом із

слизом вкриває кишковий епітелій і адсорбує з порожнини кишки гідролітичні ферменти, необхідні для порожнинного гідролізу поживних речовин, які потім транспортуються на мембрану мікрворсинок (Hansson, 2012).

Завдяки близькому розташуванню вбудованих в мембрану ентероцитів травних ферментів і транспортних систем, що забезпечують всмоктування, створюються оптимальні умови для сполучення процесів кінцевого гідролізу поживних речовин і їх всмоктування (Nakamura et al., 2008). Для мембранного травлення характерна наступна залежність: секреторна активність епітеліальних клітин зменшується в напрямку від крипти до верхівки кишкової ворсинки. У верхній частині ворсинки відбувається в основному гідроліз пептидів, біля основи – сахаридів (Chambers et al., 1979).

Інтенсифікації процесів травлення сприяє активна рухова діяльність кишечника, що забезпечується шарами м'язової оболонки, а також м'язової пластинки слизової оболонки. Координацію м'язових скорочень забезпечують нейрони переважно сплетення м'язової оболонки (Faller, 2004). Серед скорочень виділяють чотири основних типи: ритмічну сегментацію, маятникові, перистальтичні і антиперистальтичні, а також тонічні хвилі і тонічні скорочення (Furness, 2006). Наявність антиперистальтичних скорочень є характерною особливістю кишечника птиці (Бобылев и др., 2002).

Збуджуючими чинниками рухової активності є механічні і хімічні подразнення рецепторів кишкової стінки. За збудження парасимпатичної нервової системи скорочення посилюються, симпатичної – гальмуються (Standring, 2008). Посилюють моторику кишечника такі гормони ГЕП-системи: вазопресин, брадикінін, серотонін, гістамін, гастрин, мотилін, речовина Р, гальмують – секретин, VIP, GIP (Райхлин и др., 1975).

Продукти ферментативного гідролізу всмоктуються у кров і лімфу. Розрізняють пасивне всмоктування – гідроліз, дифузію і осмос, що відбувається завдяки концентраційному градієнту, а також активне, що

відбувається з затратами енергії (Hill et al., 1979). Тривалість секреції, кількість і активність травних соків напряду залежить від складу корму і регулюється нервовими і гуморальними механізмами (Бобылев и др., 2002; Пузырев и др., 2008).

Найбільш активно процеси всмоктування відбуваються в тонкому відділі, а саме в порожній і клубовій кишках. Головними структурами кишечника, що забезпечують потрапляння продуктів розщеплення до внутрішнього середовища організму, є ворсинки (Морозов и др., 1988). Під час травлення вони приходять у рух, скорочуються завдяки гладким м'язовим клітинам і таким чином сприяють проштовхуванню поживних речовин. У розслабленому стані їх капіляри знов наповнюються продуктами травлення. Процес скорочення ворсинок регулюється нейронами підслизового сплетення, а також гормоном вілікініном, що синтезують ендокриноцити АПУД-системи (Райхлин и др., 1989). Парасимпатична нервова система стимулює, а симпатична – гальмує процеси всмоктування (Колосов, 1968).

Слід відмітити суттєву різницю між функціональною здатністю різних ділянок тонкого відділу кишечника. Установлено, що здатність до гідролізу дисахаридів у порожній кишці мишей у чотири-вісім разів вища, ніж у клубовій. Восьми кратна різниця в активності ферментів гідролізу глюкози пов'язана з трикратно більшою різницею у площі поверхні ворсинок (James et al., 1988).

Всмоктування мономерів вуглеводів відбувається головним чином на початку тонкого відділу кишечника шляхом активного транспорту. Всмоктування продуктів розщеплення білків – амінокислот проходить шляхом дифузії і активного транспорту (Wu, 1998). Всмоктування ліпідів і їх продуктів розщеплення – жирних кислот і гліцерину відбувається шляхом активного транспорту. В цитоплазмі ентероцитів із речовин, що всмокталися, відбувається ресинтез нейтральних жирів з утворенням хіломікронів, які потрапляють далі в лімфу і кров (Морозов и др., 1988; Menge et al., 1983).

У товстому відділі кишечника відбувається основне всмоктування води, мінеральних речовин і водорозчинних вітамінів, перетравлення клітковини за допомоги целюлозолітичних ферментів мікроорганізмів (Redig, 1989; Chen et al., 2019, Wang et al., 2018, van Staaveren et al., 2020; Jia et al., 2022), а також реабсорбуються солі і вода, а сечова кислота і вуглеводи обробляються численною мікрофлорою до аміаку і летких жирних кислот і амінокислот (Pandit, 2018, Dehkordi, 2018). Особливо добре перетравлюється клітковина рослинного корму в кишечнику гусей. Заповнення сліпих кишок відбувається завдяки їх перистальтичним скороченням і одночасним антиперистальтичним – прямої кишки (Батоев, 1992; Бобылев и др., 1969). Перетравність клітковини в залежності від виду птиці, віку, вмісту її в раціоні становить від 5 до 30 %. Відомо, що показник перетравлення клітковини в гусей дорівнює 56,9 %, тоді як у курей – 5,7 % (Сниткин, 2005).

На ефективність перетравлення клітковини у товстому відділі кишечника гусей вирішальне значення має склад її мікробіоти, який чутливо реагує на умови утримання і склад раціону (Xu et al., 2022; Jia et al., 2022).

Із неперетравлених залишків хімусу після всмоктування води у клоаці птиці накопичуються калові маси напіврідкого стану, до яких додається сечова кислота. Моторна функція клоаки забезпечує періодичне видалення з неї калових мас. У кишечнику відбувається не тільки перетравлення і всмоктування речовин, але й виділення деяких речовин у його просвіт з подальшою їх реабсорбцією (Исембергенова, 2006).

Частина функцій кишечника пов'язана з станом його мікрофлори, яка представлена переважно анаеробними, а також аеробними мікроорганізмами (Dibner, 2008; Muramatsu et al., 1987; Choi et al., 2018; He et al., 2019; Williams et al., 2020).

Процеси, що відбуваються в кишечнику, склад мікрофлори безпосередньо впливають на функціональний стан печінки, викликаючи різноманітні патологічні процеси (Wen et al., 2022).

Забезпечуючи надходження до організму поживних речовин, кишечник виконує надзвичайно важливу функцію захисту від генетично чужорідного матеріалу, що забезпечується кишковим слизом складного складу, суцільним епітеліальним шаром слизової оболонки, а також системою GALT, що створюють потужний захисний апарат. Система GALT об'єднує в собі клітини лімфоїдного ряду, що знаходяться в епітеліальній вистилці і утворюють лімфоїдні агрегати у власній пластинці слизової оболонки, дивертикулі Меккеля, пейєрових плямках і сліпокишкових мигдаликах (Dibner et al., 2008; Olah et al., 2003).

Отже, кишечник птиці, що є одним із найбільших і високоспеціалізованих органів апарату травлення, виконує низку життєво необхідних функцій, підпорядкованих задачі забезпечення організму поживними речовинами: травну, секреторну, моторну, всмоктувальну, ендокринну, захисну, що забезпечуються його відповідними мікроструктурами.

1.5. Функціональна морфологія ГЕП-системи

Формування концепції про гастроентеропанкреатичну (ГЕП) систему є значним досягненням сучасної теоретичної і практичної ендокринології та гастроентерології. Гастроентеропанкреатична (ГЕП) система представлена ендокриноцитами, що дифузно розсіяні в епітелії шлунка, кишечнику і підшлункової залози (Мильто и др., 2011; Костюкевич, 2004; Пузырев и др., 2008). Ендокринні клітини продукують біологічно активні речовини – моноаміни і пептидні гормони, що регулюють травні процеси і приймають участь у регуляції загального і місцевого гомеостазу організму. Поєднання ендокриноцитів травної трубки і підшлункової залози в єдину систему базується на їх загальному походженні, будові і функціональному значенні.

Гастроінтестинальні гормони і біоаміни, які продукують клітини ГЕП-системи – апудоцити, мають дистантну дію, викликаючи загальні ефекти:

зміни обміну речовин, діяльності серцево-судинної системи і тканинну дію, коли впливають на сусідні клітини і регулюють місцеві процеси травлення, всмоктування і перистальтики (Кветной, 1981; Бархина и др., 1991; Яглов и др., 2011; Yang et al., 2012; Castaldo et al., Grossman et al., 1981; Plovier et al., 2017, McCauley et al., 2020, 2020; Yu et al., 2020).

Піонерами, що заклали основу вчення про ГЕП-систему є видатні вчені-гістологи: П. Лангерганс, який виявив острівці у підшлунковій залозі, Р. Гейденгайн (1870 р.), який у складі епітелію травної трубки виявив особливі клітини, що забарвлювалися солями хрому (Heidenhain, 1870). У 1882 р. харківський гістолог М.К. Кульчицький описав у слизовій оболонці тонкого кишечника спеціальні «ацидофільні клітини» із світлою цитоплазмою і великим світлим ядром, які пізніше довгий час називали клітинами Кульчицького (Васильев и др., 2004). На основі здатності забарвлюватися солями хрому і срібла П. Масон висловив припущення про їх ендокринну функцію (Masson, 1932). У 30-х роках ХХ ст. цикл робіт Ф. Фейртера був присвячений «світлим» клітинам слизової оболонки травного тракту і дихальної трубки, що погано забарвлювалися звичайними гістологічними барвниками. Спираючись на власні дослідження, теорію П. Масона про «кишечну ендокринну залозу», він запропонував гіпотезу дифузної ендокринної системи, гормони якої здійснюють паракринний (місцевий) і ендокринний (дистантний) вплив на різні структури організму (Fejrter, 1953).

Розвиток методів електронної мікроскопії, гістохімії і іммуноцитохімії дали значний поштовх до інтенсивного вивчення ГЕП-системи. Видатний англійський гістохімік Е. Пірс звернув увагу на здатність ендокриноцитів кишечника і окремих клітин деяких залоз внутрішньої секреції накопичувати 5-окситриптофан, диоксифенілаланін і перетворювати їх у 5-окситриптамін (серотонін) і дофамін – тобто поглинати попередники амінів і їх декарбоксилувати, а також продукувати пептидні гормони (Pearse, 1969). Усі ці клітини мали загальні цитохімічні властивості та подібні механізми

синтезу, накопичення й секреції біоамінів та / або пептидних гормонів. Це стало підставою для поєднання окремих ендокриноцитів, що дифузно розсіяні в складі травної і дихальної трубок, а також в підшлунковій залозі, гіпофізі, щитовидній залозі, наднирниках в єдину APUD-систему (англ. amine precursor uptake and decarboxylation – поглинання і декарбоксілювання попередників амінів) (Pearse, 1968).

Наступним важливим кроком стали результати роботи японського дослідника Т. Фуджита, який показав, що ендокриноцити, поряд з секреторною, виконують і рецепторну функцію, тому запропонував для них термін «паранейрони» (Fujita, 1976).

Терміну «APUD-система» на цей час відповідає поняття «дифузна ендокринна система» – ДЕС. Диференційовані ендокринні клітини цієї системи називаються апудоцити. ГЕП-система розглядається як важлива складова частина ДЕС організму (Кветной и др., 2001).

Подальші дослідження ДЕС привели до встановлення нового незвичайного факту – виявлення нейрогормонів (соматостатину, нейротензину, енкефаліну) в ендокриноцитах кишечника і типових кишкових гормонів (гастрину, холецистокініну) у нейроцитах центральної нервової системи (Аруин и др., 1975). Пізніше в апудоцитах знайшли й інші маркери, загальні для нервових і ендокринних клітин: хромограніни, синаптофізини, L-ДОФА-декарбоксілазу (Bargsten, 1992). Згідно існуючих зараз уявлень, здатність до синтезу однакових біологічно активних речовин віддзеркалює єдині біохімічні механізми метаболізму, а їх утворення спричинено експресією однакових генів у неспоріднених клітинах (Кветной и др., 2001).

Виявлення ферменту нервових клітин – холінестерази і здатність метаболізувати біоаміни у клітинах APUD-серії дозволили Е. Пірсу вважати єдиним джерелом походження всіх клітин системи нервовий гребінь, а пізніше ектобласт (Полак и др., 1981). Ці положення, враховуючи величезний авторитет вченого, деякий час панували. Але подальші експериментальні дослідження цього не підтвердили. Дослідження показали ентодермальну

природу ендокриноцитів травної трубки, зважаючи на їх появу в епітелії кишки і закладці підшлункової залози до початку міграції клітин нервового гребеня (а в експерименті і після його видалення), що доводить, що вони не можуть бути його дериватами (Pearse, 1987; Pictet et al., 1976).

Ендокриноцити ГЕП-системи вищих і нижчих тварин мають подібну організацію і дифузно розташовані в епітелії ямок шлунка і крипт тонкого і товстого кишечника, а також у паренхімі підшлункової залози – в складі ендокринних острівців, в епітелії вивідних протоків, в ацинусах поміж екзокринними клітинами (Костюкевич, 1993; Матвеева, 1998; Ширкина, 1995).

Апудоцити кишечника становлять менше 1 % всіх ентероцитів; серед них виділяють щонайменше від 16 до 20 різних субпопуляцій (Sjolund et al., 1983). Причому дванадцятипала кишка містить переважну кількість різних їх типів, а в каудальному напрямку щільність заселення ендокриноцитів прогресивно зменшується (Stamm et al., 1991).

За відношенням до просвіту шлунка і кишечника або вивідних протоків підшлункової залози їх поділяють на два типи: «відкриті», які своїм апікальним полюсом з мікрворсинками контактують з просвітом і «закриті», які не мають такого контакту. Вважається, що «відкриті» клітини таким чином сприймають сигнали подразників із просвіту трубки. Клітини «закритого типу» реагують на хімічні подразники внутрішнього середовища, зміну температури, механічне розтягнення стінки органів. Відповідною реакцією ендокриноцитів є виділення гормонів. Гормони виділяються як у кров, так і у міжклітинний простір, виконуючи таким чином дистантну і паракринну функції (Яглов, 1989).

Еволюція ендокринного апарату травного каналу тварин характеризувалася збільшенням кількості як самих ендокриноцитів, так і їх типів, зміною їх гістотопографії як впродовж травної трубки у краніокаудальному напрямку, так і у системі «крипта-ворсинка». У нижчих тварин ендокриноцити переважно відкритого типу. Так, у риб, амфібій і

рептилій гістамінпродукуючі ендокриноцити відносять до відкритого, а у птахів і ссавців – до закритого типу (Иванова, 1995; Ширкина, 1995; Nakanson et al., 1986).

Аргірофільні ендокриноцити становлять 4-8 % від загальної кількості епітеліоцитів, аргентафінні – 3-5 %. У амфібій ендокриноцити розташовуються у складі всього епітеліального пласта, у птахів і ссавців основна маса клітин виявляється у глибоких відділах крипт (Матвеева, 1998). Значно більший вміст ендокриноцитів в епітелії товстої кишки курей порівняно з такими щурів можливо пов'язаний з високим рівнем метаболізму у птиці (Иванова, 1993, 1996).

За використання звичайних гістологічних методів апудоцити серед інших клітин визначити важко. Ендокриноцити дещо більшого розміру, ніж клітини, що їх оточують, мають світлу цитоплазму. Форма клітин (округла, трикутна, бокалоподібна, веретеноподібна, грушоподібна, з відростками), будова ядра, наявність органел загального призначення не є достатньо специфічними (Райхлин, 1997; Шахламов, 1985). Характерною особливістю є наявність секреторних гранул, розташованих переважно біля базального полюсу клітин (Костюкевич, 2003). Диференціація апудоцитів за допомогою класичних гістологічних методів неможлива, чим і пояснюється відсутність прогресу в їх вивченні впродовж тривалого часу (Яглов, 1989).

Лише за допомогою комплексу сучасних методів можна встановити гормональний профіль ендокриноцита і, таким чином, визначити його тип. (Райхлин, 1997). Методологія вивчення функціональної морфології APUD-системи передбачає поетапне використання гістохімічних, імуногістохімічних, загальних і спеціальних методів електронної мікроскопії (Шахламов et al., 1985). Серед гістохімічних реакцій використовують імпрегнацію сріблом (аргентафінні і аргірофільні реакції), забарвлення свинцевим гематоксиліном, виявлення скритої метахромазії, флюоресцентні методи виявлення біоамінів, інші (Кветной и др., 1996; Luna, 1968).

Основну роль у визначенні типу гормону і точної ідентифікації апудоцита відіграє іммуногістохімія. Саме завдяки імуногістохімічним методам вдалося досягти значного прогресу у вивченні ДЕС, виділити окремі види апудоцитів, були отримані відомості хімічної природи їх гормонів (Райхлин, 1975; Шахламов и др., 1985).

Загальні електронномікроскопічні методи виявляють апудоцити за особливостями будови ядра, загальних органел і основною характерною ознакою – секреторними гранулами, які мають видоспецифічну будову (Яглов, 1989). Їх діаметр складає 90-500 нм (частіше 100-250 нм). Але абсолютні розміри не є визначальними, у різних роботах вони мають значні відмінності.

Апудоцити ГЕП-системи синтезують наступні гормони: глюкагон, ентероглюкагон, інсулін, соматостатин, речовину Р, мотилін, гастрин, холецистокінін, гастроінгібуючий пептид, гастрин-рилізінг-пептид (бомбезин), нейротензин, панкреатичний поліпептид, секретин та моноаміни: серотонін, мелатонін, гістамін (Кветной и др., 2001; Alison, 1990; Шахламов, 1985).

Згідно останньої міжнародної класифікації (Санта Моніка, 1980 р.), ГЕП-система людини (матеріал отриманий переважно від ссавців) включає 18 типів клітин, які позначають літерами латинського алфавіту – А, AL (X), В, D, D-1, ЕС-1, ЕС-2, ECL, G, IG, TG, K, L, Мо, N, P, PP, S. Класифікація базується на морфологічних і функціональних особливостях ендокриноцитів (Solcia et al., 1981).

За гормональним профілем ендокриноцити ГЕП-системи поділяють на кілька груп: Ес-клітини, типу D, А-подібні, D₁.

Так, Ес-клітини є найбільш поширеним типом ендокриноцитів, становлять близько половини усіх апудоцитів ГЕП-системи (Иванова, 1993; Матвеева, 1998; Райхлин и др., 1975; Alcaïno et al., 2018). Вони синтезують майже 90 % усього ендогенного серотоніну і є основним джерелом утворення екстрапінеального мелатоніну організму (Иванова и др., 1998).

Серед загальної кількості апудоцитів шлунково-кишкового тракту переважають серотонінпозитивні ентерохромафінні (Ес-) клітини, що виявляють в аргентафінній реакції (Stasi et al., 2019). У людини аргентафінні клітини становлять близько 60 % всієї популяції ГЕП-системи (Rindi et al., 2004). Поряд з лаброцитами, базофілами крові і нейронами травного каналу, Ес-клітини є продуцентами серотоніну в організмі (Pal et al., 2019).

Аналіз механізмів дії серотоніну (5-гідрокситриптофан – 5-НТ) затруднений багатьма факторами регуляції його синтезу і секреції, широким спектром клітин-мішеней, комбінацією типів рецепторів і зміною їх чутливості (Барінов и др., 2012). Залежності між кількістю аргентафінних ендокриноцитів і вмістом серотоніну у тканинах і крові не встановлено (Funk, 1966).

Клітинами-мішенями серотоніну в травному каналі є ентероцити епітелію слизової оболонки, які мають рецептори до нього на базолатеральній поверхні (Gill et al., 2005); нейрони екстрамуральних гангліїв, що передають інформацію до ЦНС (Gershon et al., 2007); нейрони підслизового нервового сплетення, які ініціюють перистальтику і секрецію (Daniela et al, 2006); нейрони сплетення м'язової оболонки, які посилюють нейром'язову холінергічну передачу і ініціюють скорочення гладких м'язових клітин м'язової пластинки слизової і м'язової оболонки (356); кровоносних судин слизової оболонки (Ekblad et al., 2010); лейкоцити периферичної крові і лімфоцити кишечник-асоційованої лімфоїдної тканини (GALT) (Gordon, 2007).

Одним з найважливіших чинників, що стимулює синтез серотоніну ентерохромафінними клітинами, є втрата їх контактів з нервовими закінченнями, які, на відміну від нейром'язових синапсів, є нестабільними. Їх висока лабільність обумовлена постійним переміщенням ентероцитів кишечнику і шлунка на базальній мембрані епітелію. За втрати такого контакту Ес-клітини з нервовим закінченням посилюється секреція

серотоніну, який стимулює ріст нервових волокон і відновлення таким чином іннервації (Fiorica-Howells et al., 2000).

A-подібні ендокриноцити представлені трьома типами клітин – A-, A-подібними і L-клітинами. Вони синтезують панкреатичний глюкагон, шлунковий глюкагон, ідентичний панкреатичному і ентероглюкагон.

Не зважаючи на широке застосування імуногістохімічних методів, завдяки простоті і добрій відтворюваності класичні методи гістохімічного дослідження з використанням солей срібла не втрачають своєї актуальності, широко використовуються, особливо для кількісних підрахунків ендокриноцитів (Иванова, 1995; Костюкевич, 2004; Саркісова и др., 1996). Завдяки яким, саме, і почалося вивчення цих клітин (Кветной, 1981). Методом Грімеліуса виявляють аргірофільні клітини, до складу яких входить майже вся популяція апудоцитів, за винятком клітин, які продукують соматостатин, пептид YY і холецистокінін (Костюкевич, 2004; Райхлин, 1997; Tarakci et al., 2008).

Завдяки методу Масона-Гамперля виявляють аргентафінні (ентерохромафінні) клітини, або Ес-клітини, які складають близько половини всіх апудоцитів ГЕП-системи.

Реакція Масона є специфічною тільки для серотоніну (Держанова, 1991; Дорофеев и др., 1971; Матвеева, 1998). Клітинам, що синтезують серотонін, соматостатин і глюкагон, належить особлива роль у морфофункціональному статусі ГЕП-системи (Пузырев, 1992). Ес-клітини кишечника є основним джерелом утворення ендогенного серотоніну і екстрапінеального мелатоніну (Кветной и др., 1999; Ponti, 2004).

Визначення типу апудоцита за гормональним профілем ускладнюється тим, що в цитоплазмі однієї ендокринної клітини може виявлятися кілька гормонів. «Змішані» клітини поділяють на два види: з екзо-ендокринними гранулами і з різними ендокринними гранулами. Виявлення екзо-ендокринних клітин є доказом ентодермального походження ендокриноцитів ГЕП-системи (Пузырев, 1979). Причому, в умовах експерименту і клінічної

патології вміст екзо-ендокринних клітин як в епітелії травного каналу, так і у підшлунковій залозі суттєво збільшується, що оцінюється як регенераторна реакція (Пузырев и др., 1986).

Існування значної кількості різнонаправлених диференційованих камбіальних клітин епітелію травного каналу, виявлення у складі камбіальних зон малодиференційованих клітин, так званих агранулярних світлих клітин, в цитоплазмі яких виявляються одинокі ендокринні гранули, може свідчити про те, що всі типи екзокринних і ендокринних клітин утворюються з єдиної стовбурової епітеліальної клітини (Кравцова, 1996; Пузырев и др., 2003). Кількість стовбурових клітин у крипті невідома. Одні автори говорять про 1, 4-6 стовбурових клітин у складі крипти, інші – про 4-16 постійних стовбурових клітин і 30-40 потенційно клоногенних, які започатковують всі чотири типи епітеліоцитів кишки (Vach et al., 2000). Процес диференціації ендокриноцитів підпорядковується загальним закономірностям життєдіяльності епітеліального пласта слизової оболонки кишечника – поступово, по мірі переміщення за віссю крипта-ворсинка, свій життєвий цикл завершують, як і екзокриноцити, шляхом злущування у просвіт кишки. Строк оновлення ендокриноцитів складає 4 доби, що співпадає зі строком життя екзокриноцитів (Cheng et al., 1974).

Не викликає сумніву безпосередня участь ГЕП-системи у генезі змін, що спостерігаються при порушенні загального і місцевого гомеостазу, який викликаний різними експериментальними чинниками, при розвитку ряду захворювань травного тракту (Дерижанова, 1985; Костюкевич, 1996). Деякі автори відмічають гіперплазію певних видів ендокриноцитів у хворих виразковою хворобою, при хронічному гастродуоденіті, апендициті (Барбара et al., 1981; Иванова и др., 1987).

Отже, формування концепції про гастроентеропанкреатичну (ГЕП) систему є значним досягненням сучасної теоретичної і практичної ендокринології та гастроентерології. Більшість досліджень ГЕП-системи було виконано на матеріалі, отриманому від людини і лабораторних тварин.

Ендокринний апарат органів травлення сільськогосподарської птиці залишається недостатньо вивченим. Незначна кількість даних літератури стосовно закономірностей розташування апудоцитів у кишечнику птиці, реакції його ендокринного апарату на дію експериментальних чинників, а також в умовах патології відображає недостатню розробку цієї проблеми.

1.6. Особливості будови і функції нервових сплетень кишечника птиці

Нервові елементи парасимпатичної нервової системи кишечника ссавців і людини у т.ч. утворюють три види нервових сплетень: підсерозне (Воробйовського, *plexus subserosus*), м'язової оболонки (Ауербаха, *plexus myentericus (Auerbachi)*) і підслизове (Мейснера, *plexus submucosus (Meissneri)*). Вони розташовані відповідно між серозною і м'язовою оболонкою, між зовнішнім і внутрішнім шарами м'язової оболонки і в підслизовій основі слизової оболонки стінки кишечника. У складі сплетень виділяють нервові вузли (ганглії), а також пучки нервових волокон, що їх сполучають (Зуфаров и др., 2001; Faller et al., 2004).

Більшість аферентних волокон бере початок в гастроінтестинальному епітелії і потім об'єднується в підслизовому сплетенні, нейрони якого координують кишкову секрецію, всмоктування і скорочення гладких м'язових клітин ворсинок і м'язової пластинки (Standring, 2008).

Як відомо, автономна (вегетативна) нервова система апарату травлення представлена симпатичним і парасимпатичним відділами, які забезпечують регуляцію його функцій (Колосов, 1968; Faller et al., 2004). В їх складі виділяють нервові центри, стовбури, сплетення, екстра- і інтрамуральні ганглії, нерви, нервові закінчення. За останні кілька десятиліть сформувалося нове уявлення про її будову, згідно якого виділяють третю – ентерометасимпатичну (ентеричну, ентеральну) нервову систему, яка представлена інтрамуральними сплетеннями, розташованими в стінці травної трубки (561). Ентеросимпатична нервова система поряд з

кардіометасимпатичною, уретрометасимпатичною і везикулометасимпатичною є складовою метасимпатичної нервової системи організму (Faller et al., 2004, Standring, 2008).

Як відзначають, ентерометасимпатична нервова система має високий ступінь відносної незалежності від центральної нервової системи, і забезпечує автономну регуляцію роботи органів (Young et al., 2001; Spencer et al., 2020). Доказом на користь її відокремлення є високий ступінь незалежності як від соматичної, так і вегетативної нервової системи, відсутність центрального відділу (ядерної структури), а також те, що 80-90 % волокон *n. vagus* є аферентними (Furness, 2006). Відомо, що відокремлена ділянка кишки може тривалий час виконувати свої функції (Furness, 2012); кишечник містить більше нервових клітин, ніж спинний мозок.

Мейснерово сплетення регулює процеси секреції і всмоктування, діяльність сегмента кишки в межах слизової оболонки. Ауербахове сплетення контролює м'язову активність за всією довжиною кишечнику, забезпечує регуляцію процесів перистальтики, ритмічної сегментації, антиперистальтики тощо (Standring, 2008).

Мієнтеральне сплетення містить збуджуючі і гальмівні моторні нейрони (парасимпатичні постгангліонарні нейрони), інтернейрони (вставні) і первинні аферентні (сенсорні) нейрони. Сенсорні нейрони, або клітини-осцилятори є ключовими клітинами такого функціонального модуля. Вони спонтанно збуджуються в певному ритмі, передаючи потенціали дії через вставні нейрони до мотонейронів, аксони яких утворюють синапси з м'язовими клітинами. Нейронна сітка сплетення м'язової оболонки добре розвинена, може регулювати моторику ізольованого препарату кишки. Проте для нормальної роботи необхідні іннервація від прегангліонарних нейронів, регулюючий вплив ЦНС і симпатичної нервової системи (Ноздрач'єв, 1978; Gershon, 1998, 1999).

Ентеральна нервова система (ентеральна частина метасимпатичної нервової системи) у фізіологічному сенсі є самостійною інтегративною

системою, яка має структурні і функціональні властивості, характерні для нейронних мереж центральної нервової системи (Kulkarni et al., 2018, Ling et al., 2019). У ній налічується до 10^8 нейронів (Langley, 1922). Її сенсорні нейрони сприймає інформацію з механо-, хемо-, термо- та інших рецепторів шлунково-кишкового тракту, кодують її і передають в інтегруючу систему, утворену інтернейронами інтрамуральних гангліїв – місце локалізації метасимпатичної нервової системи. Об'єднані синапсами в сітці, інтернейрони обробляють сенсорну інформацію і надсилають команди до ефекторних нейронів (збудливих або гальмівних), що створює загальний кінцевий шлях до виконавчих систем (Gershon et al., 1994; Kirchgessner et al., 1989). До ефекторів, як об'єктів регулювання з боку ентеральної частини метасимпатичної нервової системи відносять не тільки гладкі м'язи, секреторні клітини і ентероцити, але також кровоносні судини, ендокринні та імунні клітини, а також мікробіоту кишечника (Ноздрачєв, 1978; de Vadder et al., 2018).

Властивості нейронів і їх сіток підслизового сплетення вивчено менше, ніж компонентів міентерального сплетення, але відомо, що з багатьох нейронів вивільняються нейропептиди і що нейронні сітки мають складну організацію (Kirchgessner et al., 1988; Nagy et al., 2017).

Наукова література містить обмежений, з суттєвими розбіжностями обсяг інформації стосовно мікроскопічної будови структур нервової системи травного каналу сільськогосподарської птиці.

Згідно даним Liman N. (Liman et al., 2002), нервове сплетення, яке відповідає сплетенню м'язової оболонки у ссавців, у кишечнику гусей міститься між зовнішнім і внутрішнім шарами м'язової оболонки. Аналогічної думки притримуються і (Yang et al., 2012), які вказують, що у кишечнику бройлерів нервове сплетення м'язової оболонки знаходиться між коловим і поздовжнім шарами м'язової оболонки кишечника.

Інтрамуральні вузли кишечника мають дві локалізації (Boros et al., 1993; Gabella, 1985). Більші за розміром вузли разом з нервовими пучками,

які відповідають сплетенню м'язової оболонки кишечника ссавців, лежать між внутрішнім коловим і зовнішнім поздовжнім шарами м'язової оболонки, а також посередині зовнішнього шару. Дрібні вузли та одині нейрони, які відповідають мейснеровому сплетенню кишечника ссавців, лежать між внутрішнім коловим шаром м'язової оболонки і її внутрішнім поздовжнім шаром (тобто м'язовою пластинкою слизової оболонки).

Інтраорганна нервова система залозистої і м'язової частин шлунка курей представлена трьома нервовими сплетеннями: підслизовим, м'язової оболонки і субсерозним (Исупова и др., 2005). Найбільшим є субсерозне сплетення, потім – м'язової оболонки і найменшим – підслизове. Причому елементи останнього вперше виявлялися у курчат починаючи лише з 30-добового віку, а кількість нейронів в складі вузлів збільшувалась з віком. Про розміщення *plexus Auerbachi* безпосередньо під серозною оболонкою м'язової частини шлунка курки і голуба, або в зовнішньому шарі м'язової оболонки повідомляють Terence et al., 1969.

У кишечнику африканського страуса парасимпатичні вузли ідентифікуються між волокнами м'язової пластинки слизової оболонки (Bezuidenhout, 1990). Під серозною оболонкою в стінці кишечника птиці розташовано аурбахове нервове сплетення, а в м'язовому шарі – вузли і волокна мейснерова (Исембергенова, 2006).

Таким чином, існують суттєві особливості іннервації кишечника ссавців і птиці. При цьому в науковій літературі представлено різні дані стосовно локалізації нервових сплетень у стінці кишечника птиці. Звичайно дослідники вивчають такі нервові сплетення на плівкових препаратах, що дає інформацію стосовно щільності сітки, їх вузлів і волокон. У той же час, на гістологічних препаратах із зрізів стінки кишечника на них майже не звертають уваги. Незначний обсяг даних літератури щодо особливостей мікроскопічної будови нервових сплетень кишечника птиці відображає недостатню розробку цього питання.

1.7. Особливості будови кишечника сільськогосподарської птиці за різної продуктивності

Розуміння процесів розвитку і будови кишечника є надзвичайно важливим, бо визначає ефективність перетравлювання і засвоєння поживних речовин, що забезпечують продуктивні властивості сільськогосподарської птиці.

Так, за результатами відбору птиці на більшу ефективність засвоєння поживних речовин корму (feed efficient) у курчат-бройлерів восьмого покоління позитивна різниця в утилізації крохмалю, ліпідів і протеїну раціону становила 39, 29 і 42 % відповідно (Rougiere et al., 2010).

Японські перепели, яких було відібрано за ознакою більш високої швидкості росту, мали більшу відносну масу органів травлення і менш ранню швидкість росту грудних м'язів і пір'я. Так як збільшення швидкості росту пов'язано зі збільшенням відносного розміру органів травлення, швидкість росту, перш за все, обмежена здатністю поглинати і перетравлювати їжу (Lilja et al., 1985).

Так, порівняно з курчатами менш важкої породи птиця більш важкої в кінці ембріонального періоду онтогенезу в дванадцятипалій кишці мала довші ворсинки, більшу висоту їх епітеліоцитів і більшу кількість келихоподібних клітин (Altmann et al., 1970; Wali et al., 2014; Schaefer et al., 2006; Uni et al., 1995).

Збільшення маси тонкого кишечника курчат-бройлерів, більший розвиток його м'язової оболонки може бути показником компенсації низької функціональної активності шлунка. М'язова оболонка дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок було значно товща у м'ясних курчат легкої лінії порівняно з важкою (Garcia et al., 2007).

Порівняно з місцевою менш продуктивною птицею, у курчат комерційного кросу у всіх кишках була меншою кількістю ворсинок, але значно більшою була площа їх поверхні (Kadhim et al., 2012).

Порівняно з курчатами легкої породи (*Lohman*) у курчат важкої породи (*Arbor Acres*) були більшими обсяг ворсинок і щільність розташування на них ентероцитів (Yason et al., 1987).

Про більшу площу поверхні слизової оболонки тонкого кишечника важкої лінії м'ясних курчат порівняно з легкою повідомляють Mitchell et al., 1991, про зменшення площі слизової оболонки, глибини крипт, висоти ворсинок і довжини дванадцятипалої кишки курчат-бройлерів, що відбувається на тлі зменшення маси тіла за дії теплового стресу – Marchini et al., 2011. За резекції порожньої і клубової кишки курей збільшення їх абсорбційної функції відбувається за рахунок збільшення величини морфометричних параметрів ворсинок, їх анатомічного злиття (Yamauchi et al., 2010).

Відмінності в висоті і ширині ворсинок кишечника індички впливають на ефективність поглинання поживних речовин раціону і відповідно на масу її тіла (583). Ці параметри пов'язані зі змінами функції кишечника і можуть бути використані як для оцінки функції ворсинок, так і всього органа взагалі (Maneewan, 2003; Yamauchi et al., 2000; Cuttrignell et al., 20018, Rodjan et al., 2018, Xue et al., 2018).

При порівнянні будови кишечника селекційних і неселекційних курчат-бройлерів встановлено, що відносна довжина дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок була однаковою, але їх відносна маса у більш крупної птиці була більшою (Mitchell et al., 1991). Значно більшою у селекційних курчат була площа поверхні ворсинок, швидкість міграції ентероцитів ворсинками кишок, кількість ентероцитів на одну ворсинку (Smith et al., 1990; Uni et al., 1995).

Особливості морфології ворсинок і кишкових крипт кишечника пов'язані з складом раціону (Ao et al., 2020). Згідно Tivey 1989, особливості будови ентероцитів і ворсинок визначають здатність кишечника до перетравлення і всмоктування поживних речовин.

Про провідний вплив корму на морфофункціональний стан кишечника птиці свідчать результати дослідів із впливу звичайної годівлі, лише внутрішньовенного парентерального введення поживних речовин і ентерального введення каоліну в якості корму як фізичного стимулятора на мікроскопічні показники дванадцятипалої кишки курчат. Було встановлено, що лише ентеральне введення поживних речовин (звичайна годівля) сприяє оптимальному морфофункціональному стану кишечника (Tarachai et al., 2000).

Порівняно з таблетованим кормом і гранульованим білковим концентратом, використання в раціоні курчат-бройлерів цільного зерна підвищує функціональну активність відділів шлунка і зменшує таку кишечника, що, відповідно, позитивно і негативно впливає на стан мікрофлори у верхньому і нижньому відділах травного тракту (Gabriel et al., 2003).

За високого вмісту клітковини спостерігали збільшення загальної довжини тонкого відділу кишечника індичок і площі його поверхні. Крім того, встановлено неузгоджені зміни довжини, ширини і щільності ворсинок дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок за різного вмісту сирової клітковини (Sclan et al., 2003).

У той же час, за даними Amerach et al., 2009, високий вміст клітковини у раціоні курчат-бройлерів сприяє збільшенню відносної маси м'язової частини шлунка і зменшенню довжини всіх кишок.

Згодовування гусям силосу сприяло збільшенню відносної маси м'язової частини шлунка і довжини сліпих кишок (He et al., 2015).

Використання у раціоні молодняка гусей борошна люцерни, ячмінних висівків, рисового лушпиння, целюлози, пектину та лігніну, як переважного джерела рослинних волокон, не вплинуло на відносну довжину і масу тонкого відділу кишечника. Але за застосування пектину була достовірно меншою довжина і маса сліпих кишок. Електронномікроскопічними дослідженнями змін у морфології кишок не виявлено (Yu et al., 1998).

За використання люцерни, рисового лушпиння і пектину були більшими висота ворсинок і глибина крипт в дванадцятипалій кишці, висота ворсинок і товщина м'язової оболонки в клубовій кишці. За використання лігніну висота ворсинок і глибина крипт в дванадцятипалій кишці були меншими. Товщина м'язової оболонки клубової і сліпої кишки була значно більшими за годівлі гусей очищеною целюлозою. У сліпих кишках найбільш високі ворсинки і більш товста м'язова оболонка була за використання ячмінних висівок (Chen et al., 1996).

Із збільшенням у раціоні молодняку качок вмісту борошна люцерни на тлі недостовірно більшої маси тіла довжина ворсинок в дванадцятипалій і порожній кишках достовірно зростала, а глибина крипт зменшувалась. Результати цього експерименту засвідчили, що використання люцерни стимулює розвиток шлунково-кишкового тракту без впливу на продуктивність птиці (Jiang et al., 2012).

Зменшення в раціоні курчат-бройлерів вмісту протеїну викликає збільшення висоти ворсинок (Laudadio et al., 2010).

Збільшення в раціоні вмісту кальцію викликає зменшення висоти ворсинок і відповідно травну і абсорбційну активність тонкого відділу кишечника перепелів (Artekman et al., 2001).

Порівняно з сухим кормом, годівля курчат-бройлерів вологими мішанками сприяла збільшенню висоти ворсинок і зменшенню глибини крипт у дванадцятипалій, порожній, клубовій, сліпій і *ободовій* кишках (Yasar et al., 1999).

На формування продуктивності курчат-бройлерів впливає форма зерна (ціле або подрібнене), але не морфологія кишечника (Thomas et al., 2008; Gabriel et al., 2008).

Становлення кишкової мікрофлори визначає розвиток кишечника (Lan et al., 2005). Як відомо, використання кормових антибіотиків викликає низку проблем: розвиток антибіотикостійких штамів (Jin et al., 2000; Sorum et al.,

2001), залишки їх в тілі птиці (Burgat, 1999), порушення балансу нормальної мікрофлори (Andreumont, 2000).

Їх альтернативою є використання про-, пре- і симбіотичних препаратів (Деблик и др., 2006). Так, застосування в годівлі курчат-бройлерів симбіотику *Biomim Imbo* (поєднання пробіотика, що містить *Enterococcus faecium*, пребіотика, отриманого з цикорію і імуномодельючих речовин, отриманих з морських водоростей) стимулювало продуктивні показники птиці та вплинуло на морфометричні показники кишечника і ступінь засвоєння поживних речовин корму. У курчат дослідної групи зросло відношення висоти ворсинок до глибини крипт через збільшення висоти ворсинок і зменшення глибини крипт (331).

За дії симбіотиків у курчат-бройлерів відбулося збільшення висоти ворсинок у дванадцятипалій, порожній і клубовій кишках, а також зменшення глибини крипт у дванадцятипалій і клубовій кишках (Awad et al., 2008; Abdel-Raheem et al., 2012).

В іншому дослідженні за використання кормової добавки *Біомін* відбулося збільшення висоти і ширини ворсинок, кількості келихоподібних клітин, кількості і глибини кишкових крипт, щільності та площі агрегованої лімфоїдної тканини кишечника курчат. Причому найбільші зміни відбулися у дванадцятипалій кишці (Erfani et al., 2013).

Довші ворсинки спостерігали в клубовій кишці курчат та індиків, яким застосовували пробіотичний препарат *Lactobacillus reuteri* (Dunham et al., 1993), а також в клубовій кишці людини після використання пробіотика (Samanya et al., 2002). Застосування пробіотика щурам індукувало проліферацію клітин епітелію кишечника (Ichikawa et al., 1999).

За згодовування курчатам пробіотиків, що містять *Lactobacilli bifidobacterium thermophilum* і *Enterococcus faecium* відбувалося збільшення висоти ворсинок і зменшення глибини крипт порожньої кишки (Chichlowski et al., 2007), *B. subtilis* – збільшення висоти ворсинок дванадцятипалої кишки і клубової кишки (Samanya et al., 2002).

Довші ворсинки клубової кишки були у дорослих курей, яким згодовували пробіотик, що містив *Bacillus subtilis* (Samanya et al., 2002) і у бройлерів, який містив *E. faecium* (Samli et al. 2007) або *Eubacterium* sp. (Awad et al. 2008).

Використання курам-несучкам пробіотика протоксина і пребіотика мананолігосахариду сприяло збільшенню висоти ворсинок відповідно у дванадцятипалій і клубовій кишках, а антибіотику тетрацикліну і пробіотику протоксину – збільшенню ширини ворсинок у дванадцятипалій кишці, а пребіотика – у клубовій кишці. Крім того, відбулося збільшення кількості келихоподібних клітин за дії антибіотика у дванадцятипалій кишці і пробіотика – у клубовій (Shalaei et al., 2014).

Глибина крипт тонкого відділу кишечника була меншою, а висота ворсинок більшою за згодовування курчатам-бройлерам пробіотику, який містив культуру *S. cerevisiae* або пребіотики МОС (Bradley et al., 1994; Yang, 2009; Yang et al., 2007). Причому у молодшої птиці ці зміни були більш виразними.

Результати багатьох дослідів засвідчили, що застосування МОС, як пребіотика і культури дріжджів, як пробіотика, змінюють архітектуру слизової оболонки кишечника, а саме, збільшують висоту ворсинок і стимулюють продуктивність птиці (Abdel-Raheem et al., 2012).

Довжина ворсинок кишечника була більшою у птиці, якій використовували дріжджовий препарат. При цьому істотних відмінностей у глибині крипт в тонкому кишечнику виявлено не було (Zhang, 2005).

Добавка до раціону маннанолігосахаридів призвела до збільшення висоти і ширини ворсинок, а також зменшення глибини крипт у всіх відділах кишечника курчат-бройлерів (Markovićva et al., 2009). Додавання пребіотику і антибіотику збільшило висоту ворсинок в дванадцятипалій кишці, а лише пребіотику – ширину ворсинок дванадцятипалої і клубової кишки. Крім того, за використання антибіотику збільшилась глибина крипт дванадцятипалої кишки (Sayrafi et al., 2011).

Добавка до раціону курчат-бройлерів органічних кислот значно збільшила висоту ворсинок дванадцятипалої і порожньої кишки і не вплинула на глибину крипт в дванадцятипалій, порожній і клубовій кишках (Adil et al., 2010).

За дії грибкових токсинів відбувається зменшення висоти і ширини ворсинок (Awad et al., 2008; Bouhet et al., 2005; Sklan et al., 2003; Yason et al., 1987). Згодовування зерна, контамінованого мікотоксинами *Fusarium* курчатам-бройлерам викликало достовірне зменшення висоти і площі поверхні ворсинок порожньої кишки. Причому маса тіла, середньодобові прирости, споживання корму і його конверсія у курчат дослідних груп за вмісту мікотоксину ДОН у дозі 1 і 5 мг/кг корму не відрізнялися від контролю (576).

За дії трихотиценового мікотоксину деоксініваленолу (ДОН) спостерігали зміни морфології тонкого кишечника, особливо в дванадцятипалій і порожній кишці, де ворсинки були коротшими і тоншими. Додавання культури еубактерій до ДОН-забруднених кормів ефективно пом'якшило патологічні зміни будови кишечника бройлерів, і привели до вирівнювання довжини його ворсинок з птицею контрольної групи (Awad et al., 2011).

Про зменшення площі слизової оболонки, зменшення глибини крипт, висоти ворсинок і довжини дванадцятипалої кишки курчат-бройлерів, що відбувається на тлі зменшення маси тіла за дії теплового стресу (Marchini et al., 2011).

Про більшу висоту ворсинок і глибину крипт кишечника курчат-бройлерів, в яких за використання гумінової кислоти в якості кормової добавки збільшилася маса тіла, повідомляють Seyed Mozafar et al. (Mozafar et al., 2012).

Отже, існують суттєві відмінності у макро- і мікроскопічній організації кишечника сільськогосподарської птиці різних порід і стану продуктивності. Такі особливості його будови мають не завжди однотипний характер, що

утруднює інтерпретацію одержаних даних і свідчить про актуальність пошуку надійних морфологічних маркерів високої продуктивності, що дозволить підвищити ефективність селекційної роботи, оцінки стану апарату травлення і складу раціону живлення.

2. ВПЛИВ ГЕЛІОГЕОМАГНІТНИХ ФАКТОРІВ НА ЖИВІ ОРГАНІЗМИ

Проблема впливу геліогеомагнітних факторів на живі організми набула визнання лише в кінці 20 століття (Хабарова, 2002). Тільки зараз, коли інструментальне забезпечення наблизилося до рівня складності проблеми, з'явилась можливість в автоматичному режимі визначати параметри «космічної погоди», а завдяки математичним методам і сучасній обчислювальній техніці дослідники отримали змогу виділяти «приховані» періоди з великого масиву даних (Мартынюк, 2004).

Результати низки різноманітних досліджень впливу космофізичних флуктуацій на біологічні об'єкти привели до визнання факту, що варіації сонячної активності відбиваються на майже всіх відомих біологічних процесах, що протікають в живих організмах (Белишева и др., 1999; Витинский, 1973; Владимирский и др., 2000; Гневывшев, 1978; Рапапорт и др., 2011; Бреус и др., 2002; Чижевский, 1973). Загально прийнятою є думка, що ланкою між геліогеомагнітною активністю і функціональним станом організму є варіації електромагнітних полів Землі, що мають широкий діапазон амплітуд і частот (Алякринский и др., 1985; Белишева и др., 1999; Дубров, 1974; Моисеева и др., 1986; Моисеева и др., 1986; Темурьянц и др., 1992).

Враховуючи біоенергоінформаційне значення електромагнітного поля, його зміни можуть впливати на функціональний стан організму, діючи на його рецептори, активність ферментів, іонних каналів, швидкість біохімічних реакцій, мембрани клітин, експресію генів, збудливість нейронів тощо

(Данилов и др., 1971; Дубров, 1974; Шноль и др., 2000; Моисеева, 1981; Семененя, 2004; Агаджанян и др., 2003).

Установлено негативний вплив змін великої амплітуди геомагнітної активності на ембріогенез організму (Копанев и др., 1979). У гіпогеомагнітних умовах в ембріонів амфібій зменшується метаболізм моноамінів, у мишей – рухова активність (Семененя, 2004), у курей припиняється яйцекладка (Головин и др., 2002), порушується розвиток ембріонів, в яких визначаються дистрофічні зміни внутрішніх органів (Казначеев, 1985), у комах і птахів порушується орієнтація (Ашофф, 1984).

Узгодження палітри біологічних процесів з періодами дії геліогеомагнітних індексів дозволило встановити синхронізуючий вплив зовнішніх факторів на біологічні ритми (Макарова и др., 1981; Романов, 1980).

На основі експериментальних досліджень з'явилась концепція про інформаційну роль електромагнітних полів у біосфері. Було сформульовано принципово важливі постулати: природні і штучні електромагнітні поля чинять вплив на біологічні процеси; електромагнітні поля живих організмів беруть участь у регуляції біологічних процесів і комунікацій між організмами (Мартынюк и др., 2009). У цілій низці робіт було виявлено зв'язок між варіаціями геомагнітного поля і різноманітними параметрами біоритмів (Агулова и др., 1995; Григорьев и др., 2003; Заславская, 1997; Казначеев и др., 1985; Ковальчук, 1974; Мартынюк и др., 2001; Афанасьев и др., 2006; Газдиев и др., 2005; Романов, 1980; Delgado, 1985; Wever, 1973).

У широкому спектрі навколдобових ритмів параметрів активності організму завжди є періоди, що не випадково співпадають з періодами варіацій геомагнітного поля, що визначаються у вигляді індексів. У геліогеофізичних і фізіологічних даних найбільш часто зустрічаються такі періоди: 2,6-3,0, 5,4-8,2, 8,6-10,0, 14,0-16,8, 18,0-20,0, 26,2-28,0 діб (Григорьев и др., 2003; Григорьев и др., 2004).

Вплив магнітного поля не лише змінює, але й нівелює відмінності показників часової організації фізіологічних процесів, що вказує на їх суттєвий синхронізуючий вплив (Мартынюк и др., 2007).

Для оцінки геліогеомагнітної активності використовують низку параметрів, першим серед яких було число Вольфа, що відображує кількість і площу плям на Сонці (магнітних полів на його поверхні, що мають меншу температуру, ніж речовина навколо) (Макарова и др., 1991).

Зараз використовують більш точні індекси, такі як ($F_{10,7}$), Кр- і Ар-індекси, потік нейтронів тощо. Величина потоку радіовипромінювання Сонця на хвилі 10,7 см ($F_{10,7}$) тісно пов'язана з електромагнітним випромінюванням Сонця, є його основним індикатором активності (Альперт, 1972; Куклин, 1984).

Стан магнітосфери – магнітного поля Землі описує низка показників – індексів (близько 100), що розраховують на підставі визначення показників геомагнітного поля за допомоги мережі наземних станцій (більше 200) (502), серед яких найбільш часто в медико-біологічних дослідженнях використовують Кр- і Ар-індекси (Владимирский и др., 2000; Жвирблис, 1989; Мартынюк и др., 2007). Кр-індекс представляє собою планетарну середньодобову еквівалентну амплітуду збурення геомагнітного поля для середніх широт і є показником мінливості магнітного поля. Ар-індекс є денним середнім амплітуди збурень геомагнітного поля, фізичним значенням якого є ефективні варіації напруженості геомагнітного поля. Кр- і Ар-індекси, що отримані на різних магнітних станціях Землі, усереднюють і отримують глобальні планетарні Кр- і Ар-індекси (Макарова, 1991). Потік нейтронів оцінює вплив корпускулярного випромінювання на живі організми, який визначається нейтронними моніторами мережі наземних станцій (більше 50). Монітори реєструють нейтрони, що утворюються в високих шарах атмосфери за взаємодії з її атомами космічних променів, що надходять до Землі від інших галактик і Сонця (Дорман, 1971; Иванов-Холодный, 2000).

Отже, циклічні зміни сонячної активності чинять вплив на електромагнітне поле Землі і є важливим абіотичним фактором довкілля. Завдяки розвитку математичної обробки великих масивів даних, автоматичній інструментальній реєстрації активності геліогеофізичних чинників експериментальне виявлення впливу слабких електромагнітних полів на живі організми є одним з найбільш важливих досягнень сучасної біології. Найбільша кількість кореляцій фізіологічних процесів з геофізичною активністю виявлена за використання геліогеомагнітних індексів. Біологічне значення сонячного випромінювання, циклічних змін геомагнітного поля полягає в корекції біологічних ритмів живих організмів. Інформація стосовно впливу геліогеомагнітних факторів на функціональний стан ендокринного апарату кишечника птиці, закономірності його часової організації відсутня, тому дослідження наявності таких зв'язків є актуальним.

3. ВПЛИВ РЕЧОВИН ГУМІНОВОЇ ПРИРОДИ НА ОРГАНІЗМ ТВАРИН

У сучасному тваринництві йде постійний пошук нових препаратів, що підвищують продуктивність і неспецифічний імунітет організму до дії несприятливих факторів довкілля. Особливо актуальною постає ця проблема на тлі широкого і неконтрольного використання антибіотиків, використання яких часто є небезпечним (Maiolino et al., 1992). Одним з таких засобів можуть бути препарати і кормові добавки гумінової природи (Степченко, 2005).

Гумінові речовини є природними органічними сполуками, що утворилися в результаті перетворення лігніну рослин у торфі і ґрунті (Горовая и др.; Орлов, 1990; Shulten et al., 1993). Вони мають вигляд дрібнодисперсного порошку темно-коричневого кольору без запаху і смаку, який одержують із торфу шляхом лужної екстракції (Горовая и др., 1995). За хімічним складом біологічно активні речовини гумінової природи є високомолекулярними поліфункціональними сполуками гумінових і

фульвокислот, що утворюють складний комплекс функціональних груп аліциклическої, гетероциклическої, ароматичної і гідроароматичної природи, що й визначає широкий спектр біологічної дії (Бузлама и др., 2008). Біологічна активність гумінових речовин пов'язана з сорбційними, дезінтоксикаційними, імуномодулюючими властивостями. Унікальною властивістю гумінових речовин є їх індіферентність до нормальних фізіологічних процесів організму і ефективна корегуюча дія за їх відхилення (Nurmi et al., 2002; Ziechmann, 2004) Препарати мають виражені ріст стимулюючі, антибактеріальні, адаптогенні і антиоксидантні властивості (Томсон и др., 2011; Бучко и др., 2011; Vanaszkievicz et al., 1994). За результатами дослідів із визначення хронічної і гострої токсичності встановлена їх нешкідливість (Соколова и др., 1983). Гумінові кислоти активізують ферментні системи синтезу нуклеїнових кислот, клітинний поділ і метаболізм в інтерфазних клітинах (Наумова и др., 1983).

Будучи складними сполуками, вони здатні іммобілізувати речовини неорганічної і органічної природи, проявляючи властивості хелатних лігандів і вступаючи в процеси комплексоутворення (Томсон, 2011; Steinberg, 2003). Дані літератури свідчать про поліфункціональний вплив кормових добавок гумінової природи на організм сільськогосподарської птиці (Islam et al., 2005).

Механізм дії гумінових речовин пов'язаний з їх дією на системи, що підвищують неспецифічну резистентність організму. За їх застосування підвищується фагоцитарна і лізоцимна активність, вміст загального білка і γ -глобулінів у сироватці крові, глікогену у печінці, нормалізується активність ферментів білкового обміну (Бойко и др., 1998; Грибан и др., 2014; Степченко, 2005, 2011; Сухіна, 2005).

На високу ефективність використання препаратів і кормових добавок на основі гумінових речовин з метою підвищення продуктивності і неспецифічного імунітету організму сільськогосподарських тварин вказує

низка дослідників (Бучко и др., 2014; Гаращук и др., 2010; Кравців и др., 2008; Степченко, 2001, 2006, 2013; Швецова и др., 2014; Kuhnert et al., 1989).

У тваринництві використовується кілька гумінових препаратів: гумат натрію (гумінат), гідрогумат, оксигумат, нітрогумат амонію, гумівал, лігфол. Вони мають подібний, але ж все-таки різний склад, силу і спектр дії, тому вплив кожного на організм потребує досліджень (Грибан и др., 2014, 2016; Steinberg, 2003).

За результатами лабораторних і виробничих досліджень встановлено рістстимулюючий вплив гумінових речовин на індичат (Чалый, 1984), каченят (Демина, 1977), курчат (Михайленко и др., 2016; Демина и др., 1977; Жорина, 1999), страусів (Степченко и др., 2011, 2014). За їх використання підвищується яйценосність курей і індичок (Скорик, 2006, Чалый, 1984), збереженість молодняку птиці (Бойко и др., 1998).

Одним з нових препаратів гумінової природи є гумілід (ТУ У 15.7-00493675-004:2009), який отримують шляхом двоступеневого кислотнолужного гідролізу торфу.

Гумілід має стимулюючу дію на білоксинтетичну функцію печінки і кровотворну функцію червоного кісткового мозку (Михайленко и др., 2016; Грибан и др., 2014, 2016; Бучко и др., 2013), фагоцитарну активність нейтрофільних лейкоцитів, збільшує вміст еритроцитів і гемоглобіну (Бучко, 2012; Степченко, 2013; Бучко и др., 2013; Коретчук, 2014). За використання гуміліду встановлено стимуляцію системи антиоксидантного захисту (Бучко и др., 2014), утворення циркулюючих імунних комплексів у плазмі крові (Степченко и др., 2012).

Таким чином, біологічно активні речовини гумінової природи мають унікальні властивості, що використовується в птахівництві завдяки рістстимулюючим, адаптогенним і антитоксичним якостям.

МЕТОДОЛОГІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ

Досліди проведено на свійських гусях (*Anser anser*) великої сірої, білої італійської, горьківської порід і породи легарт. Утримання гусей та маніпуляції з ними виконували відповідно до «Загальних етичних принципів експериментів на тваринах», ухвалених Першим національним конгресом з біоетики (Київ, 2001 р.) і Закону України № 692 «Про захист тварин від жорсткого поводження» (3447-IV) від 21.02.2006 р. Виведення тварин з експерименту здійснювали шляхом евтаназії за допомогою поступового передозування ефіру для наркозу (Коцюмбас та ін., 2006). Годівлю гусей здійснювали комбікормом згідно ДСТУ 4120-2002. Усього для морфологічних досліджень було використано 132 гол. гусей різного віку.

Дослідження динаміки макро- і мікроскопічних змін будови кишечника в постнатальному періоді онтогенезу здійснювали на матеріалі, відібраному від гусей великої сірої породи 1-, 3-, 7-, 14-, 21-добового, 1-, 2-, 6-, 8-місячного та 1-, 2-, 3-, 5-річного віку.

З'ясування особливостей будови кишечника гусей середнього і важкого класу виконано на молодняку 6-місячного віку горьківської породи і породи легарт.

Установлення впливу кормової добавки гумілід на інтенсивність росту і особливості будови кишечника здійснювали на гусях білої італійської породи. Для цього кормову добавку згодовували з комбікормом у дозі 30 мг/кг маси тіла з 6- до 40-добового віку. Матеріал для морфологічних досліджень відібрано від гусей контрольної і дослідної груп 60-добового віку.

Для детального визначення топографії ендокриноцитів у складі епітелію слизової оболонки кишечника матеріал відбирали від гусей великої

сірої породи 1,5-річного віку із трьох ділянок кожної кишки – проксимальної, середньої і дистальної третини.

Дослідження впливу кормової депривації на вміст ендокриноцитів кишечника виконано на гусях 8-місячного віку великої сірої породи. Перед дослідом птицю останній раз годували ввечері, з ранку впродовж дня вона отримувала лише воду. Забій гусей здійснювали через кожні 2 години у 5 серій по 3 голови, починаючи з 8 години ранку.

Дослідження з наявності кореляційних зв'язків між морфометричними показниками мікроструктур дивертикулу Меккеля (ДМ) кишечника здійснювали на гусях великої сірої породи 1-, 3-, 7-, 21-добового, 1-, 2-, 3-, 6-, 8-місячного, а також 1-річного віку. Імуногістохімічні дослідження кластерів лімфоцитів здійснювали на гістологічних зрізах методом непрямой імунофлюоресценції за Кунсом (Кононский, 1976) з використанням мишачих моноклональних антитіл, помічених флюоресцеїнізотіоціанатом (ФІТЦ). За допомогою люмінесцентного мікроскопа XSP-139A-TP на гістологічних препаратах визначали вміст субпопуляцій лімфоцитів; їх розміщення і кількість, підраховували в межах стандартної площі 1 мм². У дослідженні кореляційних зв'язків між показниками дивертикулу Меккеля гусей було використано дані морфометричних параметрів, отриманих разом з О. В. Биркою і В.С. Биркою (Бирка О. В. та ін., 2008, 2010, 2011; Бырка Е.В. и др., 2011).

Експеримент з визначення впливу геліогеомагнітних факторів на вміст ендокриноцитів кишечника виконано на гусях великої сірої породи. Матеріал для мікроскопічних досліджень відбирали через день вранці від птиці 35-, 37-, 39-, 41-, 43-, 45-, 47-, 49- і 51-добового віку. Серед параметрів геліогеомагнітної активності було обрано середньодобові показники, які найчастіше використовують у хронобіологічних дослідженнях і які відповідали кожній добі вирощування гусей: планетарна середньодобова амплітуда варіацій магнітного поля Землі – геомагнітна активність по Ар- і

Кр-індексам; виправлене за атмосферним тиском космічне випромінювання – потік нейтронів; радіовипромінювання Сонця довжиною хвилі 10,7 см ($F_{10,7}$).

Для вивчення структури отриманих часових рядів показників вмісту ендокриноцитів і активності космофізичних факторів застосовували аналіз часових рядів, що дозволило побудувати математичну модель досліджуваних явищ, виділити їх основні тенденції та періодичні фактори. Часові ряди аналізували методом найменших квадратів у модифікації Гетьманця О.М. (Гетманец и др., 2010). Для всіх рядів знаходили максимальні показники амплітуди, відповідні періоди і початкові фази. Отримані дані періодичних компонент часових рядів добових показників кількості ендокриноцитів і геліогеофізичних факторів порівнювали між собою з метою знаходження коефіцієнтів кореляції і часу запізнення між «сигналом» і «відгуком». Цифровий матеріал обробляли згідно з методами варіаційної статистики з використанням t-критерію Стьюдента та двофакторного дисперсійного аналізу за допомогою програми *Microsoft Excel* з підключенням статистичних модулів з використанням програмного середовища комп'ютерних обчислень *Maple-12*.

Для гістологічних досліджень від 3-5 голів гусей кожного віку і породи відбирали кусочок середньої ділянки 5 кишок – дванадцятипалої, порожньої, клубової, сліпих і прямої, які фіксували у 10 % розчині нейтрального формаліну і заливали в парафін (патент України на корисну модель № 56832) (Куш та ін., 2010).

Для виготовлення оглядових препаратів гістологічні зрізи забарвлювали гематоксиліном і еозином, азур II – еозином, для виявлення стромальних структур – анілін-блау-оранжем за Малорі (180, 194). Методом Грімеліуса в аргірофільній реакції виявляли загальну популяцію ендокриноцитів (Саркисов и др., 1996). Методом Масона-Гамперля в модифікації I. Singh в аргентафінній реакції ідентифікували ентерохромафінні (Ec-) клітини (Singh, 1964). Під час виконання досліджень для кращої візуалізації ендокринних клітин застосовували додаткове

збарвлення гістологічних зрізів 1% спиртовим розчином метиленового синього (Куц та ін., 2011, 2012, 2013).

Визначення морфометричних параметрів мікроструктур кишечника – товщини оболонок та їх шарів, висоти і ширини ворсинок, глибини і ширини крипт здійснювали на поперечних зрізах кишок за допомогою окулярної сітки мокулярного мікрометра *MOB-1-15x*, а також програми *Image Tools 3,6* (Автандилов, 1990). Площу поверхні ворсинок обчислювали за Iji P.A. et al. (Iji et al., 2001), визначаючи їх висоту і ширину, щільність ворсинок і крипт – з наступним перерахунком на довжину 1 мм слизової оболонки (Автандилов, 1990). Площу всмоктувальної поверхні слизової оболонки кишок встановлювали за Kisielinski K. et al., 2002, визначаючи ширину і висоту ворсинок і ширину крипт. Кількість і площу вузлів нервових сплетень визначали з наступним перерахунком на 1 мм² площі м'язової і слизової оболонки відповідно, кількість ендокриноцитів – на 1 мм² площі слизової оболонки кишки (Автандилов, 1990; Горальський та ін., 2005).

Показники морфологічних структур кишечника дорослої птиці, з якими порівнювали показники гусенят і молодняку, визначали як середнє арифметичне відповідних показників кишок гусей 1-, 2-, 3- і 5-річного віку. В усіх випадках під час характеристики змін морфометричних показників їх величину порівнювали з даними попереднього віку, якщо інше не було вказано.

Одержані цифрові дані досліджуваних показників обробляли методом варіаційної статистики. Визначали середню арифметичну (M), статистичну похибку середньоарифметичного (m), середньоквадратичне відхилення (σ). Вірогідність різниці між середнім арифметичним двох варіаційних рядів визначали за критерієм достовірності (td) і за таблицями Стьюдента. Різницю між двома величинами вважали вірогідною при * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$. Середні значення трьох та більше груп цифрових даних порівнювали за допомоги дисперсійного аналізу з визначенням критерію Фішера. При цьому для перевірки відповідності розподілу значень

досліджуваних макро- і мікроскопічних параметрів часових вибірок нормальному закону розподілу визначали критерій Пірсона χ^2 (Гмурман, 2004). Кореляційний аналіз досліджуваних показників виконували за допомогою пакета *Аналіз даних* програми *Microsoft Excel*. Показник кореляції (r) інтерпретували в такий спосіб: до 0,2 – дуже слабка, від 0,2 до 0,5 – слабка, від 0,5 до 0,7 – середня, від 0,7 до 0,9 – висока і більше 0,9 – дуже висока (Зубрицкий, 1982).

Результати досліджень протоколювали і документували методом фотографування цифровою камерою-окуляром для мікроскопа *Tourcam*.

4. ВІКОВІ ЗМІНИ МАСИ ТІЛА І МАКРОСКОПІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ

Для гусей, порівняно з іншими видами свійських птахів, характерні: висока життєздатність, інтенсивний ріст молодняку, споживання зеленого та іншого дешевого корму, невелика потреба у тваринному білку, невимогливість до приміщень тощо (Богенфюрст, 2001). У зв'язку з цим, їх розведення і вирощування для отримання м'яса є економічно вигідним. Серед наявного породного масиву гусей в Україні найбільшу частку – 33,1% складає велика сіра порода. Цю породу було виведено в Українській науково-дослідній станції у 1939 р. на основі роменської і тулузьської порід (Хвостик, 2008).

Важливою фізіологічною особливістю гусей є здатність використовувати клітковину рослин. Завдяки ферментативній активності мікроорганізмів і найпростіших сліпих кишок, їх кишечник здатний перетравлювати клітковину деяких кормів навіть у більшому ступені, ніж у жуйних тварин (Ульянова, 1949).

Відомо, що гусей відносять до видів сільськогосподарської птиці з найбільш високою швидкістю росту (Лютиц, 1982). За перші два місяці життя маса їх тіла збільшується у 40-50 разів, в той час як у великої рогатої худоби лише в 1,9 раза, у свиней – в 10,8 раза (Гадючко и др., 2006; Дерев'янка, 2008).

За даними наших досліджень абсолютна маса тіла гусей великої сірої породи збільшується до 2-річного віку. Порівнюючи з такою добових гусей вона збільшується у 65,7 раза у гусей старших 2-х років цей показник зменшувався. Збільшення абсолютної маси тіла відбувалось нерівномірно. Найбільш інтенсивно цей показник збільшувався впродовж першого місяця життя птиці (26,4 раза, $p \leq 0,001$) (табл. 1).

Показники маси тіла гусей великої сірої породи 1-добового – 5-річного віку, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Маса тіла, г
1 доба	82,2±1,5
3 доби	144,5±3,3***
7 діб	310,3±12,6***
14 діб	730,0±20,8***
21 доба	1466,7±12,0***
1 міс.	2165,0±33,3***
2 міс.	3846,7±89,7***
6 міс.	4120,0±70,3*
8 міс.	4780,0±205,3
1 р.	5400,0±11,6*
2 р.	5500,0±251,7
3 р.	5066,7±66,8
5 р.	4966,7±101,4

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Найбільш інтенсивно збільшення маси тіла гусей відбувалося впродовж першого місяця життя, коли вона зросла з 82,2±1,5 до 2165,0±33,3 г, тобто у 26,4 раза ($p \leq 0,001$).

За другий місяць абсолютна маса збільшилась у 1,8 раза ($p \leq 0,001$), у період з другого до шостого місяця – у 1,1 раза ($p \leq 0,05$), з шостого до восьмого – у 1,2 раза і до 1-річного віку – у 1,1 раза ($p \leq 0,05$). У птиці віком від 1 до 2 років маса тіла збільшувалась незначно: з 5400,0±11,6 до 5500,0±251,7 г, а в старшій вона була меншою і визначалась в межах 5066,7±66,8 – 4966,7±101,4 г. Впродовж першого місяця життя птиці абсолютна маса її тіла теж збільшується неоднаково. З кожним тижнем

приріст маси тіла був меншим. За перший тиждень вона була більшою у 3,8, за другий – 2,4, третій – 2,0 і четвертий – у 1,5 раза (усі показники $p \leq 0,001$). Одержані нами з цього питання дані узгоджуються з результатами інших дослідників, які повідомляють, що найбільш інтенсивний ріст різних видів сільськогосподарської птиці відбувається впродовж перших двох тижнів її життя (Зедгенизова, 1999; Ижбулатова, 2005; Кулешов, 2010).

На тлі росту абсолютної маси тіла гусей до 2-річного віку, абсолютна маса кишечника збільшувалася до 2-місячного віку, відповідно з $4,7 \pm 0,9$ г до $176,0 \pm 17,2$ г (табл. 2).

У птиці старшого віку цей показник був меншим і коливався в межах від $140,9 \pm 12,4$ г у 6-місячних до $121,1 \pm 4,3$ г у 5-річних гусей. Причому збільшення і зменшення абсолютної маси кишечника відбувалось з неоднаковою інтенсивністю.

Як і збільшення маси тіла, найбільш інтенсивно ріст абсолютної маси кишечника відбувався впродовж першого місяця вирощування, коли вона збільшилась у 28,3 раза ($p \leq 0,001$). Впродовж другого місяця життя птиці абсолютна маса кишечника збільшилась у 1,3 раза ($p > 0,05$). Таким чином, на тлі збільшення маси тіла у 26,4 раза ($p \leq 0,001$) за перший місяць життя маса кишечника збільшилась у 28,3 раза ($p \leq 0,001$), що підтверджує інформацію інших дослідників (478, 494, 548, 605) стосовно випереджуючого росту кишечника на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу птиці.

Відносна маса кишечника гусей найбільшою була у період з 3-добового до 14-добового віку і становила 8,6-9,8 %. До 1-річного віку вона поступово зменшувалася і у 1-5-річної птиці реєструвалася в межах $2,4 \pm 0,1$ – $2,7 \pm 0,2$ %. Одержані нами дані узгоджуються з інформацією Kenyon B. P. et al., 2004 стосовно зменшення на 38 % абсолютної маси тонкого відділу кишечника качок на 6 тижні постнатального періоду онтогенезу порівняно з таким показником птиці 5-тижневого віку. Про максимальне значення відносної маси тонкого відділу кишечника гусей у 14-добовому віці з наступним зменшенням у старшої птиці повідомляють (Liu et al., 2010).

Показники маси кишечника гусей 1-добового – 5-річного віку, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Абсолютна маса, г	Відносна маса, %
1 доба	4,7±0,9	5,7±1,0
3 доби	14,1±0,6***	9,8±0,7**
7 діб	26,6±1,5***	8,6±0,4
14 діб	68,9±5,9***	9,4±0,7
21 доба	105,5±9,1*	7,2±0,7*
1 міс.	133,0±12,3	6,1±0,5
2 міс.	176,0±17,2	4,6±0,3*
6 міс.	140,9±12,4	3,4±0,3*
8 міс.	128,4±3,0	3,0±0,5
1 р.	128,0±3,5	2,37±0,1
2 р.	137,8±2,3	2,5±0,2
3 р.	138,1±3,9	2,7±0,2
5 р.	121,1±4,3	2,4±0,3

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Із збільшенням віку гусей змінювалася і довжина їх кишечника (рис. 1). Збільшення довжини кишечника зареєстровано у птиці віком від однієї доби до 6 місяців. За цей період життя птиці названий показник збільшився у 4,2 раза – з $72,1 \pm 4,5$ до $301,4 \pm 5,7$ см ($p \leq 0,001$) (табл. 3).

Найбільш інтенсивно ріст кишечника у довжину відбувався впродовж першого місяця життя. У цей період найбільшу швидкість росту спостерігали впродовж першого тижня, коли його довжина збільшилась у 2,1 раза ($p \leq 0,001$). Впродовж другого і третього тижнів швидкість росту кишечника у довжину була приблизно однаковою, вона збільшувалася в 1,3 раза ($p \leq 0,001$).

За перший місяць довжина кишечника збільшилась у 3,7 раза ($p \leq 0,001$), за другий – у 1,1 раза.

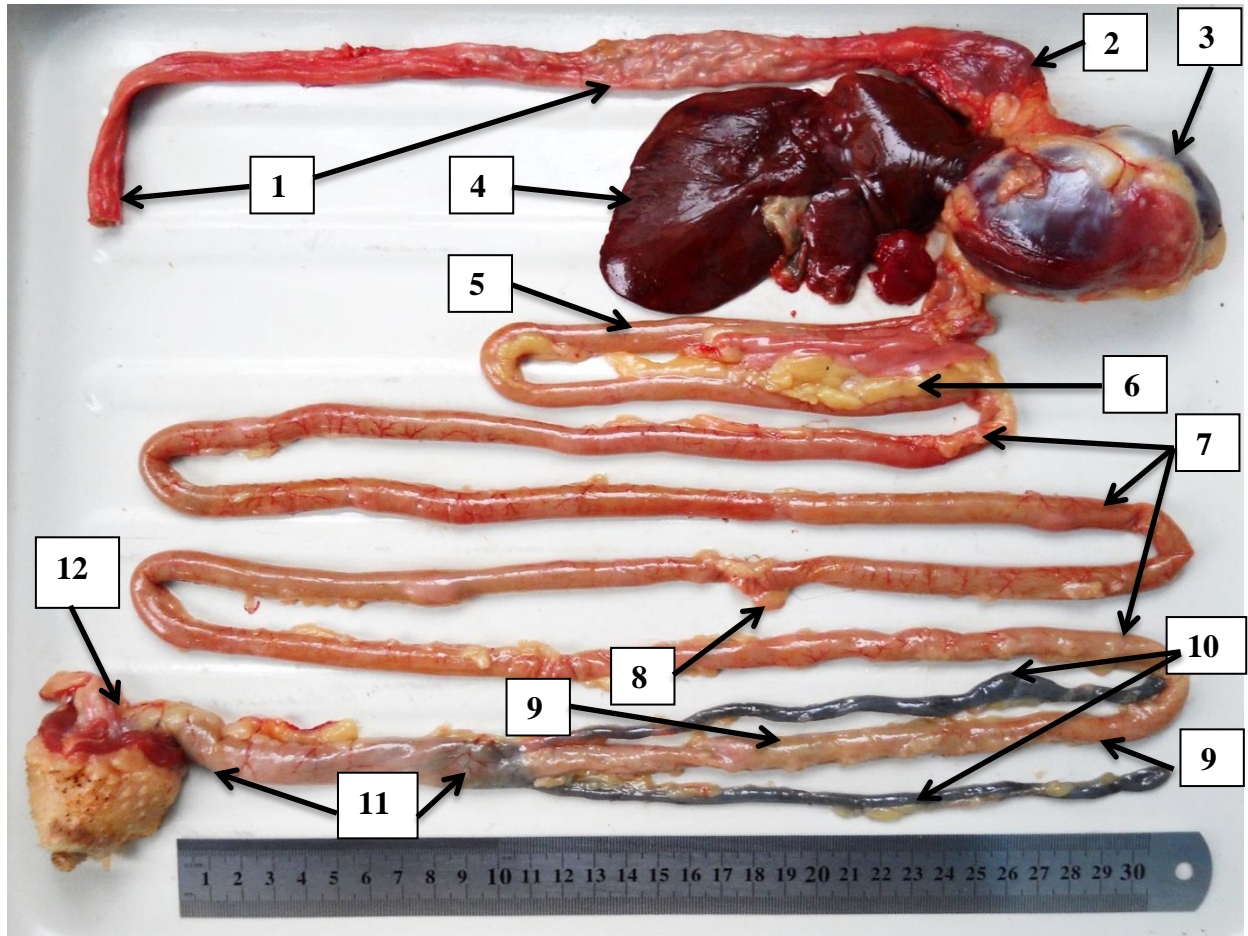


Рис. 1. Органи травного апарату гуся 8-місячного віку. Позначення: 1 – стравохід; 2 – залозистий відділ шлунка; 3 – м'язовий відділ шлунка; 4 – печінка; 5 – дванадцятипала кишка; 6 – підшлункова залоза; 7 – порожня кишка; 8 – дивертикул Меккеля; 9 – клубова кишка; 10 – сліпі кишки; 11 – пряма кишка; 12 – клоака.

Із віком гусей змінювалася і довжина їх кишечника. На відміну від збільшення абсолютної маси до 2-місячного віку, його ріст у довжину відбувався впродовж більш тривалого строку – до 6-місячного віку птиці (табл. 3). За цей період життя птиці довжина кишечника збільшилась у 4,2 раза ($p \leq 0,001$) – з $72,1 \pm 4,5$ до $301,4 \pm 5,7$ см. При цьому, як і в випадку з значеннями абсолютної маси тіла і кишечника гусей, найбільш інтенсивно його ріст у довжину відбувався впродовж першого місяця життя. За цей

місяць довжина кишечника збільшилась у 3,7 раза ($p \leq 0,001$), за другий місяць – у 1,1 раза ($p > 0,05$). У птиці 1-5-річного віку довжина кишечника коливалась в межах $275,7 \pm 2,4$ – $288,0 \pm 10,7$ см. Впродовж першого місяця постнатального періоду онтогенезу найбільш інтенсивно ріст кишечника в довжину відбувався впродовж першого тижня. При цьому швидкість росту його тонкого відділу (у 2,1 раза) була дещо більшою ($p > 0,05$), ніж товстого (у 2,1 раза), що узгоджується з інформацією Sklan, 2001.

Слід відмітити, що інтенсивність збільшення маси кишечника випереджує таку його довжини. Так, за перші 14 діб життя маса кишечника гусей збільшилась у 14,7 раза ($p \leq 0,001$), а його довжина – у 2,7 раза ($p \leq 0,001$), що погоджується з відповідною інформацією стосовно росту кишечника курей (Uni et al., 1999). Більш інтенсивне збільшення маси органа пояснюється потовщенням його стінки (Воронов и др., 1969).

У гусей різного віку довжина тонкого і товстого відділів кишечника гусей була неоднаковою. З віком відносна довжина тонкого відділу кишечника зменшувалась, а товстого – збільшувалась. Найбільші значення відносної довжини тонкого відділу кишечника – 79,2 – 81,7 % встановлено у птиці 1-добового – 1-місячного віку. У гусей 6-місячного – 5-річного віку цей показник був меншим і коливався в межах 76,2 – 77,6 %. Відповідне збільшення відносної довжини товстого відділу кишечника птиці (з 18,3 – 20,8 % до 22,5 – 23,9 %) відбулося у період до 2-місячного віку за рахунок більш інтенсивного росту сліпих кишок і зменшення абсолютної довжини тонкого відділу.

Випереджаючий ріст товстого кишечника пов'язаний з довжиною сліпих кишок, в яких відбувається обробка клітковини ферментами мікроорганізмів (Богенфюрст, 2001; Сниткин, 2005; Redig, 1989).

У той же час у курей, що характеризуються низьким показником перетравлення клітковини, відносна маса товстого кишечника максимальну величину має в 1-добовому віці, а мінімальну – в 150-добовому віці (Трифонов и др., 2010).

Ріст окремих кишок гусей відбувався нерівномірно, про що свідчать показники їх абсолютної і відносної довжини. Максимального значення абсолютна довжина дванадцятипалої кишки досягала у гусей 2-місячного віку ($39,3 \pm 1,3$ см), порожньої – 1-6-місячного ($159,0 \pm 2,1$ – $165,6 \pm 8,0$ см), клубової і сліпих – 6-місячного ($33,8 \pm 0,8$ і $55,1 \pm 1,1$ см), прямої – 2-місячного – 5-річного ($13,0 \pm 0,5$ – $13,7 \pm 2,2$ см).

Таблиця 3.

Показники довжини відділів кишечнику гусей 1-добового – 5-річного віку, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Загальна довжина кишечнику, см	Довжина тонкого відділу, см	Довжина товстого відділу, см	Відносна довжина тонкого відділу, %
1 доба	$72,1 \pm 4,5$	$58,1 \pm 4,2$	$14,0 \pm 0,3$	80,6
3 доби	$110,9 \pm 0,9^{***}$	$90,6 \pm 0,4^{***}$	$20,3 \pm 0,7^{***}$	81,7
7 діб	$153,3 \pm 4,8^{***}$	$124,4 \pm 4,5^{***}$	$28,9 \pm 0,3^{***}$	81,2
14 діб	$192,5 \pm 2,2^{***}$	$157,3 \pm 3,2^{***}$	$35,2 \pm 1,2^{***}$	81,7
21 доба	$252,6 \pm 10,1^{***}$	$200,1 \pm 4,5^{***}$	$52,5 \pm 5,8^*$	79,2
1 міс.	$268,9 \pm 7,8$	$216,3 \pm 5,4$	$52,5 \pm 2,5$	80,5
2 міс.	$297,7 \pm 12,7$	$232,4 \pm 10,0$	$65,3 \pm 3,3^*$	78,06
6 міс.	$301,4 \pm 5,65^*$	$233,1 \pm 3,1$	$68,3 \pm 0,3$	77,4
8 міс.	$258,7 \pm 3,7^*$	$200,5 \pm 2,8^{***}$	$58,2 \pm 1,2^{***}$	77,5
1 р.	$275,7 \pm 2,4$	$211,0 \pm 1,9^*$	$64,5 \pm 0,7$	76,6
2 р.	$281,2 \pm 13,7$	$214,17 \pm 13,5$	$67,0 \pm 5,3^*$	76,1
3 р.	$288,0 \pm 10,7$	$223,3 \pm 9,2$	$64,7 \pm 4,7$	77,6
5 р.	$273,6 \pm 9,4$	$209,3 \pm 3,5$	$64,2 \pm 3,8$	76,5

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Про асинхронний характер росту органів апарату травлення вказують і інші дослідники (Исаенков и др., 2010; Зедгенизова и др., 1999; Стрижикова, 2000; Тельцов и др., 2004; Ткачев и др., 2007).

У 1-добовому віці абсолютна довжина тонкого відділу становила $58,1 \pm 4,2$ см, товстого – $14,0 \pm 0,3$ см. Максимальне значення довжини тонкого відділу кишечника встановлено у 2-6-місячному віці, коли вона дорівнювала $232,4 \pm 10,0$ і $233,1 \pm 3,1$ см. У 8-місячних гусей цей показник зменшився до $200,5 \pm 2,8$ см ($p \leq 0,001$) і надалі у 1-5-річній птиці коливався в межах $209,3 \pm 3,5$ – $223,3 \pm 9,2$ см. Найбільш інтенсивно ріст товстого відділу кишечника відбувався до 2-місячного віку, коли його довжина досягла значення $65,3 \pm 3,3$ см. У птиці 8-місячного – 5-річного віку цей показник коливався в межах $58,2 \pm 1,2$ – $67,0 \pm 5,3$ см. Найбільші значення відносної довжини тонкого відділу кишечника встановлено в 1-добовому – 1-місячному віці, яка визначалась в межах 79,2 – 81,7 %. У 2-місячних гусей вона зменшилася до 78,1 % і у птиці 6-місячного – 5-річного віку цей показник був ще меншим і коливався в межах 76,2 – 77,6 %. Відповідно відносна довжина товстого відділу кишечника гусей старших 1-місячного віку порівняно з попереднім віком збільшилася і становила 22,5 – 23,9 %.

Показники довжини дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок представлено у табл. 4.

Як свідчать дані таблиці, абсолютна довжина дванадцятипалої кишки у 1-добових гусей дорівнювала $10,3 \pm 0,4$ см. Надалі вона інтенсивно збільшувалася, сягаючи максимального значення $39,3 \pm 1,3$ см у 2-місячному віці. Довжина дванадцятипалої кишки була більшою відповідно у 3-, 7-, 14-, 21-добовому, 1- і 2-місячному віці на 48,4 % ($p \leq 0,001$); 31,3 % ($p \leq 0,001$); 29,2 % ($p \leq 0,001$); 24,9 % ($p \leq 0,001$); 7,8 і 12,4 %. У старшій птиці значення цього показника коливалося в межах $34,0 \pm 0,7$ – $38,8 \pm 1,9$ см.

Відносна довжина дванадцятипалої кишки від 1-добового до 1-річного віку визначалася в межах 12,7 – 14,3 % (табл. 5). У птиці віком від 2 до 5 років цей показник був меншим і становив 12,2 – 12,5 %.

Абсолютна довжина порожньої кишки у гусей 1-добового віку становила $42,8 \pm 4,3$ см. Поступово її абсолютна довжина збільшувалась, сягаючи максимальних значень у 1-6-місячного віці, коли величина цього показника визначалася в межах $159,0 \pm 2,1$ – $165,6 \pm 8,0$ см. У птиці віком від 8 місяців до 5 років довжина цієї кишки була меншою і коливалася в межах від $141,2 \pm 1,5$ до $160,2 \pm 9,1$ см.

Таблиця 4.

Показники абсолютної довжини тонкого відділу кишечника гусей 1-добового – 5-річного віку, см, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка		
	дванадцятипала	порожня	клубова
1 доба	$10,3 \pm 0,4$	$42,8 \pm 4,3$	$5,0 \pm 0,2$
3 доби	$15,3 \pm 0,7^{***}$	$67,8 \pm 0,8^{***}$	$7,5 \pm 0,3^{***}$
7 діб	$20,1 \pm 0,4^{***}$	$93,2 \pm 4,7^{***}$	$11,1 \pm 0,1$
14 діб	$26,0 \pm 0,15^{***}$	$117,0 \pm 3,8^{**}$	$14,3 \pm 0,6^{***}$
21 доба	$32,5 \pm 1,0^{***}$	$147,2 \pm 3,4^{***}$	$20,5 \pm 2,5^*$
1 міс.	$35,0 \pm 2,5$	$159,0 \pm 2,1^*$	$22,4 \pm 1,6$
2 міс.	$39,3 \pm 1,3$	$165,6 \pm 8,0$	$27,4 \pm 0,8^*$
6 міс.	$38,1 \pm 1,18$	$161,3 \pm 3,8$	$33,8 \pm 0,8^{***}$
8 міс.	$34,7 \pm 0,3^*$	$141,2 \pm 1,5^{**}$	$24,6 \pm 1,0^{***}$
1 р.	$38,8 \pm 1,9$	$150,7 \pm 1,7^{**}$	$21,5 \pm 1,0$
2 р.	$34,3 \pm 0,3^*$	$152,2 \pm 14,0$	$27,67 \pm 1,4^{**}$
3 р.	$36,0 \pm 0,6^*$	$160,2 \pm 9,1$	$27,2 \pm 2,3$
5 р.	$34,0 \pm 0,7$	$149,3 \pm 4,4$	$26,0 \pm 2,0$

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Відносна довжина порожньої кишки найбільші значення мала у птиці віком від 1-доби до 1-місяця, коливаючись в межах від 59,1 до 61,1 %. У птиці старшого віку – від 2 місяців до 5 років цей показник був меншим і визначався в межах вузького діапазону значень – від 53,5 до 55,6 %.

Абсолютна довжина клубової кишки у 1-добових гусей становила $5,0 \pm 0,2$ см. Її довжина збільшувалася до 6-місячного віку, сягаючи максимального значення $33,8 \pm 0,8$ см. У старшої птиці цей показник визначався в межах $21,5 \pm 1,0$ – $27,7 \pm 1,4$ см.

Таблиця 5.

Показники відносної довжини тонкого відділу кишечника гусей 1-добового – 5-річного віку, %

Вік	Кишка		
	дванадцятипала	порожня	клубова
1 доба	14,3	59,4	6,9
3 доби	13,8	61,1	6,8
7 діб	13,1	60,8	4,9
14 діб	13,5	60,8	7,5
21 доба	12,9	58,3	8,1
1 міс.	13,0	59,1	8,3
2 міс.	13,2	55,6	9,2
6 міс.	12,7	53,5	11,2
8 міс.	13,4	54,6	9,5
1 р.	14,1	54,7	7,8
2 р.	12,2	54,1	9,8
3 р.	12,5	55,6	9,4
5 р.	12,4	54,6	9,5

Відносна довжина клубової кишки у 1-добовому віці становила 6,9 %. У старшої птиці вона збільшувалась і максимального значення набувала у 6-місячному віці, сягаючи величини 11,2 %. Надалі цей показник зменшився і у птиці віком від 8 місяців до 5 років визначався у межах від 7,8 до 9,8 %.

Абсолютна довжина сліпих кишок у гусей 1-добового віку дорівнювала $9,6 \pm 0,2$ см (табл. 6). Найбільш інтенсивно їх довжина збільшувалась до 21-добового віку, сягаючи величини $40,1 \pm 5,0$ см. Найбільшого значення цей показник становив $55,1 \pm 1,1$ см у 6-місячному віці. У птиці віком від 8 місяців до 5 років він коливався від $46,0 \pm 0,9$ до $53,3 \pm 3,1$ см.

Таблиця 6.

Показники абсолютної довжини товстого відділу кишечника гусей 1-добового – 5-річного віку, см, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка		клоака
	сліпі	пряма	
1 доба	$9,6 \pm 0,2$	$3,4 \pm 0,3$	$1,0 \pm 0,1$
3 доби	$14,0 \pm 0,7^{***}$	$4,5 \pm 0,3^*$	$1,8 \pm 0,1^{***}$
7 діб	$20,8 \pm 0,2^{***}$	$6,2 \pm 0,2^{**}$	$1,9 \pm 0,2$
14 діб	$26,3 \pm 1,3^{**}$	$6,8 \pm 0,17$	$2,0 \pm 0,1$
21 доба	$40,1 \pm 5,0^*$	$9,1 \pm 0,8^{**}$	$3,3 \pm 0,1^*$
1 міс.	$41,4 \pm 2,9$	$7,5 \pm 1,2$	$3,7 \pm 0,1^{***}$
2 міс.	$52,3 \pm 2,8^*$	$8,9 \pm 0,5$	$4,1 \pm 0,3$
6 міс.	$55,1 \pm 1,1$	$8,79 \pm 0,3$	$4,3 \pm 0,2$
8 міс.	$46,0 \pm 0,9^{***}$	$7,9 \pm 0,8$	$4,3 \pm 0,2$
1 р.	$51,0 \pm 0,2$	$9,4 \pm 0,9$	$4,4 \pm 0,1$
2 р.	$53,3 \pm 3,1$	$9,4 \pm 1,2$	$4,3 \pm 0,2$
3 р.	$51,3 \pm 3,8$	$8,6 \pm 0,8$	$4,2 \pm 0,1$
5 р.	$51,1 \pm 4,0$	$8,9 \pm 0,3$	$4,3 \pm 0,2$

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Найменшу відносну довжину сліпих кишок встановлено у гусей 1-3-добового віку і дорівнювала 13,4 і 12,6 % (табл. 7). Надалі цей показник поступово збільшувався до 2-місячного віку, сягаючи значення 17,6 % і у птиці віком від 6 місяців до 5 років визначався в межах 17,8 – 19,0 %.

Абсолютна довжина прямої кишки у 1-добових гусей дорівнювала $4,3 \pm 0,3$ см. Найбільш інтенсивно її довжина збільшувалась до 21-добового віку. У 3-, 7-, 14- і 21-добовому віці вона була більшою на 45,9 ($p \leq 0,01$); 27,5 ($p \leq 0,01$); 9,5 і 40,3 % ($p \leq 0,01$). У птиці від 1-місячного до 5-річного віку цей показник коливався від $11,2 \pm 1,2$ до $13,7 \pm 2,2$ см.

Таблиця 7.

**Показники відносної довжини товстого відділу кишечника гусей
1-добового – 5-річного віку, %**

Вік	Кишки		Клоака
	сліпі	пряма	
1 доба	13,4	4,7	1,4
3 доби	12,6	4,1	1,6
7 діб	13,6	4,0	1,2
14 діб	13,7	2,4	1,1
21 доба	15,9	3,6	1,3
1 міс.	15,4	2,8	1,4
2 міс.	17,6	3,0	1,4
6 міс.	18,3	2,9	1,4
8 міс.	17,8	3,1	1,7
1 р.	18,5	3,4	1,6
2 р.	19,0	3,3	1,5
3 р.	17,8	3,0	1,4
5 р.	18,7	3,2	1,6

Найбільше значення відносної довжини прямої кишки встановлено в 1-добовому віці і дорівнювало 4,7 %. До 14-добового віку цей показник зменшувався і у птиці від 21-добового до 5-річного віку коливався в межах вузького діапазону значень: від 2,8 до 3,6 %.

Отже, абсолютна маса і довжина кишечнику гусей великої сірої породи у найбільшій мірі збільшувалась впродовж першого місяця постнатального періоду онтогенезу. За цей період найбільш інтенсивне збільшення цих показників відбувалось впродовж першого тижня. Найбільшу абсолютну масу кишечнику гусей встановлено у 2-місячному, а найбільшу довжину – у 6-місячному віці.

Найбільша відносна маса кишечнику властива гусям у перші два тижні постнатального онтогенезу. До 1-річного віку вона поступово зменшувалась і у 1-5-річної птиці коливалась у вузьких межах. З віком довжина різних кишок збільшувалася асинхронно і показникам дорослої птиці відповідала вже у 1-2-місячному віці.

5. ОСОБЛИВОСТІ МІКРОСКОПІЧНОЇ БУДОВИ КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ

Дослідження морфогенезу кишечнику гусей виконували шляхом визначення динаміки змін морфометричних показників його мікроструктур. Загальною закономірністю динаміки діаметру кишок було його швидке збільшення до певного віку й надалі його коливання навколо середніх показників впродовж наступного періоду життя (табл. 8, 9).

Найменшого значення діаметр кишок мав у гусей 1-добового віку. З віком цей показник швидко збільшувався. Значенням дорослої птиці ($7,3 \pm 0,4$ мм) діаметр дванадцятипалої кишки відповідав у 2-місячному, порожньої ($4,7 \pm 0,4$ мм) – вже у 14-добовому, клубової ($5,6 \pm 0,1$ мм) і сліпих ($3,2 \pm 0,3$ мм) – у 2-місячному, прямої ($10,5 \pm 0,4$) – у 8-місячному віці. Максимального значення ($6,0 \pm 0,2$ мм) діаметр дванадцятипалої кишки досягав у 6-місячному,

порожньої ($6,5\pm 0,4$ мм), клубової ($6,5\pm 0,4$ мм) і прямої ($10,9\pm 0,6$ мм) – у 3-річному, сліпих ($4,2\pm 0,2$ мм) – у 5-річному віці.

Таблиця 8.

Діаметр кишечнику^x гусей, мм, $M\pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	$3,4\pm 0,1$	$1,9\pm 0,0$	$2,3\pm 0,1$	$1,2\pm 0,1$	$2,4\pm 0,1$
3 доби	$5,2\pm 0,5^{**}$	$3,0\pm 0,1^{**}$	$3,7\pm 0,2^{***}$	$1,4\pm 0,1$	$7,7\pm 0,5^{***}$
7 діб	$4,4\pm 0,5$	$3,49\pm 0,2^*$	$3,6\pm 0,1$	$1,6\pm 0,1$	$5,6\pm 0,3^{**}$
14 діб	$5,0\pm 0,2$	$4,7\pm 0,4$	$4,45\pm 0,3^*$	$2,4\pm 0,2^{**}$	$6,95\pm 0,8$
21 доба	$6,5\pm 0,3^{**}$	$5,3\pm 0,2$	$4,87\pm 0,1$	$2,9\pm 0,1$	$7,0\pm 0,1$
1 міс.	$5,9\pm 0,2$	$5,7\pm 0,3$	$4,9\pm 0,1$	$3,0\pm 0,2$	$7,7\pm 0,1^{***}$
2 міс.	$7,3\pm 0,4^*$	$5,3\pm 0,4$	$5,6\pm 0,1^{**}$	$3,2\pm 0,3$	$7,8\pm 0,3$
6 міс.	$7,2\pm 0,2$	$6,0\pm 0,2$	$5,9\pm 0,1$	$3,3\pm 0,1$	$9,3\pm 0,2^{**}$
8 міс.	$6,9\pm 0,1$	$5,7\pm 0,4$	$5,9\pm 0,2$	$3,3\pm 0,4$	$10,5\pm 0,4^*$
1 р.	$6,8\pm 0,2$	$5,3\pm 0,2$	$5,9\pm 0,02$	$3,2\pm 0,1$	$10,0\pm 0,2$
2 р.	$7,3\pm 0,3$	$5,7\pm 0,3$	$6,4\pm 0,1^{***}$	$3,4\pm 0,1$	$9,7\pm 0,1$
3 р.	$7,4\pm 0,3$	$5,0\pm 0,5$	$6,5\pm 0,4$	$4,1\pm 0,1^{**}$	$10,9\pm 0,6$
5 р.	$7,1\pm 0,6$	$4,6\pm 0,3$	$5,5\pm 0,2$	$4,2\pm 0,2$	$9,4\pm 0,3$

Примітка: * - $p\leq 0,05$; ** - $p\leq 0,01$; *** - $p\leq 0,001$ порівняно з попереднім віком; ^x – без клоаки.

З віком він збільшувався і у 3-, 7-, 14-, 21-добової, 1-місячної птиці був більшим відповідно на 98,4 ($p\leq 0,001$); 19,3 ($p\leq 0,05$); 19,9; 8,4 і 6,6 % ($p\leq 0,01$) і становив $7,9\pm 0,5$; $5,9\pm 0,32$; $7,0\pm 0,4$, $7,0\pm 0,1$ і $8,1\pm 0,2$ мм. Значенням дорослої птиці цей показник відповідав у 2-місячному віці і дорівнював $10,1\pm 0,3$ мм, а

найбільша його величина встановлена у гусей 3-річного віку, яка становила $11,9 \pm 0,4$ мм.

Таблиця 9.

Показники діаметру і товщини стінки клоаки гусей 1-добового – 5-річного віку, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Діаметр, мм	Товщина стінки, мкм
1 доба	$2,5 \pm 0,04$	$480,5 \pm 27,6$
3 доби	$7,9 \pm 0,5^{***}$	$545,5 \pm 39,1$
7 діб	$5,9 \pm 0,3^*$	$737,78 \pm 37,9^{**}$
14 діб	$7,0 \pm 0,4$	$1081,2 \pm 57,1^{***}$
21 доба	$7,0 \pm 0,1$	$1567,7 \pm 63,2^{***}$
1 міс.	$8,1 \pm 0,2^{**}$	$2115,6 \pm 111,4^{**}$
2 міс.	$10,1 \pm 0,3^*$	$2081,5 \pm 104,27$
6 міс.	$9,4 \pm 0,3$	$2540,6 \pm 121,7^*$
8 міс.	$11,1 \pm 0,3^*$	$2569,0 \pm 130,6$
1 р.	$10,4 \pm 0,1$	$2306,8 \pm 103,1$
2 р.	$10,0 \pm 0,2$	$2327,9 \pm 100,2$
3 р.	$11,9 \pm 0,4$	$1919,9 \pm 84,3^*$
5 р.	$10,3 \pm 0,2$	$2209,4 \pm 90,5^*$

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Вже з першої доби життя гусей відбувалося суттєве потовщення слизової оболонки кишечника. Зміни діаметру кишок супроводжувалися відповідними змінами товщини їх стінки (рис. 2). Найбільш інтенсивно товщина стінки дванадцятипалої кишки збільшувалася впродовж перших двох тижнів постнатального періоду онтогенезу (табл. 10). У 3-, 7- і 14-добових гусей даний показник був більшим на 78,2 ($p \leq 0,001$), 17,4 і 51,6 % ($p \leq 0,001$) і дорівнював $733,7 \pm 35,7$; $861,2 \pm 44,1$ і $1305,6 \pm 72,9$ мкм відповідно.

Найбільше значення товщини стінки дванадцятипалої кишки – $1538,8 \pm 63,1$ мкм було встановлено у птиці 2-місячного віку.

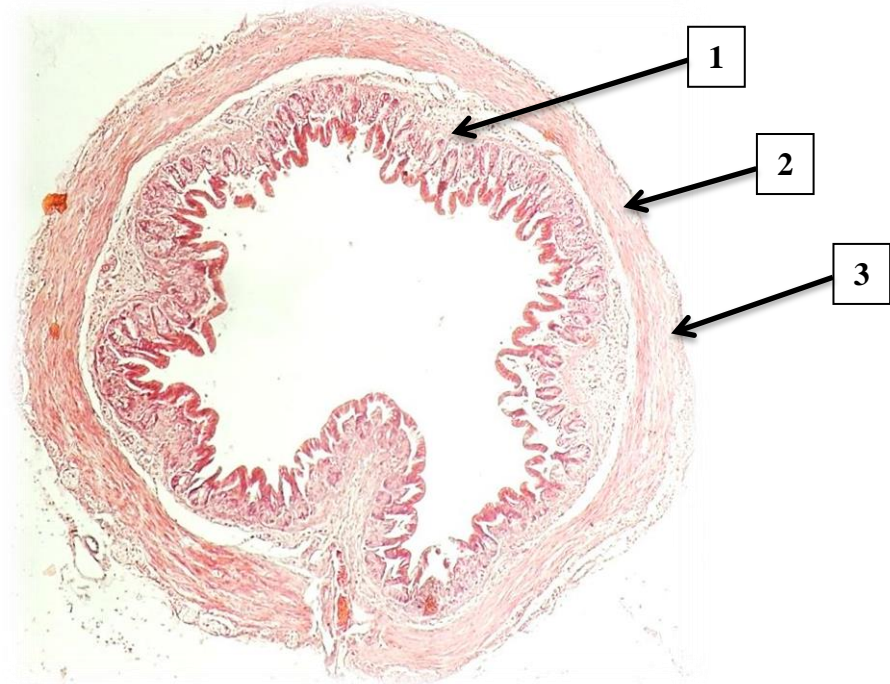


Рис. 2. Сліпа кишка гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$). 1 – слизова оболонка; 2 – м'язова оболонка; 3 – серозна оболонка.

Товщина стінки порожньої кишки найбільш інтенсивно збільшувалась у період з 7-добового до 2-місячного віку. Відповідно у 14-, 21-добовому і 1- і 2-місячному віці дорівнювала $1296,1 \pm 65,8$; $1429,9 \pm 46,3$; $1551,0 \pm 77,2$ і $1679,5 \pm 84,2$ мкм і була більшою на 37,2 ($p \leq 0,01$); 10,3; 8,5, і 8,3 % відповідно. Надалі загальною закономірністю змін цього показника було поступове зменшення значень.

Найбільш інтенсивно товщина стінки клубової кишки збільшувалася у період з 14-добового до 8-місячного віку, досягнувши при цьому максимального показника – $1979,6 \pm 71,3$ мкм. Значенням дорослої птиці цей параметр відповідав у 1-місячному віці і становив $1470,1 \pm 60,3$ мкм.

Товщина стінки кишечника^x гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	500,1±22,4	942,5±46,1	632,1±21,3	306,6±25,2	606,4±82,5
3 доби	733,7±35,7***	961,4±35,3	662,3±24,1	438,1±21,6**	725,6±69,17
7 діб	861,2±44,1	944,8±45,2	660,6±23,9	566,9±24,3**	878,3±90,0*
14 діб	1305,6±72,9***	1296,1±65,8**	836,2±34,3**	750,6±34,4**	1227,29±83,2**
21 доба	1280,09±47,4	1429,9±46,3	1132,4±50,7***	895,0±44,6*	1730,2±111,8*
1 міс.	1459,5±62,7	1551,0±77,2	1470,1±60,3**	937,2±60,9	2140,6±133,7*
2 міс.	1538,8±63,1	1679,5±84,2	1689,8±88,2	1078,7±51,3	2165,4±186,7
6 міс.	1322,1±80,4	1563,3±72,6	1854,1±97,0	1274,8±42,7*	2154,4±157,9
8 міс.	1345,8±87,9	1590,6±73,0	1979,6±71,3	1247,8±68,2	2212,5±148,5
1 р.	1320,1±48,8	1537,1±83,1	1565,3±63,1**	1337,2±21,5	2030,1±104,3
2 р.	1294,3±51,3	1542,3±96,4	1445,5±70,4	1346,2±62,2	2045,0±162,1
3 р.	1279,7±62,8	1389,9±66,4	1248,1±52,0	1295,5±52,9	1786,3±112,1
5 р.	1256,1±50,3	1446,3±72,2	1394,1±58,2	1223,8±40,3	1867,0±97,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком; ^x – без клоаки.

Впродовж усього постнатального періоду онтогенезу товщина стінки сліпих кишок найбільше збільшилась з 1- до 3-добового віку – на 72,2 % ($p \leq 0,01$), відповідно з $306,6 \pm 25,2$ до $438,1 \pm 21,6$ мкм. Надалі, до 2-річного віку вона збільшувалася поступово. У 7-, 14- і 21-добовому, 1-, 2- і 6-місячному віці даний показник був більшим на 29,4 ($p \leq 0,01$); 33,3 ($p \leq 0,01$); 18,5 ($p \leq 0,05$); 4,7; 15,1 і 18,2 ($p \leq 0,05$) % відповідно, і значенням дорослої птиці – $1274,8 \pm 42,7$ мкм відповідав у 6-місячному віці.

Товщина стінки прямої кишки гусей найбільш інтенсивно збільшувалася з 1-добового до 1-місячного віку. У 3-, 7-, 14-, 21- і 30-добовому віці вона була більшою на 19,7; 21,1 ($p \leq 0,05$), 39,7 ($p \leq 0,01$), 41,0 ($p \leq 0,05$) і 23,7 % ($p \leq 0,05$). Параметрам дорослої птиці вона відповідала в 1-місячному віці і дорівнювала $2140,6 \pm 133,7$ мкм. До 8-місячного віку цей показник коливався в межах $2140,6 \pm 113,7$ – $2154,4 \pm 157,9$ мкм. Надалі його значення поступово зменшувалися і у 3- і 5-річному віці становили $1786,3 \pm 112,1$ – $1867,0 \pm 97,8$ мкм.

Товщина стінки клоаки збільшувалась до 6-місячного віку (див. табл. 3.9). Найбільш інтенсивно і приблизно однаково вона збільшувалась впродовж перших трьох тижнів постнатального онтогенезу. За перший тиждень товщина стінки клоаки збільшилась на 53,5 % ($p \leq 0,001$), за другий – на 46,5 % ($p \leq 0,001$) і за третій – на 45,0 % ($p \leq 0,001$) і становила відповідно у 7-, 14- і 21-добовому віці $737,8 \pm 37,9$; $1081,2 \pm 57,1$ і $1567,7 \pm 63,2$ мкм. За перший місяць життя вона збільшилась на 440,3 % ($p \leq 0,001$). Найбільшої товщини стінка клоаки досягла у 8-місячному віці, а показникам дорослої птиці відповідала у 1-місячному віці.

У стінці кишечника 1-добових гусей, як трубкоподібного органа, виділяли три оболонки: слизову, м'язову і серозну (рис. 3).

Слизова оболонка кишечника представлена епітеліальним шаром, власною і м'язовою пластинкою (рис. 4). Вже з першої доби життя гусей відбувалося суттєве потовщення слизової оболонки кишечника.

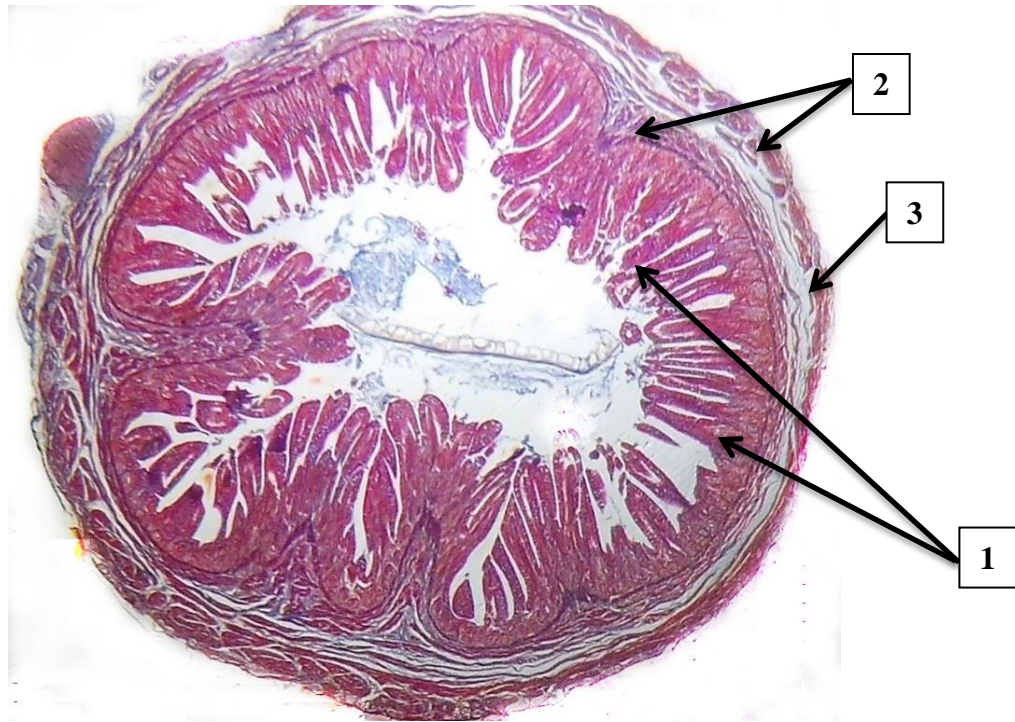


Рис. 3. Стінка прямої кишки гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 32$). 1 – слизова оболонка; 2 – м'язова оболонка; 3 – серозна оболонка.

Товщина слизової оболонки дванадцятипалої кишки 1-добових гусей становила $287,6 \pm 14,9$ мкм (табл. 11). Основні зміни її товщини відбувались до 14-добового віку. У 3-, 7- і 14-добовому віці вона була більшою на 78,2 ($p \leq 0,001$); 27,2 ($p \leq 0,05$); 63,6 ($p \leq 0,001$) % і становила відповідно $512,4 \pm 41,4$; $651,8 \pm 31,8$ і $1066,3 \pm 9,6$ мкм.

Як і в дванадцятипалій, найбільш інтенсивно товщина слизової оболонки порожньої кишки збільшувалась впродовж перших 14 діб життя. У 3- і 14-добовому віці була більшою на 23,7 і 43,7 % ($p \leq 0,001$) і становила відповідно $856,6 \pm 58,1$ і $1130,9 \pm 67,9$ мкм. Її максимальне значення ($1362,7 \pm 95,1$ мкм) було встановлено в 2-місячному віці.

У клубовій кишці найбільші зміни товщини слизової оболонки відбувалось у період з 14-добового до 2-місячного віку гусей (рис. 5). У 14-, 21-добовому, 1- і 2-місячному віці птиці вона була більшою на 29,0; 33,1; 25,3 і

11,6 % (всі показники $p \leq 0,001$) і становила відповідно $664,1 \pm 19,2$; $883,6 \pm 42,9$; $1107,0 \pm 26,8$ і $1235,5 \pm 21,3$ мкм. Найбільше значення ($1411,9 \pm 47,1$ мкм) товщини слизової оболонки клубової кишки було встановлено у 8-місячному віці гусей.

Про збільшення товщини слизової оболонки тонкого відділу кишечника курей з 1-добового до 8-тижневого віку з 350-450 до 900-1200 мкм і до 900-1500 мкм повідомляють Трифонов и др., 2008.

Товщина слизової оболонки у сліпих кишках птиці 3-, 7- і 14-добового віку інтенсивно збільшувалась і порівняно з попереднім віком була більшою на 48,0 ($p \leq 0,01$); 37,5 ($p \leq 0,05$) і 43,1 % ($p \leq 0,01$) і становила $310,9 \pm 22,1$; $427,6 \pm 42,4$ і $611,7 \pm 31,2$ мкм відповідно. Менш швидко вона збільшувалась у наступні 2 тижні: у 21-добовому і 1-місячному віці вона була більшою на 12,8 і 6,9 %. Максимального значення ($954,5 \pm 14,4$ мкм) товщина слизової оболонки сліпих кишок сягала у 2-річному віці птиці.

У прямій кишці найбільш суттєві зміни товщини слизової оболонки виявлено у перші три тижні життя. У 3-, 7-, 14-, 21-добовому віці гусей цей показник був більшим на 45,6 % ($p \leq 0,01$); 7,5; 49,6 ($p \leq 0,001$); 31,0 % ($p \leq 0,05$) і становив $531,0 \pm 32,5$; $570,6 \pm 34,5$; $853,5 \pm 44,6$ і $1118,4 \pm 79,3$ мкм відповідно.

Параметри товщини слизової оболонки, що відповідали значенням дорослої птиці, було встановлено у дванадцятипалій кишці у 14-добової птиці, у порожній, клубовій і прямій – у 21-добової, сліпих – у 2-місячної, і дорівнювали відповідно $1066,3 \pm 9,6$; $1187,5 \pm 82,4$; $883,6 \pm 42,9$; $864,9 \pm 64,9$ і $1118,4 \pm 79,3$ мкм.

У клоаці гусей суттєве збільшення товщини слизової оболонки спостерігали з до 21-добового віку (табл. 12). За перший тиждень вона збільшилась на 79,6 % ($p \leq 0,001$), за другий – на 41,4 % ($p \leq 0,001$) і за третій – на 35,3 % ($p \leq 0,01$) і становила відповідно $307,9 \pm 16,4$, $435,4 \pm 20,4$ і $589,2 \pm 33,0$ мкм. Найбільше значення товщини слизової оболонки встановлено у 2-місячному віці, яке дорівнювало $678,6 \pm 25,7$ мкм, а значенням дорослої птиці вона дорівнювала у 21-добовому віці.

Товщина слизової оболонки кишечника^x гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	287,6±14,9	692,4±44,3	506,9±26,8	210,0±6,3	364,7±19,2
3 доби	512,4±41,4***	856,6±58,1	528,5±41,3	310,9±22,1**	531,0±32,5**
7 діб	651,75±31,8*	787,1±65,1	514,5±31,7	427,6±42,4*	570,6±34,5
14 діб	1066,3±9,6***	1130,9±67,9**	664,1±19,2**	611,8±31,2**	853,5±44,6***
21 доба	978,9±75,6	1187,5±82,4	883,6±42,9**	690,1±30,87	1118,4±79,3*
1 міс.	1058,1±40,9	1281,1±56,9	1107,0±26,8**	737,3±6,3	1252,4±19,2
2 міс.	1089,5±63,3	1362,7±95,1	1235,5±21,3**	864,9±64,9	1305,2±44,4
6 міс.	983,8±13,9	1228,4±6,9	1309,5±32,6	886,8±28,4	1196,2±16,6
8 міс.	1032,7±15,2	1184,4±67,9	1411,9±47,1	888,5±34,1	1136,4±±44,6
1 р.	998,2±10,3	1190,2±82,4	1104,2±42,9**	890,3±30,9	1116,9±79,3
2 р.	989,1±58,1	1288,3±56,9	1043,4±54,4	954,5±14,4	1152,55±82,3
3 р.	952,8±94,9	1197,1±23,1	878,4±24,8*	872,7±36,0	1021,1±63,7
5 р.	945,3±74,7	1240,8±70,9	975,4±57,9	864,0±46,8	1071,6±50,2

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком; ^x – без клоаки.

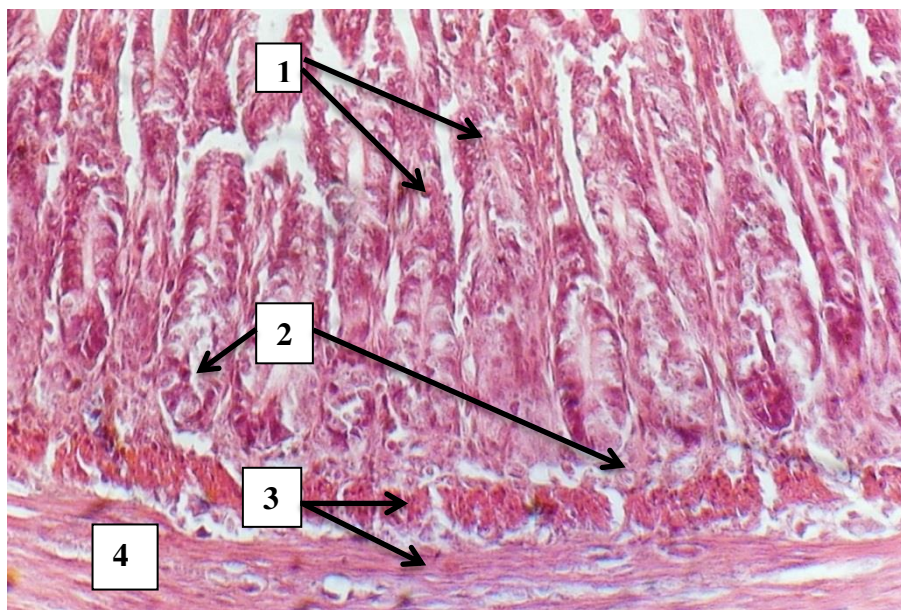


Рис. 4. Слизова оболонка дванадцятипалої кишки гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 400$). 1 – епітеліальний шар; 2 – власна пластинка; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

У 1-5-річної птиці показники товщини слизової оболонки кишечника зареєстровано у вузькому проміжку значень. У дванадцятипалій кишці в межах $945,3 \pm 74,7$ – $998,2 \pm 10,3$ мкм; у порожній – $1288,3 \pm 56,9$ – $1240,8 \pm 70,9$ мкм; клубовій – $878,4 \pm 24,8$ – $1104,2 \pm 42,9$ мкм, сліпих – $864,0 \pm 46,8$ – $954,5 \pm 14,4$ мкм, прямій – $1021,1 \pm 63,7$ – $1152,6 \pm 82,3$ мкм і клоаці – $511,1 \pm 32,2$ – $560,8 \pm 40,2$ мкм.

Як свідчать показники відносної товщини слизової оболонки кишечника (табл. 13), у перші три доби життя гусей потовщення стінки кишок відбувалося саме за її рахунок.

Порівняно з 1-добовою, у 3-добової птиці цей показник дванадцятипалої кишки збільшився з $57,5 \pm 1,5$ до $69,8 \pm 1,8$ % ($p \leq 0,001$), порожньої – з $73,5 \pm 1,3$ до $89,1 \pm 2,9$ % ($p \leq 0,01$), прямої – з $60,1 \pm 1,1$ до $73,2 \pm 1,6$ % ($p \leq 0,001$).

У дванадцятипалій кишці інтенсивне потовщення слизової оболонки відбувалось до 14-добового віку. У 7- і 14-добовому віці відносна товщина

збільшилася до $75,7 \pm 1,6$ ($p \leq 0,05$) і $81,7 \pm 2,6$ %. У старшої птиці вона зменшилась і надалі коливалась в межах від $70,8 \pm 2,2$ до $76,7 \pm 2,5$ %.

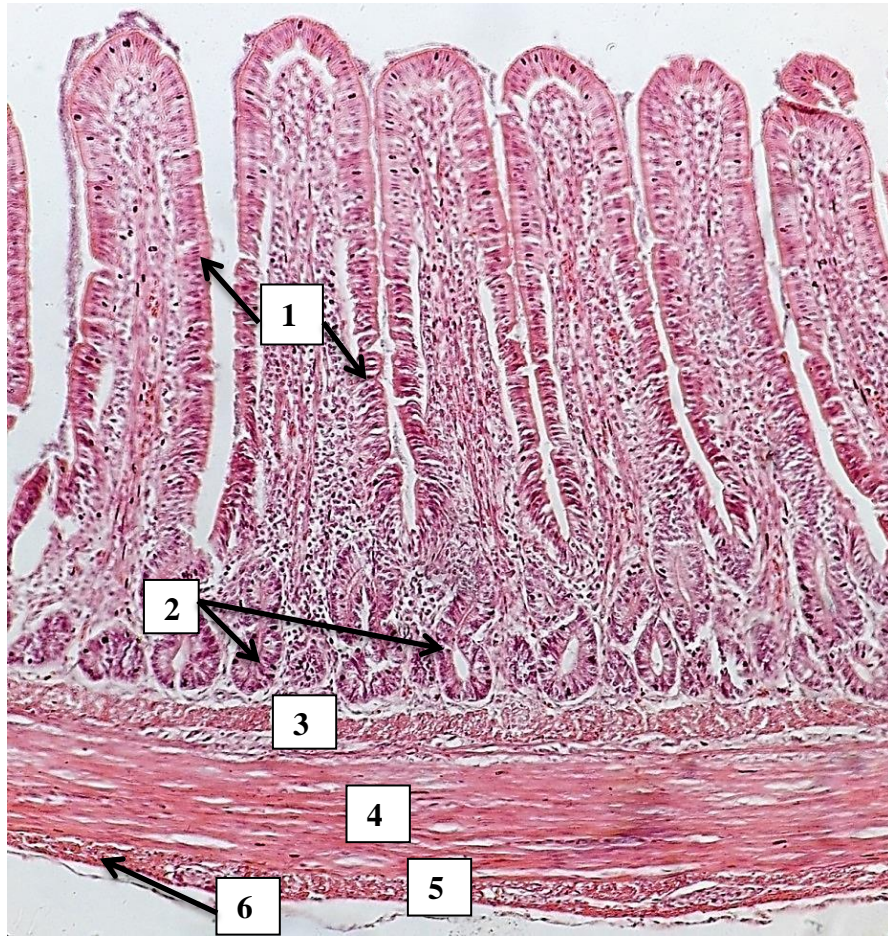


Рис. 5. Стінка клубової кишки гуся 7-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – ворсинки; 2 – крипти; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки; 5 – зовнішній шар м'язової оболонки; 6 – серозна оболонка.

Відносна товщина слизової оболонки порожньої кишки гусей 3-добового – 5-річного віку реєструвалась в межах $74,5 \pm 1,5$ – $87,3 \pm 2,1$ %.

У клубовій кишці відносна товщина слизової оболонки з віком птиці поступово зменшувалася з $80,2 \pm 2,0$ % у 1-добових гусей до $75,3 \pm 2,0$ % у 1-місячних, і надалі визначалась в межах від $73,1 \pm 1,1$ % у 2-місячних до $70,0 \pm 3,1$ % у 5-річної птиці.

У сліпих кишках найбільші значення відносної товщини слизової оболонки встановлено у 7-добовому – 2-місячному віці, які визначались в межах $77,1 \pm 1,2$ – $81,0 \pm 1,3$ %, надалі вона зменшилась і до 5-річного віку її значення коливалось в межах від $66,6 \pm 1,7$ – $71,2 \pm 1,6$ %.

Таблиця 12.

**Показники слизової оболонки клоаки гусей 1-добового – 5-річного віку,
M±m, n=5**

Вік	Товщина слизової оболонки, мкм	Відносна товщина слизової оболонки, %
1 доба	171,4±9,7	35,7±1,3
3 доби	270,8±18,3**	49,7±1,1*
7 діб	307,9±16,4	41,7±2,0**
14 діб	435,4±20,4***	40,3±1,5
21 доба	589,2±33,0**	37,58±1,3
1 міс.	623,4±9,3	29,5±1,2**
2 міс.	678,6±25,7	32,6±1,4
6 міс.	645,1±9,1	25,4±1,3**
8 міс.	572,5±±16,7**	22,29±1,9
1 р.	542,9±32,6	23,5±1,6
2 р.	560,8±40,2	24,1±1,4
3 р.	511,1±32,2	26,6±1,0
5 р.	544,3±32,4	24,6±1,3

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Найбільші показники відносної товщини слизової оболонки прямої кишки встановлено у 3-21-добовому віці, які становили $65,0 \pm 2,1$ – $78,2 \pm 1,7$ %. У дорослої птиці цей показник був значно меншим і коливався в межах $55,0 \pm 1,7$ – $57,4 \pm 1,5$ %. Таким чином, у гусенят і молодняку значення

відносної товщини слизової оболонки суттєво коливалися, що свідчить про інтенсивні формоутворюючі процеси в ранні етапи постнатального періоду онтогенезу, а в дорослої птиці вони стабілізувались і визначались у вузькому коридорі певних значень.

Таблиця 13

Відносна товщина слизової оболонки кишечника гусей, %, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	57,5±1,5	73,5±1,3	80,2±2,0	68,5±1,2	60,1±1,1
3 доби	69,8±1,8 ^{3*}	89,1±2,9 ^{2*}	79,8±2,1	71,0±1,5	73,2±1,6 ^{3*}
7 діб	75,7±1,6*	83,3±1,7	73,9±1,6	75,4±1,7	65,0±2,1*
14 діб	81,7±2,6	87,25±2,1	76,6±1,8	81,0±1,3	69,6±1,2
21 доба	76,5±2,4	83,1±2,6	78,0±2,0	77,1±1,2	78,2±1,7 ^{2*}
1 міс.	72,5±1,3	82,6±1,2	75,±2,0	78,7±1,79	58,5±1,2 ^{3*}
2 міс.	70,8±2,2	81,1±1,6	73,1±1,1	80,18±1,5	60,3±1,8
6 міс.	74,4±1,4	78,6±1,3	70,6±1,6	69,6±2,0 ^{2*}	55,5±1,1
8 міс.	76,7±2,5	74,5±1,5	71,3±1,0	71,2±1,6	51,4±2,1
1 р.	75,6±2,3	77,4±2,3	70,6±2,0	66,6±1,7	55,0±1,7
2 р.	76,4±3,9	83,5±3,1	72,2±1,4	70,9±1,6	56,4±1,1
3 р.	74, 5±2,1	86,1±2,1	70,4±1,0	67,4±2,1	57,2±1,4
5 р.	75,3±2,3	85,8±1,8	70,0±3,1	70,6±1,6	57,4±1,5

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ²* - $p \leq 0,01$; ³* - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

У клоаці відносна товщина слизової оболонки найбільшою була у гусей до 21-добового віку і коливалась в межах від 35, 7±1,3 до 49,7±1,1 %. Надалі

цей показник зменшувався до $25,4 \pm 1,3$ % у 6-місячному віці і у старшої птиці визначався в межах від $22,3 \pm 1,9$ до $26,6 \pm 1,0$ %.

Головними структурами кишечника, що забезпечують надходження продуктів розщеплення до внутрішнього середовища організму, є ворсинки (Морозов и др., 1988). Вважається, що збільшення висоти ворсинок йде поряд з підвищенням травної та поглинаючої функції кишечника внаслідок збільшення площі поверхні всмоктування й експресії ферментів (Morgan, 1985; Noy et al., 2001).

За даними Varanylova et al., 1976, у 1-добових курчат найдовшими є ворсинки дванадцятипалої кишки, які порівняно з іншими кишками тонкого відділу є більшими у два рази. Згідно результатів наших досліджень, у гусей на першу добу життя найбільшими були ворсинки порожньої кишки, які становили $587,5 \pm 37,3$ мкм, що порівняно з показником дванадцятипалої кишки було більше на 235,6 % ($p \leq 0,001$) і клубової – на 114,9 % ($p \leq 0,01$).

Згідно інформації Sklan et al., 2001, висота ворсинок кишечника курей подвоюється впродовж перших двох діб життя. За результатами наших досліджень, порівняно з гусьми 1-добового віку, на третю добу життя висота ворсинок їх дванадцятипалої кишки збільшилась на 100,1 % ($p \leq 0,001$), порожньої – на 19,4 %, сліпих – на 54,7 ($p \leq 0,01$) і прямої – на 48,6 % ($p \leq 0,001$). Порівняно з гусьми 1-добового віку, висота ворсинок клубової кишки була меншою на 6,3 %. Таким чином, порівняно з курчатами, інтенсивність росту ворсинок кишечника гусей впродовж перших діб життя є меншою.

За інформацією Uni et al., 1995, у курчат висота і площа ворсинок після швидкого збільшення впродовж перших діб сягають «плато» через 6 діб в дванадцятипалій кишці і 10 діб – в порожній і клубовій. За даними наших досліджень, збільшення ворсинок кишечника гусей у довжину продовжувалось достатньо тривалий час, який в різних кишках суттєво відрізнявся. Так, у дванадцятипалій кишці ріст ворсинок у довжину тривав до

14-добового віку, у порожній, сліпих і прямій – до 2-місячного, клубовій – до 8-місячного віку.

Результати наших досліджень стосовно інтенсивності росту ворсинок дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок гусей в цілому співпадають з даними Liu B.Y. et al., 2010, що були одержані на гусях.

Для оцінки динаміки змін величин мікроскопічних структур кишечника гусей різного віку визначали висоту, ширину, площу поверхні і щільність ворсинок, глибину, ширину і щільність крипт. За результатами наших досліджень встановлено, що впродовж постнатального періоду онтогенезу гусей основні морфометричні показники слизової оболонки: висота, ширина, площа поверхні і щільність ворсинок, глибина, ширина і щільність крипт суттєво змінювались. Загальною закономірністю таких змін було збільшення з віком птиці лінійних показників і зменшення значень їх щільності. У той же час, ці зміни носили асинхронний характер: величина досліджуваних показників у різних кишках змінювалась не одночасно. Найбільш виражені зміни величини мікроскопічних структур відбувались на ранніх етапах розвитку птиці.

Як свідчать одержані дані, у постнатальному періоді онтогенезу найбільш інтенсивно лінійні параметри ворсинок дванадцятипалої кишки гусей збільшувались до 14-добового віку (табл. 14 і 15). У 3-, 7- і 14-добових гусей висота ворсинок дванадцятипалої кишки збільшилась до $350,3 \pm 26,2$; $496,5 \pm 38,1$ і $775,0 \pm 8,0$ мкм, відповідно на 100,1 ($p \leq 0,001$), 41,7 ($p \leq 0,05$) і 56,1 % ($p \leq 0,001$). Надалі, до 5-річного віку вона суттєво не змінювалась і коливалась в межах $623,5 \pm 54,5$ – $762,2 \pm 7,0$ мкм.

Ширина ворсинок дванадцятипалої кишки в 1-добовому віці гусей дорівнювала $48,3 \pm 3,3$ мкм. Найбільш інтенсивно (на 55,5 % ($p \leq 0,001$)) вона збільшилася у період з 7- до 14-добового віку, досягнувши значення $97,4 \pm 2,9$ мкм.

У період до 8-місячного віку ширина ворсинок визначалася в межах від $78,3 \pm 4,2$ до $87,3 \pm 8,6$ мкм. У 1- і 2-річному віці птиці вона збільшилася на 42,7

($p \leq 0,001$) і 24,1 % ($p \leq 0,05$) до $113,12 \pm 3,72$ і $140,37 \pm 9,81$ мкм і надалі коливалася в межах від $142,3 \pm 26,7$ до $146,7 \pm 7,4$ мкм.

Відповідно до збільшення висоти і ширини ворсинок, змінювалася і площа їх поверхні (табл. 16), що погоджується з інформацією Liu et al., 2010 про різке зменшення інтенсивності росту основних морфометричних показників з віком гусей.

Найбільш швидко даний показник дванадцятипалої кишки збільшувався в період з 1- до 14-добового віку. У 3-, 7- і 14-добової птиці площа поверхні ворсинок була більшою на 245,9 ($p \leq 0,001$); 46,7 ($p \leq 0,05$) і 239,4 % ($p \leq 0,001$) і дорівнювала відповідно $20,8 \pm 2,4 \times 10^3$; $31,1 \pm 2,1 \times 10^3$ і $74,5 \pm 3,2 \times 10^3$ мкм².

З 14 до 21-добового віку цей показник зменшився і до 8-місячного віку коливався в межах від $52,7 \pm 3,6 \times 10^3$ до $66,6 \pm 4,2 \times 10^3$ мкм². Надалі, з 8-місячного до 1-річного віку він знову збільшився і у птиці 1-5-річного віку коливався в межах від $79,3 \pm 4,1 \times 10^3$ до $91,5 \pm 4,3 \times 10^3$ мкм².

Значенням дорослих гусей висота ворсинок порожньої кишки відповідала вже у 14-добовому віці. Найбільш інтенсивно цей показник, як і дванадцятипалої кишки, збільшувався до 2-тижневого віку. Висота ворсинок у 3-, 7- і 14-добових гусей була більшою на 19,4; 4,6 і 27,3 % ($p \leq 0,05$) і дорівнювала відповідно $701,3 \pm 41,1$; $733,5 \pm 52,1$ і $932,5 \pm 49,3$ мкм. У 1- і 6-місячному віці вона збільшилася на 6,2 і 4,6 % (до $991,5 \pm 22,1$ і $1037,5 \pm 80,0$ мкм відповідно). У птиці старшого віку цей показник визначався в межах від $786,7 \pm 15,6$ до $991,5 \pm 62,1$ мкм.

Найбільш суттєве збільшення ширини ворсинок порожньої кишки встановлено в період з 7- до 14-добового і з 2- до 6-місячного віку, з $66,4 \pm 3,0$ до $111,0 \pm 6,7$ мкм і з $100,3 \pm 3,5$ до $156,6 \pm 9,9$ мкм, що відповідно було більше на 55,5 ($p \leq 0,001$) і 12,2 % ($p \leq 0,001$). Після 8-місячного віку значення цього показника було меншим і коливалося в межах від $57,2 \pm 5,2$ до $117,4 \pm 9,4$ мкм.

Висота ворсинок кишечнику гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	175,1±9,38	587,5±37,3	376,1±21,3	132,08±11,9	253,25±15,9
3 доби	350,3±26,2***	701,3±41,1	352,4±24,3	204,4±15,9**	376,3±26,1**
7 діб	496,5±38,1*	733,5±52,1	340,0±16,3	288,1±22,1*	407,1±23,57
14 діб	775,0±8,0***	932,5±49,3*	422,5±19,6*	285,5±18,9	420,1±35,9
21 доба	728,1±11,3	907,9±79,4	594,5±28,6**	550,1±22,1***	843,0±40,3***
1 міс.	762,2±7,0*	991,5±22,07	728,1±21,3**	601,5±1,9*	862,5±38,9
2 міс.	755,3±57,0	1037,5±80,0	842,3±14,3**	719,3±32,8**	969,7±42,6
6 міс.	683,7±16,3	786,7±15,6*	884,1±21,1	674,2±24,8	872,6±2,8
8 міс.	737,5±13,5*	883,5±49,3	1074,2±30,0***	552,2±12,5**	820,5±23,5
1 р.	701,3±20,3	882,0±39,4	794,5±28,6***	650,1±22,1**	843,3±31,2
2 р.	651,3±61,3	991,5±62,1	728,4±32,8	731,5±32,1	862,5±38,9
3 р.	623,5±54,5	916,3±53,2	609,2±32,0*	488,8±42,2**	757,3±79,1
5 р.	633,3±75,7	937,3±25,0	679,7±31,6	608,0±44,1	793,2±47,9

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Ширина ворсинок кишечнику гусей, %, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	48,3±3,3	42,4±2,9	48,4±3,1	39,9±2,4	62,6±4,3
3 доби	59,3±5,2	59,3±1,2***	79,3±8,3**	54,3±3,1**	102,3±6,9**
7 діб	62,6±2,6	66,4±3,0	80,5±6,7	77,6±4,5**	139,1±9,4*
14 діб	97,4±2,9***	111,0±6,7***	126,0±8,1**	112,5±6,9**	134,6±6,7
21 доба	83,1±9,1	117,4±9,4	111,8±4,3	119,5±5,3	129,9±7,3
1 міс.	87,3±8,6	103,1±2,3	133,6±3,1**	120,5±2,4	159,6±11,1
2 міс.	69,8±7,9	100,3±3,5	133,2±7,8	154,1±0,6***	158,7±11,0
6 міс.	78,3±4,2	156,6±9,9***	122,5±5,9	193,1±7,3***	169,1±9,4
8 міс.	79,6±2,9	116,8±7,3**	93,3±8,1*	183,0±7,8	186,3±11,8
1 р.	113,1±3,7***	117,4±9,4	111,8±4,3	156,7±5,3*	149,9±12,3
2 р.	140,4±9,8*	103,1±2,3	143,6±3,3***	140,5±5,1	159,6±11,1
3 р.	146,7±7,4	119,6±9,6	159,2±8,8	114,3±2,3**	184,3±31,97
5 р.	142,3±26,7	57,2±5,2***	123,9±4,6**	108,9±6,0	155,9±32,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Площа поверхні ворсинок кишечника гусей, $\times 10^3$, мкм^2 , $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	8,5±0,4	24,9±4,1	18,2±1,0	5,3±0,3	15,9±1,3
3 доби	20,8±2,4 ^{3*}	42,4±2,3 ^{2*}	28,0±1,4 ^{3*}	11,1±0,6 ^{3*}	38,5±3,6 ^{3*}
7 діб	31,1±2,07*	48,7±2,8	27,4±0,8	22,4±1,1 ^{3*}	56,6±5,9*
14 діб	74,5±3,2 ^{3*}	103,7±7,8 ^{3*}	53,3±2,1 ^{3*}	54,6±1,6 ^{3*}	56,6±7,0
21 доба	60,5±3,7*	106,6±22,3	66,4±3,4*	65,7±3,4*	109,5±10,3 ^{2*}
1 міс.	66,6±4,2	102,3±11,7	92,7±4,0 ^{3*}	72,48±3,9	137,7±17,1
2 міс.	52,7±3,6*	104,1±16,0	112,0±5,7*	110,9±6,3 ^{3*}	153,1±7,4
6 міс.	53,6±3,1	123,2±8,4	108,3±4,7	130,2±7,1	147,8±8,5
8 міс.	58,7±2,4	103,1±5,2	100,2±7,3	101,0±4,3 ^{2*}	154,0±13,3
1 р.	79,3±4,1 ^{2*}	106,6±6,3	88,8±6,9	101,9±4,0	126,4±11,4
2 р.	91,4±5,3	102,3±4,3	104,6±5,1	102,8±5,6	137,7±10,3
3 р.	91,5±4,3	109,6±5,0	97,0±4,6	55,9±2,3 ^{3*}	139,6±13,1
5 р.	90,1±5,9	53,6±2,9 ^{3*}	84,2±4,9	66,2±3,0*	123,6±7,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Як і в дванадцятипалій, найбільш швидко площа поверхні ворсинки порожньої кишки збільшувалась з 1- до 14-добового віку. У 3-, 7- і 14-добової птиці цей показник був більшим на 70,2 ($p \leq 0,01$); 14,9 і на 212,9 % ($p \leq 0,001$) і дорівнював відповідно $42,4 \pm 2,3 \times 10^3$; $48,7 \pm 2,8 \times 10^3$ і $103,7 \pm 7,8 \times 10^3$ мкм². Надалі він стабілізувався, і до кінця спостереження коливався в межах від $102,3 \pm 4,3 \times 10^3$ у 2-річному до $123,2 \pm 8,4 \times 10^3$ мкм² – у 6-місячному віці птиці.

Висота ворсинок клубової кишки збільшувалася з 1-добового ($376,1 \pm 21,3$ мкм) до 8-місячного віку ($1074,2 \pm 30,0$ мкм). Впродовж першого тижня життя птиці відбулось незначне зменшення цього показника з $376,1 \pm 21,3$ мкм у 1-добових гусей до $352,4 \pm 24,3$ мкм у 3-добових і до $340,0 \pm 16,3$ мкм у 7-добових.

У 14-добовому віці вона була більшою на 24,3 % ($p \leq 0,05$), у 21-добовому – на 40,7 % ($p \leq 0,01$), у 1-місячному – на 22,5 % ($p \leq 0,01$), у 2-місячному – на 15,7 % ($p \leq 0,01$), у 6-місячному – на 5,0 % і в 8-місячному – на 21,5 % ($p \leq 0,001$). У старшої птиці цей показник з віком поступово зменшився на 16,9 % ($p \leq 0,05$) – з $794,5 \pm 28,6$ мкм у 1-річної і до $679,7 \pm 31,6$ мкм – у 5-річної.

Найбільш суттєве збільшення ширини ворсинок клубової кишки встановлено у період з 7- до 14-добового і з 8-місячного до 1- і 2-річного віку, відповідно на 56,6 ($p \leq 0,01$); 19,8 і 28,5 % ($p \leq 0,001$).

Площа поверхні ворсинок клубової кишки найменше значення мала в 1-добовому віці птиці і становила $18,2 \pm 0,9 \times 10^3$ мкм². У 3-добовому віці, разом із збільшенням ширини ворсинок, вона збільшилася на 54,0 % ($p \leq 0,001$) (до $28,0 \pm 1,4 \times 10^3$ мкм²). З 7-добового до 2-місячного віку цей показник збільшився майже вдвічі. У 14-, 21-добовому, 1- і 2-місячному віці гусей площа поверхні ворсинки клубової кишки була відповідно більшою на 95,0 ($p \leq 0,001$); 24,8 ($p \leq 0,05$); 39,5 ($p \leq 0,001$) і 20,8 % ($p \leq 0,05$) і становила відповідно $53,3 \pm 2,1 \times 10^3$; $66,4 \pm 3,4 \times 10^3$; $92,7 \pm 3,99 \times 10^3$ і $112,0 \pm 5,7 \times 10^3$ мкм².

Ворсинки сліпих кишок гусей характеризувалися поступовим і інтенсивним збільшенням висоти до 2-місячного віку (рис. 6).

У гусей 3-, 7-, 21-добового, 1- і 2-місячного віку вона була більшою на 54,7 ($p \leq 0,01$); 41,0 ($p \leq 0,05$); 92,7 ($p \leq 0,001$); 9,3 ($p \leq 0,05$) і 19,6 % ($p \leq 0,01$) і дорівнювала відповідно $204,4 \pm 15,9$; $288,1 \pm 22,1$; $550,1 \pm 22,1$; $601,5 \pm 1,9$ і $719,3 \pm 32,8$ мкм. У птиці старшого віку цей показник був меншим і з різним ступенем достовірності коливався в межах від $552,2 \pm 12,5$ до $731,5 \pm 32,1$ мкм.

Ширина ворсинок сліпих кишок поступово збільшувалася з $39,9 \pm 2,4$ мкм у 1-добових гусей до 6-місячного віку, досягнувши максимального значення ($193,1 \pm 7,3$ мкм). У 3-, 7-, 14-, 21-добовому, 1- і 2-місячному віці птиці вона була більшою на 36,2 ($p \leq 0,01$); 42,9 ($p \leq 0,01$); 45,0 ($p \leq 0,01$); 0,9; 27, 9 і 25,3 % ($p \leq 0,001$). У птиці старшого віку цей показник поступово зменшувався і в 1-річному віці становив $156,7 \pm 5,3$ мкм, 2-річному – $140,5 \pm 5,1$ мкм, 3-річному – $114,3 \pm 2,3$ мкм і 5-річному – $108,9 \pm 6,0$ мкм.

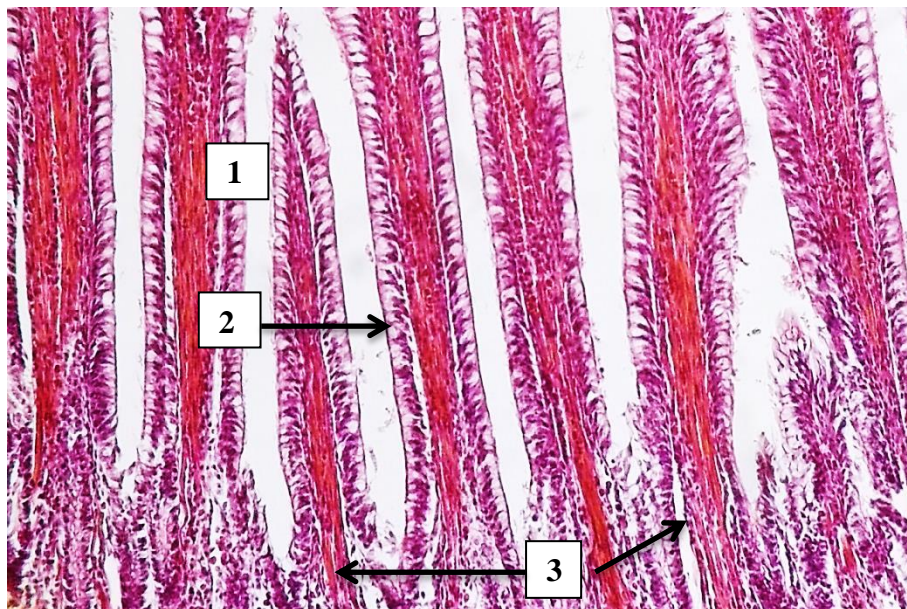


Рис. 6. Ворсинки сліпих кишок гуся 2-місячного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – основа ворсинки; 2 – епітелій ворсинок; 3 – крипти.

Як і ширина, площа поверхні ворсинок сліпих кишок збільшувалася до 6-місячного віку (див. табл. 3.16). У 3-, 7-, 14-, 21-добовому, 1-, 2- і 6-місячному віці гусей даний показник був більшим на 210,6 ($p \leq 0,001$); 201,4 ($p \leq 0,001$); 244,3 % ($p \leq 0,001$); 20,3 ($p \leq 0,05$); 10,3; 53,0 ($p \leq 0,001$) і 17,5 % і дорівнював відповідно $11,1 \pm 0,6 \times 10^3$; $22,4 \pm 1,1$; $54,6 \pm 1,6$; $65,7 \pm 3,4$; $72,5 \pm 3,9$; $110,9 \pm 6,3$ і $130,2 \pm 7,1 \times 10^3$ мкм². У птиці старшого віку відбувалось поступове зменшення цього показника від $101,0 \pm 4,3 \times 10^3$ у 8-місячному віці до $66,2 \pm 3,0 \times 10^3$ мкм² у 5-річному.

Висота ворсинок прямої кишки (рис. 7) збільшувалася з 1-добового до 2-місячного віку птиці ($969,7 \pm 42,6$ мкм).

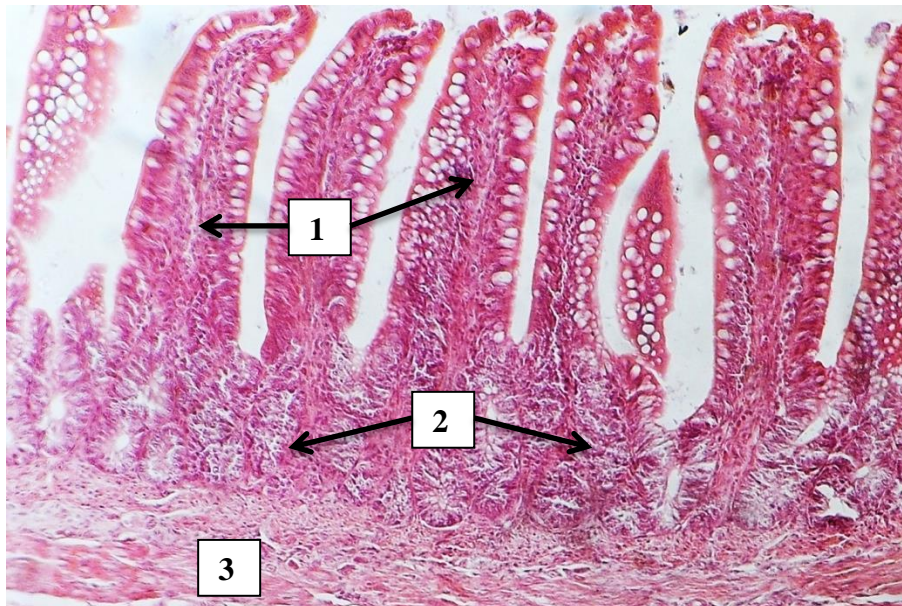


Рис. 7. Стінка прямої кишки гуся 3-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – ворсинки; 2 – крипти; 3 – м'язова оболонка.

Найбільш інтенсивно цей показник збільшувався до 21-добового віку, сягаючи значення, властивого дорослої птиці ($843,0 \pm 40,3$ мкм). У 3-, 7-, 14- і 21-добовому віці птиці висота ворсинок була більшою на 48,6 ($p \leq 0,01$); 8,2; 3,2 % і у 2,0 раза ($p \leq 0,001$). У гусей старших 2-місяців цей показник поступово зменшувався і в період до 5-років коливався в межах від $757,3 \pm 79,1$ до $872,6 \pm 2,8$ мкм.

Ширина ворсинок прямої кишки поступово збільшувалася з $62,6 \pm 4,3$ мкм у 1-добових гусей до 8-місячного віку ($186,3 \pm 11,8$ мкм). Найбільш інтенсивно збільшення цього показника відбувалось з 1- до 3- і 7-добового віку, відповідно на 63,4 ($p \leq 0,01$) і 35,9 % ($p \leq 0,05$). У птиці старшої 1 року цей показник був у межах від $149,9 \pm 12,3$ мкм у 1-річному віці до $184,3 \pm 32,0$ мкм у 3-річному.

Як і висота ворсинок прямої кишки, площа їх поверхні збільшувалася до 8-місячного віку птиці, досягаючи при цьому максимального значення – $154,0 \pm 13,3 \times 10^3$ мкм² (рис. 8). При цьому найбільш інтенсивно цей показник збільшувався у період з 1- до 3- і 7-добового віку, а також з 14- до 21-добового і 1-місячного віку. У 3-, 7-, 21-добовому і 1-місячному віці гусей площа поверхні ворсинок була більшою на 242,9 ($p \leq 0,001$); 47,0 ($p \leq 0,05$); 93,7 ($p \leq 0,01$) і 25,7 % відповідно. У дорослої птиці даний показник реєстрували в межах від $126,4 \pm 11,4 \times 10^3$ до $139,6 \pm 13,1 \times 10^3$ мкм².

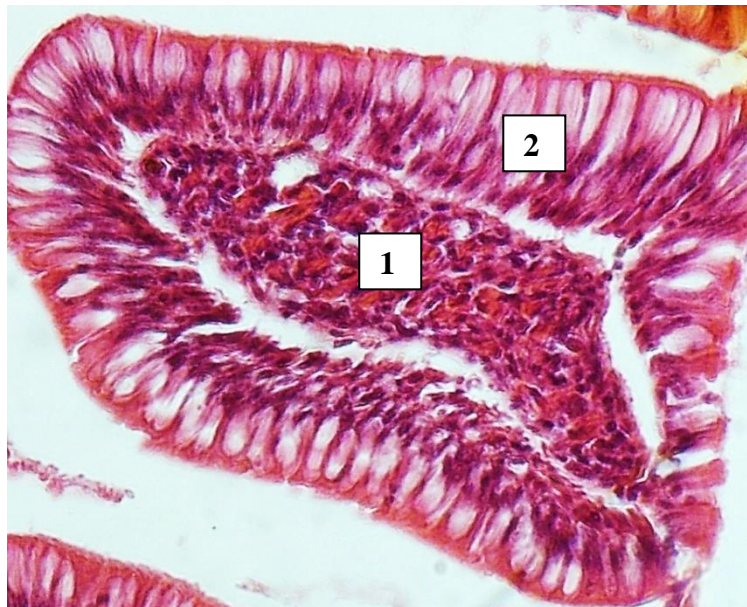


Рис. 8. Поперечний зріз ворсинки прямої кишки гуся 8-місячного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – основа ворсинки; 2 – епітелій ворсинки.

Такий показник мікроскопічної будови кишечника гусей, як щільність ворсинок, найбільші значення мав у перші 3-7 діб життя птиці. Значення щільності ворсинок кишечника гусей різного віку наведено у табл. 17.

Як свідчать дані таблиці, у дванадцятипалій кишці в цей віковий період щільність ворсинок становила $15,3 \pm 1,3$ – $9,5 \pm 0,5$, порожній – $10,8 \pm 0,8$ – $9,5 \pm 0,5$, клубовій – $15,3 \pm 0,9$ – $7,1 \pm 0,5$, сліпих – $21,3 \pm 0,9$ – $9,2 \pm 0,8$ і прямій – $14,8 \pm 0,9$ – $5,1 \pm 0,3$ на 1 мм довжини слизової оболонки. Значенням дорослої птиці їх щільність відповідала в дванадцятипалій кишці у 1-місячному віці ($22,7 \pm 0,5$), порожній – 14-добовому ($7,2 \pm 0,4$), клубовій – 2-місячному ($6,7 \pm 0,4$), сліпих – 21-добовому ($5,9 \pm 0,2$) і прямій – 7-добовому ($5,1 \pm 0,3$).

У гусей 1-5-річного віку щільність ворсинок у дванадцятипалій кишці була в межах $7,3 \pm 0,5$ – $8,3 \pm 0,6$, порожній – $7,1 \pm 0,4$ – $7,6 \pm 0,3$, клубовій – $4,9 \pm 0,5$ – $6,8 \pm 0,4$, сліпих – $4,9 \pm 0,2$ – $6,1 \pm 0,2$ і прямій – $4,5 \pm 0,3$ – $5,2 \pm 0,5$ кл./мм.

Серед клітин епітелію ворсинок кишечника гусей найбільше облямівкових і келихоподібних клітин (рис. 9). Ці клітини є основними продуцентами кишкового соку, який разом з підшлунковим соком і жовчю забезпечує порожнинне, а також пристінкове перетравлення поживних речовин (Уголев, 1986; Duke, 1997).

Останніх у дванадцятипалій кишці ми не виявили. В порожній і клубовій кишці співвідношення келихоподібних клітин до облямівкових становило 1:3, у той час як у сліпих і прямій вони утворювали переважну більшість ентероцитів (табл. 18).

Висота епітелію ворсинок слизової оболонки кишечника змінювалась із збільшенням віку птиці. У 1-добових гусей висота епітелію ворсинок становила у дванадцятипалій кишці $10,1 \pm 0,9$, порожній – $13,7 \pm 0,7$, клубовій – $12,3 \pm 0,9$, сліпих – $16,0 \pm 0,9$ і прямій – $14,0 \pm 1,0$ мкм (табл. 18).

З 1- до 3-добового віку вона збільшилася відповідно на 39,2 ($p \leq 0,05$); 15,4; 73,3 ($p \leq 0,01$); 21,2 ($p \leq 0,05$) і 75,6 % ($p \leq 0,001$). У птиці 3-добового – 1-місячного віку значення цього показника дещо стабілізувалось і в

дванадцятипалій кишці було в межах $12,7\pm 0,5$ – $16,5\pm 1,2$ мкм; порожній – $15,8\pm 0,7$ – $18,6\pm 0,5$ мкм; клубовій – $19,3\pm 0,9$ – $20,3\pm 1,7$ мкм, сліпих – $18,4\pm 0,9$ – $20,4\pm 0,6$ мкм і прямій – $19,6\pm 1,0$ – $24,5\pm 1,4$ мкм.

Таблиця 17.

Щільність ворсинок кишечнику гусей, $\times 10^3$, мкм²,

$M\pm m$, n=5

Вік	Кишка				
	дванадцяти- пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	$15,3\pm 1,27$	$10,8\pm 0,8$	$15,3\pm 0,9$	$21,3\pm 0,9$	$14,8\pm 0,9$
3 доби	$9,5\pm 0,5^{2*}$	$9,5\pm 0,5$	$9,3\pm 0,5^{3*}$	$15,1\pm 0,4^{3*}$	$7,5\pm 0,4^{3*}$
7 діб	$11,3\pm 0,7$	$10,4\pm 0,3$	$7,1\pm 0,5^*$	$9,2\pm 0,8^{3*}$	$5,1\pm 0,3^{2*}$
14 діб	$10,1\pm 0,9$	$7,2\pm 0,4^{3*}$	$8,3\pm 0,4$	$6,5\pm 0,5^*$	$5,3\pm 0,4$
21 доба	$8,8\pm 0,5$	$7,5\pm 0,3$	$8,8\pm 0,4$	$5,9\pm 0,2$	$5,2\pm 0,4$
1 міс.	$8,28\pm 0,3$	$7,6\pm 0,2$	$9,1\pm 0,7$	$4,9\pm 0,2$	$5,1\pm 0,5$
2 міс.	$10,2\pm 0,9$	$7,3\pm 0,2$	$6,7\pm 0,4^*$	$5,16\pm 0,1$	$5,8\pm 0,6$
6 міс.	$5,9\pm 0,02^{2*}$	$5,9\pm 0,5^*$	$7,0\pm 0,3$	$6,7\pm 0,3^{2*}$	$4,2\pm 0,1$
8 міс.	$8,1\pm 1,2$	$7,7\pm 0,6$	$7,2\pm 0,3$	$5,5\pm 0,3^*$	$5,2\pm 0,4^*$
1 р.	$8,3\pm 0,6$	$7,5\pm 0,3$	$6,8\pm 0,4$	$5,9\pm 0,4$	$5,2\pm 0,5$
2 р.	$7,9\pm 0,3$	$7,6\pm 0,2$	$6,1\pm 0,3$	$4,9\pm 0,2$	$5,1\pm 0,5$
3 р.	$7,5\pm 0,4$	$7,1\pm 0,4$	$4,9\pm 0,5$	$6,1\pm 0,2^{2*}$	$4,5\pm 0,3^*$
5 р.	$7,3\pm 0,5$	$7,6\pm 0,3$	$5,9\pm 0,3$	$5,5\pm 0,2$	$4,7\pm 0,6$

Примітка: * - $p\leq 0,05$; ** - $p\leq 0,01$; *** - $p\leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

У 2-місячному віці гусей значення цього показника порівняно з таким попереднього віку збільшились у дванадцятипалій кишці на 36,3 % ($p\leq 0,05$),

порожній – на 19,4 ($p \leq 0,05$), клубовій – на 29,7 ($p \leq 0,01$), сліпих – на 36,2 ($p \leq 0,01$) і прямій – на 16,2 %.

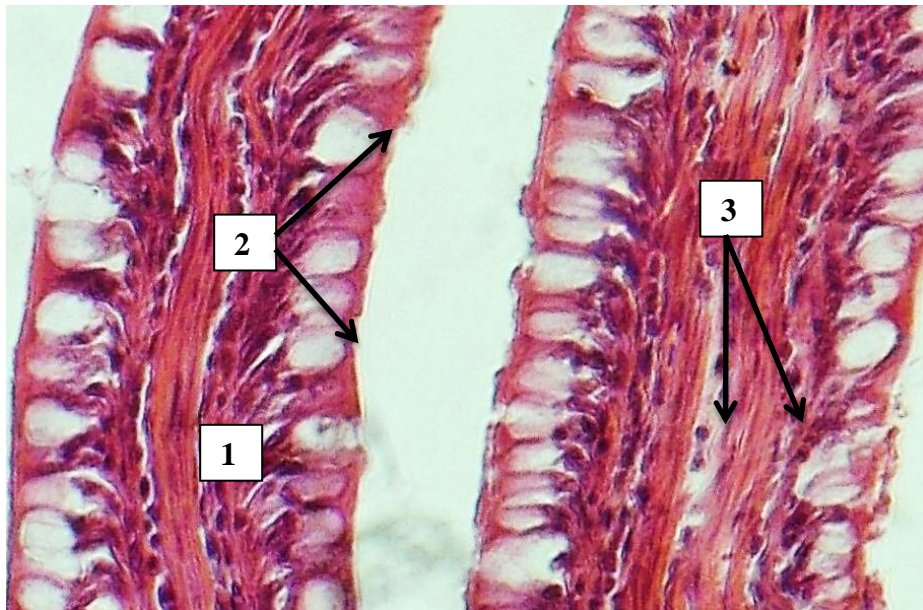


Рис. 9. Ворсинка клубової кишки гуся 2-річного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 1000$). 1 – основа ворсинки; 2 – келихоподібні клітини; 3 – пучки гладких м'язових клітин.

Надалі, у гусей 8-місячного – 5-річного віку висота епітелію ворсинок у дванадцятипалій кишці була в межах $24,8 \pm 2,8$ – $30,5 \pm 1,3$ мкм, порожній – $21,3 \pm 0,9$ – $24,0 \pm 1,7$ мкм, клубовій – $26,7 \pm 1,1$ – $25,3 \pm 0,7$ мкм, сліпих – $24,4 \pm 1,1$ – $37,7 \pm 1,3$ мкм і прямій – $28,9 \pm 1,7$ – $34,1 \pm 1,1$ мкм.

Із збільшенням віку гусей відбувались зміни глибини і ширини крипт. Останні, як відомо, виконують не тільки секреторну функцію, а є місцем розмноження і диференціювання клітин епітелію (Deplancke et. al., 2001; Noy et. al., 2001). Збільшення з віком глибини крипт у кишечнику птиці вказує на їх більш високу функціональну активність (Moran, 1985).

У курей кишкові крипоти значно збільшуються в діаметрі і довжині у перші 7-10 діб після вилуплення (Sklan, 2001). За результатами наших досліджень найбільш інтенсивно глибина крипт дванадцятипалої кишки гусей збільшувалася до 14-добового віку, порожньої, клубової і прямої – до 21-добового. Збільшення глибини крипт сліпих кишків відбувалося

повільніше, значенню дорослої птиці цей показник відповідав у 1-річному віці.

Таблиця 18

Висота епітелію ворсинок кишечника гусей, мкм,

$M \pm m, n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцяти пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	10,1±0,9	13,7±0,7	12,3±0,9	16,0±0,9	14,1±1,0
3 доби	14,1±1,2*	15,8±0,7	21,3±2,0 ^{2*}	19,3±1,1*	24,7±1,0 ^{3*}
7 діб	14,6±0,8	18,55±0,5*	20,3±1,7	19,3±1,0	23,6±1,9
14 діб	12,7±0,5	18,35±1,0	19,3±0,9	19,2±1,0	20,0±1,8
21 доб	13,2±1,3	17,9±0,9	25,1±1,1 ^{2*}	20,4±0,6	24,5±1,4
1 міс.	16,5±1,2	16,5±0,4	24,2±0,9	18,4±0,9	19,6±1,0
2 міс.	22,5±1,1 ^{2*}	19,7±0,5 ^{2*}	24,6±1,2	25,1±1,4 ^{2*}	22,8±1,8
6 міс.	22,1±1,1	22,6±0,5 ^{2*}	24,8±0,8	21,5±1,7	31,4±0,6 ^{2*}
8 міс.	24,8±2,8	21,4±1,0	26,7±1,1	25,2±1,8	28,9±1,7
1 р.	28,9±1,2	21,9±0,9	25,1±1,1	24,4±1,1	32,5±1,4
2 р.	27,6±1,3	23,5±0,4	24,3±0,8	32,8±2,0 ^{2*}	29,6±1,2
3 р.	30,5±1,3	24,0±0,7	25,3±0,7	37,7±1,3	34,1±1,1
5 р.	25,1±2,1	21,3±0,9	24,1±1,0	34,5±1,7	34,3±2,3

Максимальне значення цього показника (279,3±12,4 мкм) у дванадцятипалій кишці встановлено у 2-місячному віці гусей, у порожній (346,1±11,4 мкм) – у 6-місячному, у клубовій (279,6±10,0 мкм) – у 2-місячному, у сліпих (263,6±10,3 мкм) – у 3-річному і у прямій (301,0±14,3 мкм) – у 1-місячному. Таким чином, збільшення глибини крипт у різних

кишках гусей великої сірої породи відбувалось асинхронно, що в цілому узгоджується з відповідними даними вікових змін глибини крипт кишечника гусей породи Yangzhou (Liu et. al., 2010).

Найменші показники глибини крипт кишечника встановлено у 1-добовому віці птиці. Так, глибина крипт дванадцятипалої кишки у 1-добових гусей становила $80,6 \pm 6,3$ мкм. У зв'язку із збільшенням глибини крипт більш вираженими ставали їх донна частина і тіло.

Найбільш інтенсивно глибина крипт цієї кишки збільшувалася до 14-добового віку птиці. У 3- і 14-добовому віці гусей вона була більшою на 56,1 ($p \leq 0,001$) і 87,5 % ($p \leq 0,001$) і становила $125,8 \pm 5,2$ і $213,8 \pm 8,1$ мкм. Слід відмітити, що у 7-добовому віці птиці (рис. 10) значення глибини крипт було меншим на 10,4 %, ніж у птиці 3-добового віку.

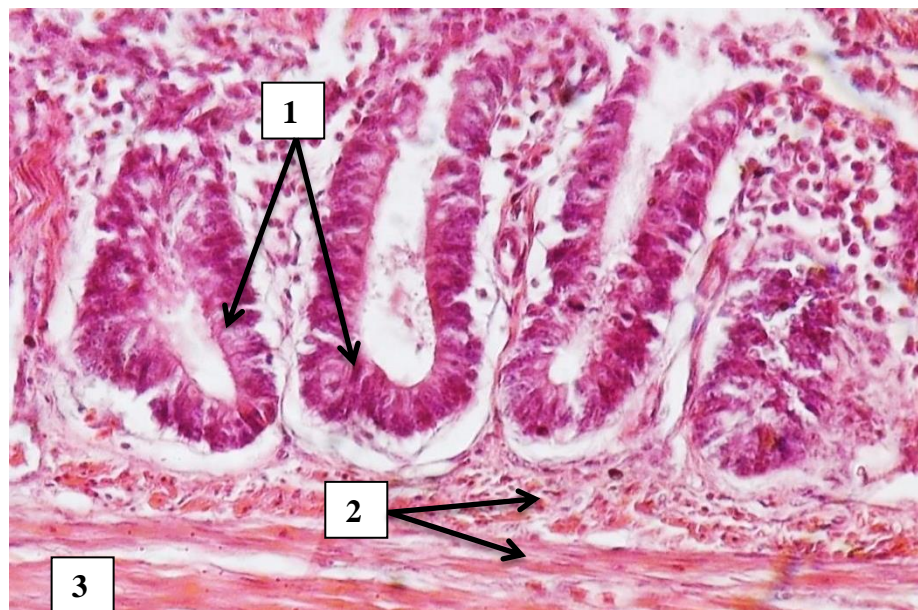


Рис. 10. Крипти порожньої кишки гуся 7-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 400$). 1 – крипти; 2 – м'язова пластинка слизової оболонки; 3 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Найбільшого значення глибина крипт дванадцятипалої кишки набула у 2-місячному віці і становила $279,3 \pm 12,4$ мкм (табл. 19).

Показник глибини крипт, характерний для дорослої птиці, був встановлений у птиці віком один місяць ($238,4 \pm 7,7$ мкм).

Глибина крипт кишечнику гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	80,6±6,3	75,5±4,6	90,8±5,4	50,6±2,6	79,5±4,28
3 доби	125,8±5,2***	125,8±5,1***	124,3±6,1**	78,0±2,8***	110,4±8,3*
7 діб	114,0±6,9	143,3±3,4*	119,5±4,4	105,3±4,4***	114,8±6,8
14 діб	213,8±8,1***	139,1±7,1	178,3±4,9***	91,4±5,3	144,5±9,3*
21 доба	203,3±8,3	200,4±12,3**	212,5±8,3**	107,3±4,8	203,3±20,6*
1 міс.	238,4±7,7*	221,8±15,9	267,5±5,4***	105,2±2,6	301,0±14,3**
2 міс.	279,3±12,4*	250,4±20,9	279,6±10,0	118,3±4,5*	266,7±9,7
6 міс.	245,6±2,6*	346,1±11,4**	266,5±8,1	188,5±7,55***	262,5±15,0
8 міс.	233,5±13,0	221,3±7,1***	240,8±7,5*	204,5±8,5	243,8±6,0
1 р.	241,6±9,1	200,4±20,3	212,5±8,3*	207,3±6,8	203,3±30,6
2 р.	252,1±17,3	221,8±15,9	217,5±9,6	246,0±6,1**	201,0±34,6
3 р.	274,0±18,2	219,7±46,3	194,6±6,7	263,6±10,3	188,3±16,2
5 р.	254,9±25,7	245,3±44,7	224,8±9,7*	232,0±11,8	194,5±32,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Поміж криптами у пухкій волокнистій сполучній тканині розташовані тонкі пучки гладких м'язових клітин, як прямують в основу ворсинок, де утворюють кілька товстих тяжів (рис. 11).

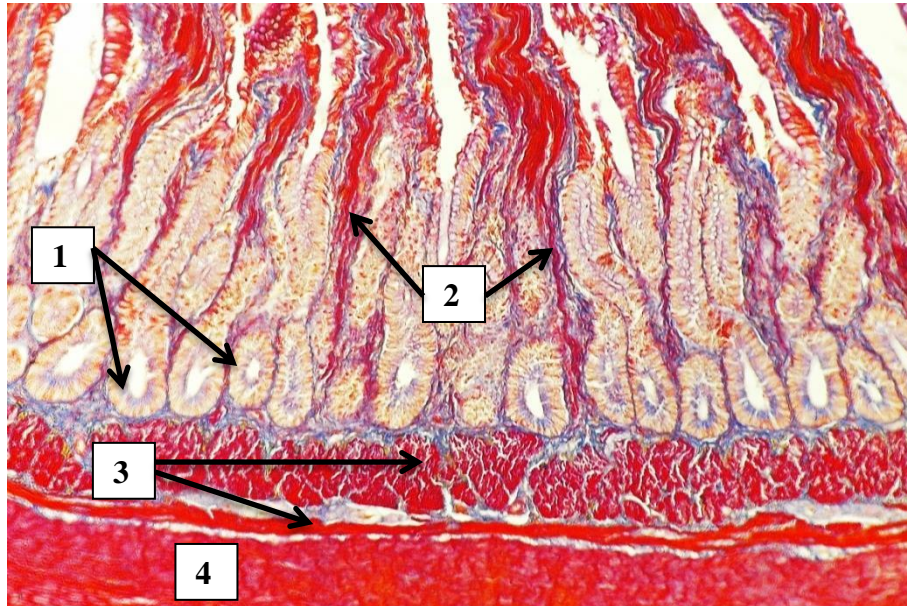


Рис. 11. Стінка порожньої кишки гуся 2-місячного віку. Гістопрепарат (забарвлення за Малорі, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – пучки гладких м'язових клітин; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Глибина крипт порожньої кишки поступово збільшувалася з 1-добового до 6-місячного віку (рис. 12). Значенням дорослих гусей цей показник відповідав у 21-добовому віці ($200,4 \pm 12,3$ мкм). Найбільш інтенсивно він змінювався в період з 1- до 3-добового і з 14- до 21-добового віку, коли збільшився відповідно на 66,6 ($p \leq 0,001$) і 44,0 % ($p \leq 0,01$).

Максимальне значення глибини крипт цієї кишки встановлено у гусей 6-місячного віку ($346,1 \pm 11,4$ мкм).

Глибина крипт клубової кишки збільшувалася до 2-місячного віку. У 3-, 14-, 21- добовому, 1- і 2-місячному віці гусей вона була більшою на 37,0 ($p \leq 0,01$); 49,2 ($p \leq 0,001$); 19,2 ($p \leq 0,01$); 25,9 ($p \leq 0,001$) і 4,5 %. Значення дорослої птиці глибина крипт клубової кишки досягала у 21-добовому віці і

становила $212,5 \pm 8,3$ мкм, максимального показника досягла у 2-місячному віці ($279,6 \pm 10,0$ мкм).

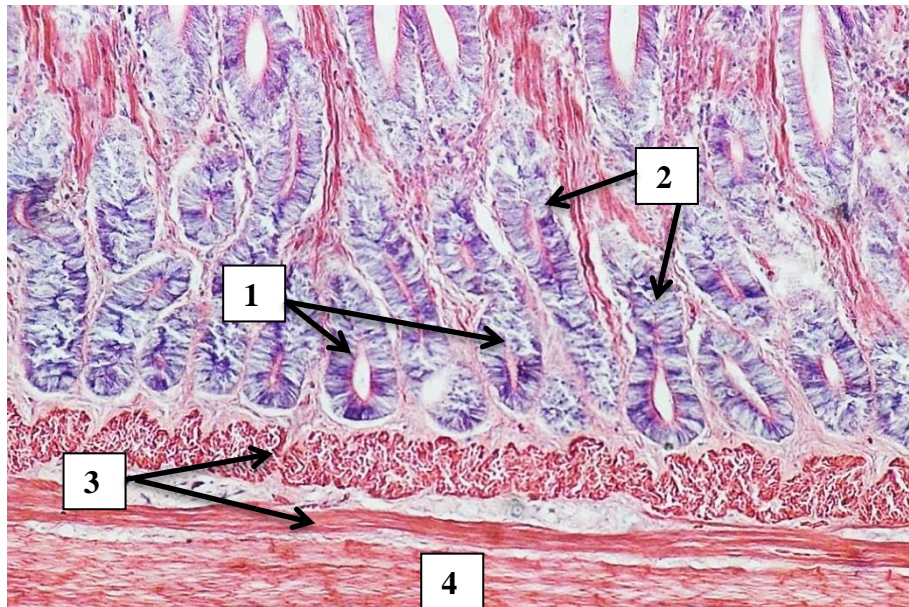


Рис. 12. Крипти порожньої кишки гуся 6-місячного віку. Гістопрепарат (азур II – еозин, $\times 200$). 1 – дно крипт; 2 – тіло крипти; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Глибина крипт сліпих кишок збільшувалася впродовж усього постнатального періоду онтогенезу. Її максимальне значення ($263,6 \pm 10,3$ мкм) цього показника встановлено у 3-річному віці птиці. Найбільш інтенсивно глибина крипт цих кишок збільшувалася з 1- до 3- і 7-добового віку, а також з 2- до 6-місячного віку, відповідно на $54,1$ ($p \leq 0,001$); $34,9$ ($p \leq 0,001$) і $59,4$ % ($p \leq 0,001$). Значенням дорослої птиці ($207,3 \pm 6,8$ мкм) цей показник сліпих кишок відповідав у 1-річному віці.

Значенням дорослої птиці глибина крипт прямої кишки досягала у 21-добовому віці і становила $203,3 \pm 20,6$ мкм. Її максимальне значення встановлено у 1-місячних гусей ($301,0 \pm 14,3$ мкм). Найбільш інтенсивно глибина крипт цієї кишки змінювалася впродовж першого місяця постнатального періоду онтогенезу. У 3-, 7-, 14-, 21-добовому і 1-місячному

віці птиці вона була більшою відповідно на 38,8 ($p \leq 0,05$); 4,0; 25,9 ($p \leq 0,05$); 40,7 ($p \leq 0,05$) і 48,1 % ($p \leq 0,01$).

Ширина крипт усіх кишок, за винятком дванадцятипалої, найменші значення мала в 1-добовому віці гусей і становила у порожній кишці $17,0 \pm 1,001$ мкм; клубовій – $22,8 \pm 1,6$ мкм; сліпих – $20,8 \pm 1,1$ мкм і прямій – $22,4 \pm 1,3$ мкм (табл. 20).

Таблиця 20

Ширина крипт кишечнику гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцяти-пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	$39,0 \pm 2,4$	$17,0 \pm 1,0$	$22,8 \pm 1,6$	$20,8 \pm 1,1$	$22,4 \pm 1,3$
3 доби	$30,3 \pm 1,1^*$	$30,47 \pm 1,5^{3*}$	$41,2 \pm 1,2^{3*}$	$31,2 \pm 1,2^{3*}$	$40,3 \pm 2,9^{3*}$
7 діб	$51,0 \pm 2,7^{3*}$	$31,5 \pm 1,1$	$51,1 \pm 2,7^*$	$28,8 \pm 1,05$	$34,4 \pm 2,1$
14 діб	$33,8 \pm 1,3^{3*}$	$40,3 \pm 1,6^{3*}$	$38,1 \pm 2,0^{2*}$	$25,9 \pm 1,4$	$37,5 \pm 1,9$
21 доб	$36,7 \pm 2,0$	$34,1 \pm 1,2^*$	$37,1 \pm 1,2$	$33,9 \pm 1,1^{2*}$	$37,5 \pm 2,1$
1 міс.	$30,9 \pm 2,4$	$32,0 \pm 1,9$	$33,7 \pm 1,6$	$37,1 \pm 1,4$	$43,3 \pm 1,3$
2 міс.	$40,0 \pm 2,0^*$	$44,4 \pm 2,5^{2*}$	$43,8 \pm 0,8^{3*}$	$39,9 \pm 2,5$	$36,3 \pm 1,9$
6 міс.	$49,3 \pm 2,9^*$	$41,2 \pm 2,1$	$36,2 \pm 1,0^{3*}$	$35,2 \pm 1,2$	$38,4 \pm 1,1$
8 міс.	$44,1 \pm 4,8$	$50,3 \pm 2,6^*$	$33,1 \pm 1,2$	$32,6 \pm 1,15$	$41,4 \pm 2,6$
1 р.	$40,9 \pm 4,1$	$44,1 \pm 1,2$	$37,1 \pm 1,2^*$	$33,9 \pm 1,1$	$37,5 \pm 2,1$
2 р.	$40,3 \pm 5,1$	$42,0 \pm 1,9$	$33,7 \pm 0,9$	$37,1 \pm 0,9$	$43,3 \pm 3,9$
3 р.	$32,4 \pm 2,5$	$47,5 \pm 1,8$	$37,5 \pm 0,6^{2*}$	$39,7 \pm 0,9$	$32,6 \pm 1,1^*$
5 р.	$35,1 \pm 4,6$	$44,7 \pm 1,17$	$39,0 \pm 1,2$	$43,8 \pm 1,1^*$	$48,4 \pm 1,0$

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

У 3-добових гусей цей показник відповідав значенням дорослої птиці. Ширина крипт дванадцятипалої кишки вже у 1-добовому віці мала значення, характерне для дорослої птиці – $39,0 \pm 2,4$ мкм. У птиці 3-добового – 5-річного віку ширина крипт цієї кишки визначалася в межах $30,34 \pm 1,1$ – $51,0 \pm 2,7$ мкм, порожньої – $30,4 \pm 1,5$ – $50,3 \pm 2,6$ мкм, клубової – $33,1 \pm 1,2$ – $51,1 \pm 2,7$ мкм, сліпих – $25,9 \pm 1,4$ – $43,8 \pm 1,1$ мкм і прямої – $32,6 \pm 1,1$ – $48,4 \pm 1,0$ мкм.

Найбільші значення щільності крипт, як і ворсинок, реєстрували у 1-добовому віці птиці у порожній, сліпих і прямій кишках, де вони становили відповідно $31,6 \pm 1,9$; $26,8 \pm 1,1$ і $32,9 \pm 1,4$ на 1 мм довжини слизової оболонки (табл. 21). У дванадцятипалій і клубовій кишках найбільші значення цього показника встановлено у 3-добовому віці, яке дорівнювало $21,3 \pm 0,9$ і $20,4 \pm 1,3$ крипт/мм слизової оболонки.

Починаючи з 3-добового віку, цей показник кишечнику гусей відповідав значенням дорослої птиці і впродовж усього постнатального періоду онтогенезу змінювався мало. У дванадцятипалій кишці щільність крипт коливалась в межах $18,8 \pm 0,8$ – $24,3 \pm 0,9$, порожній – $18,4 \pm 0,4$ – $23,8 \pm 1,3$, клубовій – $14,9 \pm 0,2$ – $21,5 \pm 0,8$, сліпих – $12,0 \pm 0,5$ – $18,8 \pm 0,8$ і прямій – $13,7 \pm 0,5$ – $19,3 \pm 0,4$ на 1 мм.

Висота епітелію крипт (рис. 13) найменші значення мала у 1-добовому віці птиці. Вони становили у дванадцятипалій кишці $13,5 \pm 0,9$ мкм, порожній – $13,7 \pm 0,2$ мкм, клубовій – $15,4 \pm 0,9$ мкм, сліпих – $13,7 \pm 0,5$ мкм і прямій – $13,6 \pm 1,2$ мкм (табл. 22).

До 14-добового віку у всіх кишках, за винятком прямої, спостерігали поступове незначне збільшення цього показника. Порівняно з гусьми 1-добового віку в 14-добовій птиці висота епітеліального шару була більшою: у дванадцятипалій кишці на 38,7 % ($p \leq 0,01$), порожній – на 19,3 % ($p \leq 0,01$), клубовій – на 9,7 %, сліпих – на 22,0 % ($p \leq 0,05$) і прямій – на 96,0 % ($p \leq 0,001$).

У старшої птиці значення цього показника коливалось у межах: у дванадцятипалій кишці – від $17,0 \pm 0,3$ до $21,3 \pm 0,9$ мкм, порожній – від

16,4±0,6 до 21,8±0,7 мкм, клубовій – від 18,6±0,2 до 22,3±1,0 мкм і сліпих – від 16,2±1,1 до 21,1±0,1 мкм.

Таблиця 21

Щільність крипт кишечнику гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцяти пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	19,1±0,2	31,6±1,9	12,8±0,9	26,8±1,1	32,9±1,38
3 доби	21,3±0,9*	21,2±1,1 ^{3*}	20,4±1,3 ^{2*}	22,5±1,1*	21,4±1,1 ^{2*}
7 діб	20,7±1,3	23,2±1,2	21,5±0,8	17,1±0,6 ^{2*}	18,5±1,9
14 діб	24,2±1,2	23,8±1,3	18,3±0,9*	17,8±0,3	16,9±0,8
21 доб	21,6±1,1	20,1±1,2	19,8±0,3	18,8±0,8	19,3±0,4*
1 міс.	22,7±0,5	19,1±1,1	17,8±0,9	15,2±0,4**	15,5±1,4*
2 міс.	20,3±0,9	20,2±2,0	16,8±0,5	12,0±0,5 ^{3*}	15,0±0,8
6 міс.	21,1±0,3	18,4±0,4	16,3±0,1	12,8±0,3	13,7±0,5
8 міс.	24,3±0,9 ^{2*}	20,8±0,7*	18,9±0,7	12,4±0,4	17,1±1,1*
1 р.	20,3±1,0*	20,1±1,2	17,8±0,3	16,8±0,4 ^{3*}	19,4±0,5
2 р.	22,1±1,3	19,1±1,1	17,3±0,4	15,2±0,5	15,5±0,6 ^{3*}
3 р.	18,8±0,8	20,7±1,2	15,2±0,8	15,1±0,4	11,8±0,9*
5 р.	19,1±1,8	19,5±1,1	14,9±0,2	15,0±0,3	13,0±1,1

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

На відміну від показників інших кишок, у прямій висота епітелію крипт в усі вікові періоди, починаючи з 3-добового, була більшою. Порівняно з значеннями цього показника в інших кишках гусей 3- і 7-добового віку, які

коливалися в межах відповідно від $15,0 \pm 0,2$ до $16,3 \pm 0,4$ мкм і від $15,2 \pm 0,3$ до $16,1 \pm 0,3$ мкм, у прямій вони становили $17,6 \pm 1,4$ і $18,8 \pm 2,3$ мкм. Порівняно з показником висоти епітелію крипт у птиці 7-добового віку, у 14-добових гусей він збільшився на 41,8 % ($p \leq 0,05$) до $26,7 \pm 1,4$ мкм. Надалі, впродовж усього періоду дослідження цей показник був значно більшим, ніж в інших кишках і визначався в межах $20,6 \pm 0,7$ – $26,4 \pm 1,6$ мкм.

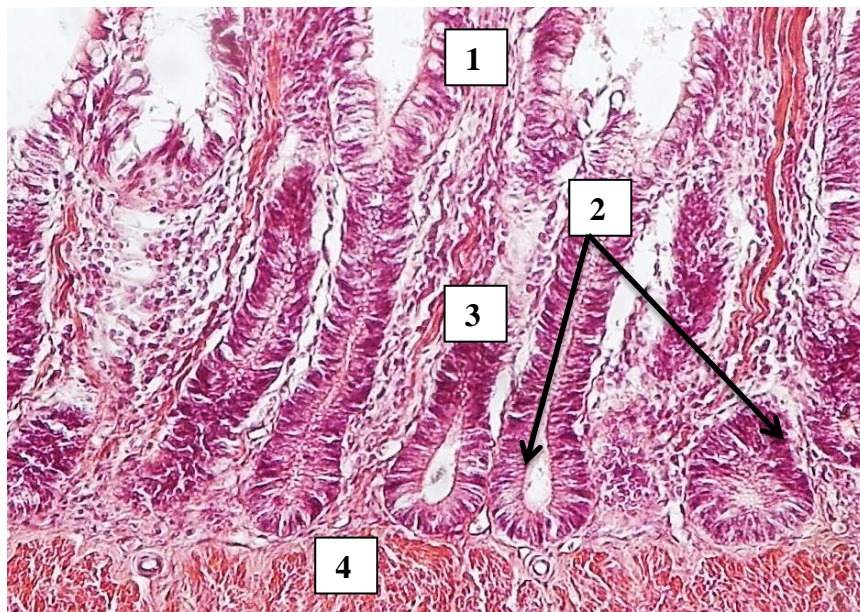


Рис. 13. Епітелій крипт клубової кишки гуся 1-місячного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – ворсинка; 2 – крипти; 3 – епітелій крипт; 4 – м'язова пластинка слизової оболонки.

Слизова оболонка клоаки вистелена багатошаровим плоским незроговілим епітелієм. Його базальний шар, що забарвлюється базофільно, утворений більш високими клітинами, поверхневий – плоскими. Товщина епітеліального шару у гусей 1-добового віку становила $122,3 \pm 6,2$ мкм (табл. 23).

Найбільш інтенсивно вона збільшувалась до 14-добового віку, сягаючи при цьому $224,1 \pm 12,9$ мкм. До 6-місячного віку товщина епітеліального шару слизової оболонки клоаки поступово збільшувалась і у старшої птиці визначалась в межах $273,2 \pm 17,7$ – $298,4 \pm 22,4$ мкм.

Висота епітелію крипт кишечника гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцяти пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	13,5±0,9	13,7±0,2	15,4±0,9	13,7±0,5	13,6±1,2
3 доби	15,8±0,9	15,8±0,3 ^{3*}	16,3±0,4	15,0±0,2*	17,6±1,4
7 діб	15,7±0,5	16,1±0,3	15,3±1,0	15,2±0,3	18,8±2,3
14 діб	18,7±0,6**	16,4±0,6	16,9±1,3	16,7±0,8	26,7±1,4*
21 доб	19,2±0,4	18,1±0,5	18,6±0,2	17,1±0,5	26,4±1,6
1 міс.	19,4±0,2	17,9±0,5	19,4±0,9	16,2±1,1	24,0±1,2
2 міс.	21,3±0,9	18,7±0,8	22,0±0,2*	21,1±0,1 ^{2*}	24,0±2,6
6 міс.	17,5±0,1 ^{2*}	21,8±0,7*	22,3±1,0	16,0±0,2 ^{3*}	26,3±1,5
8 міс.	18,4±0,9	16,4±0,9 ^{2*}	19,8±1,1	18,5±1,0	23,4±1,6
1 р.	19,3±0,7	18,1±0,5	18,7±0,3	17,1±0,5	26,4±1,6
2 р.	17,0±0,27	17,9±0,5	19,4±0,3	16,2±0,7	24,0±3,1
3 р.	17,2±1,2	18,6±0,8	19,3±0,9	16,9±0,2	20,6±0,7
5 р.	19,3±4,7	20,9±1,3	21,2±0,4	19,3±0,8	22,6±2,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Власна пластинка слизової оболонки кишечника гусей утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. В основі ворсинок кишечника птиці 1-добового віку переважала аморфна речовина. Крім останньої, в ній виявляли окремі колагенові волокна, клітини фібробластичного ряду, лімфоцити, тканинні базофіли, еозинофільні лейкоцити. Поміж клітинними і неклітинними структурами сполучної тканини розташовані кровоносні

судини мікроциркуляторного русла з еритроцитами, а також вузькі тяжі гладких м'язових клітин (рис. 14 і 15).

Таблиця 23.

Товщина епітеліального шару слизової оболонки клоаки гусей 1-добового – 5-річного віку, мкм, $M \pm m$, n=5

Вік	Товщина епітеліального шару
1 дб.	122,3±6,2
3 дб.	164,9±7,3**
7 дб.	174,39±8,1
14 дб.	224,07±12,9*
21 дб.	237,4±15,3
1 міс.	245,6±11,1
2 міс.	263,2±15,9
6 міс.	284,1±12,3
8 міс.	277,3±17,1
1 р.	260,4±14,7
2 р.	295,6±19,3
3 р.	273,2±17,7
5 р.	298,4±22,4

*Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.*

Про активні процеси гістогенезу пухкої волокнистої сполучної тканини власної пластинки слизової оболонки стінки кишечника у перші тижні життя гусей свідчить збільшення кількості різних клітин і формування волокнистих структур волокон в її складі. Якщо у птиці 1-3-добового віку в стромі ворсинок, між криптами переважала аморфна речовина, траплялись окремі клітини між тонкими колагеновими волокнами, то у старшої в її складі значно збільшувалась кількість клітин і волокон. З віком колагенові волокна

потовщувались, вони утворювали густу сітку. Серед клітин переважали фібробласти, у великій кількості виявляли тканинні базофіли; останні переважно розташовувались навколо гирла крипт.

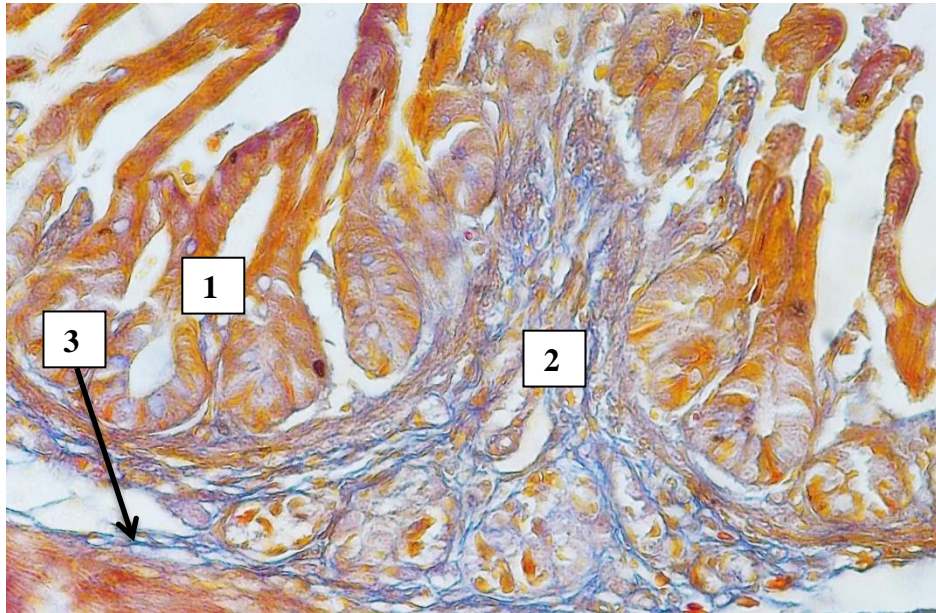


Рис. 14. Власна пластинка клубової кишки гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 400$). 1 – крипти; 2 – складка слизової оболонки; 3 – пучки колагенових волокон.

При цьому тканинні базофіли виявлялися у складі всієї стінки кишок, але найбільша їх кількість знаходилась у ділянці гирла крипт (рис. 16). Найбільший вміст колагенових волокон виявлено безпосередньо під базальною мембраною епітеліального шару ворсинок і крипт.

Отримані нами дані стосовно тканинного складу власної пластинки слизової оболонки стінки кишечника в цілому узгоджуються з інформацією Anwar et. al., 2021, яку було отримано при дослідженні мікроскопічної будови стінки клубової кишки гуски єгипетської (*Alopochen egyptiacus*).

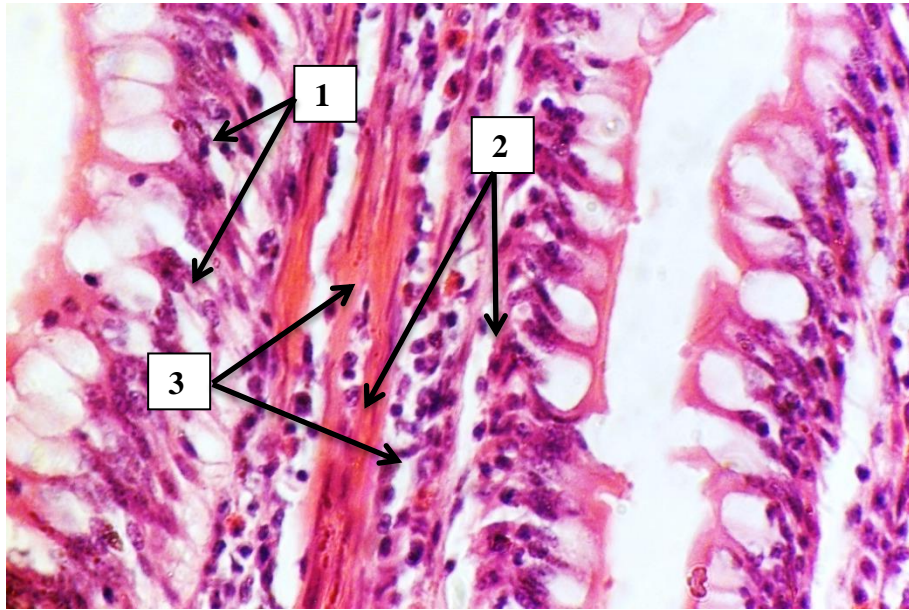


Рис. 15. Ворсинки клубової кишки гуся 5-річного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 1000$). 1 – келихоподібні клітини; 2 – клітини фібробластичного ряду; 3 – тяжі гладких м'язових клітин.

З віком гусей інтенсивно розвивався м'язовий компонент ворсинок.

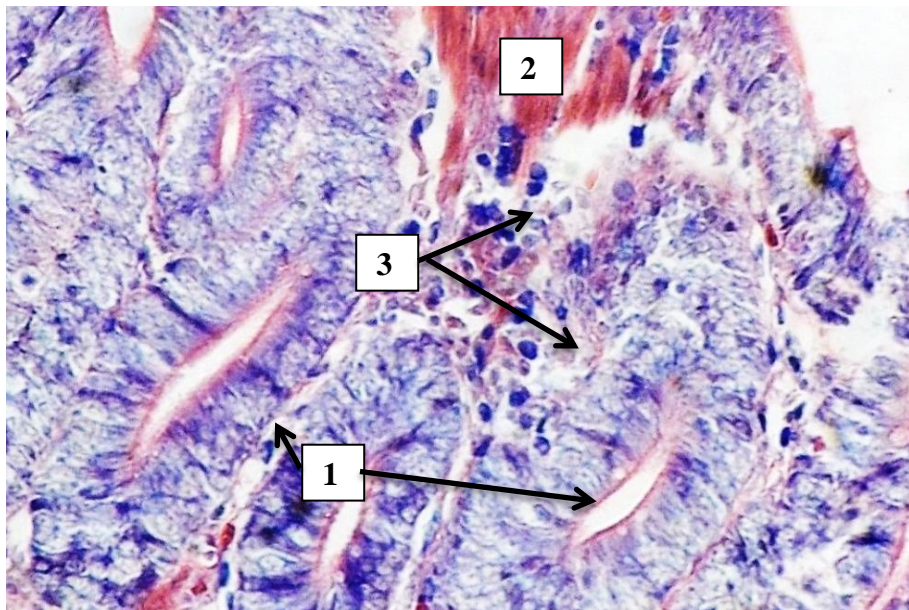


Рис. 16. Слизова оболонка порожньої кишки гуся 60-добового віку. Гістопрепарат (азур II – еозин, $\times 400$). 1 – епітелій крипт; 2 – пучок гладких м'язових клітин; 3 – тканинні базофіли.

Вже у 7-добових гусей в їх основі реєстрували до 7 тяжів гладких м'язових клітин, які у вигляді вузьких смужок між криптами брали початок від м'язової пластинки слизової оболонки (рис. 17).

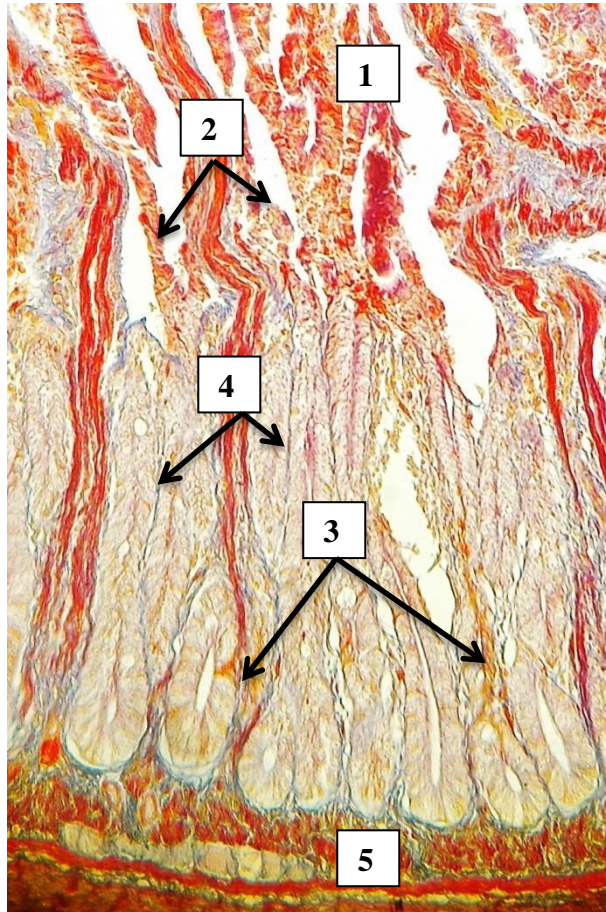


Рис. 17. Слизова оболонка дванадцятипалої кишки гуся 14-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 200$). 1 – ворсинка; 2 – тяжі гладких м'язових клітин в ворсинках; 3 – крипти; 4 – пучки гладких м'язових клітин між криптами; 5 – м'язова пластинка.

Порівняно з птицею молодшого віку, у 14-добових гусей між основами крипт у більшій кількості зустрічали окремі артеріоли і венули, що вказує на формування системи кровопостачання структур слизової оболонки. У птиці старшого віку дані судини виявляли у великій кількості (рис. 18).

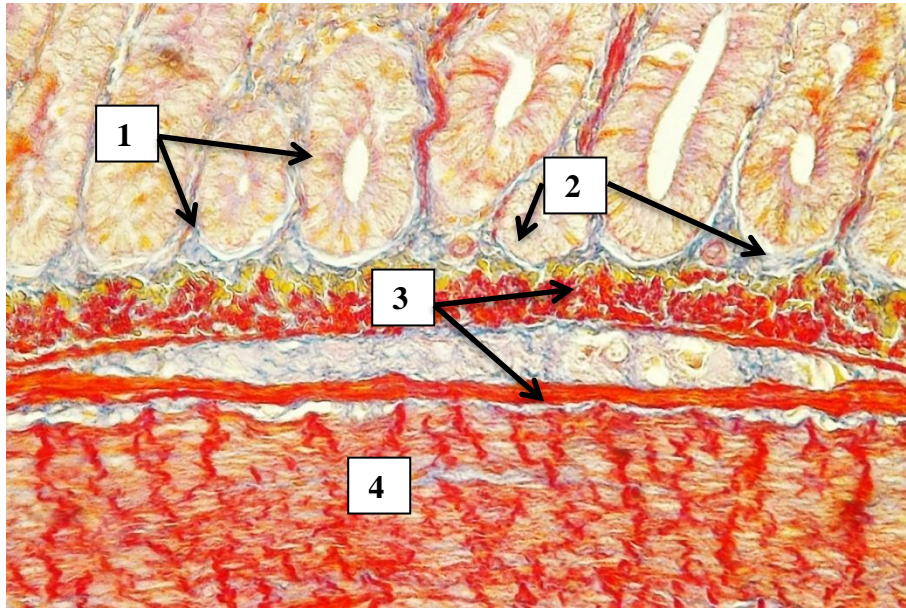


Рис. 18. Артеріоли і венули дванадцятипалої кишки гуся 60-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 400$). 1 – крипти; 2 – артеріоли; 3 – м'язова пластинка; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

На відміну від тонкого відділу кишечника, слизова оболонка товстого має поздовжні складки, в утворенні яких бере участь також і внутрішній шар м'язової оболонки (рис. 19). На поперечних зрізах сліпих і прямої кишок добових гусей таких складок виявляли від 1 до 4, 7-добового і старших – від 3 до 5.

Поряд з збільшення вмісту клітинних і неклітинних елементів пухкої волокнистої сполучної тканини, у складі власної пластинки слизової оболонки кишечника виявляли скупчення клітин лімфоїдного ряду. Крім лімфоцитів, у складі вузликів і окремих дифузних скупчень лімфоїдної тканини виявляли ретикулярні клітини, тканинні базофіли і тканинні макрофаги, а також еозинофільні лейкоцити. Найбільшу кількість лімфоїдних елементів було виявлено в сліпих кишках (рис. 20), що узгоджується з інформацією про їх більшу кількість у товстому відділі кишечника птиці (Трифонов и др., 2008).

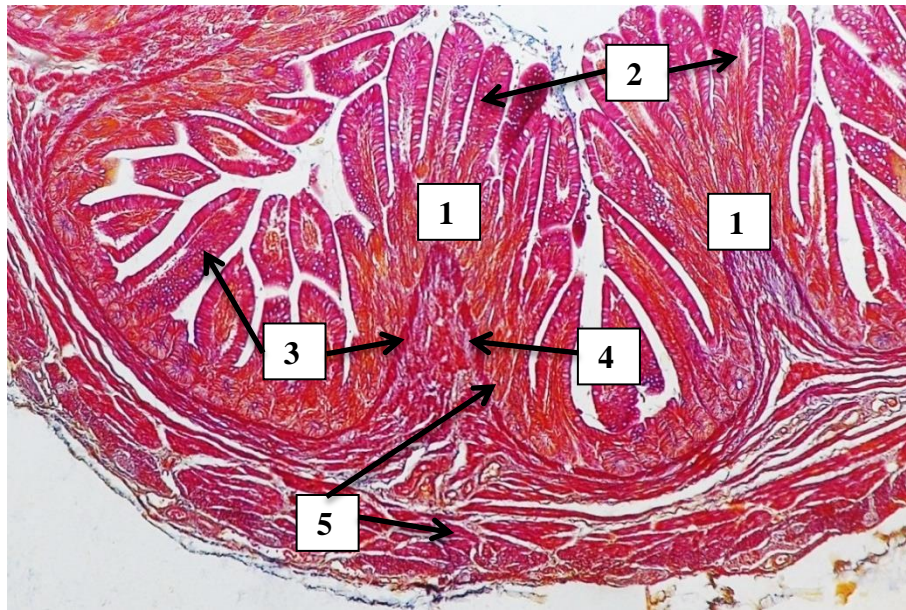


Рис. 19. Складки слизової оболонки прямої кишки гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 100$). 1 – складки; 2 – ворсинки; 3 – крипти; 4 – м'язова пластинка слизової оболонки; 5 – м'язова оболонка.

Крім лімфоцитів, у складі лімфоїдної тканини виявляли ретикулярні клітини, еозинофільні лейкоцити, тканинні базофіли і тканинні макрофаги.

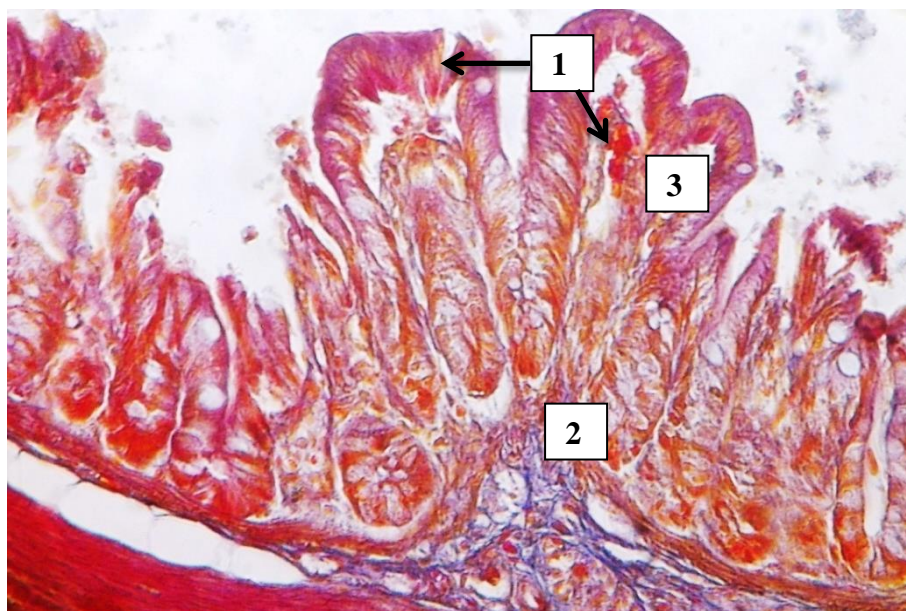


Рис. 20. Слизова оболонка сліпої кишки гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі; $\times 400$). 1 – епітелій слизової оболонки; 2 – закладка складки слизової оболонки; 3 – основа ворсинки.

Лімфоїдна тканина, як відомо, має чотири рівні структурно-функціональної організації: дифузну, передвузлики, первинні та вторинні вузлики. Дифузну лімфоїдну тканину і передвузлики виявляли в стінці кишечника гусей починаючи з 3-добового віку, а первинні і вторинні вузлики – після 21-добового віку.

Дифузну лімфоїдну тканину і передвузлики виявляли у гусей різного віку (рис. 21), а сформовані первинні і вторинні вузлики – починаючи з 21-добового віку (рис. 22).

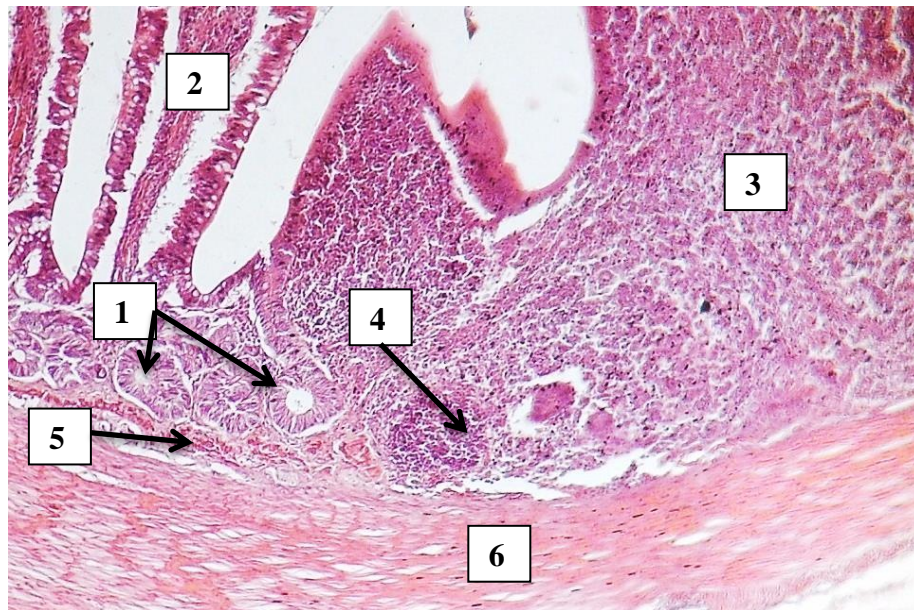


Рис. 21. Лімфоїдна тканина сліпої кишки гуся 60-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – ворсинка; 3 – дифузна лімфоїдна тканина; 4 – передвузлик; 5 – м'язова пластинка слизової оболонки; 6 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Як первинні, так і вторинні лімфоїдні вузлики мали видовжено-овальну або округлу форму. Збільшення в них з віком гусей вмісту клітин лімфоїдного ряду, макрофагів і тканинних базофілів вказує на інтенсивні процеси гістогенезу лімфоїдної тканини.

У складі слизової оболонки структури лімфоїдної тканини переважно виявляли у власній пластинці. Іноді вони траплялися і в підслизовій основі (рис. 23).

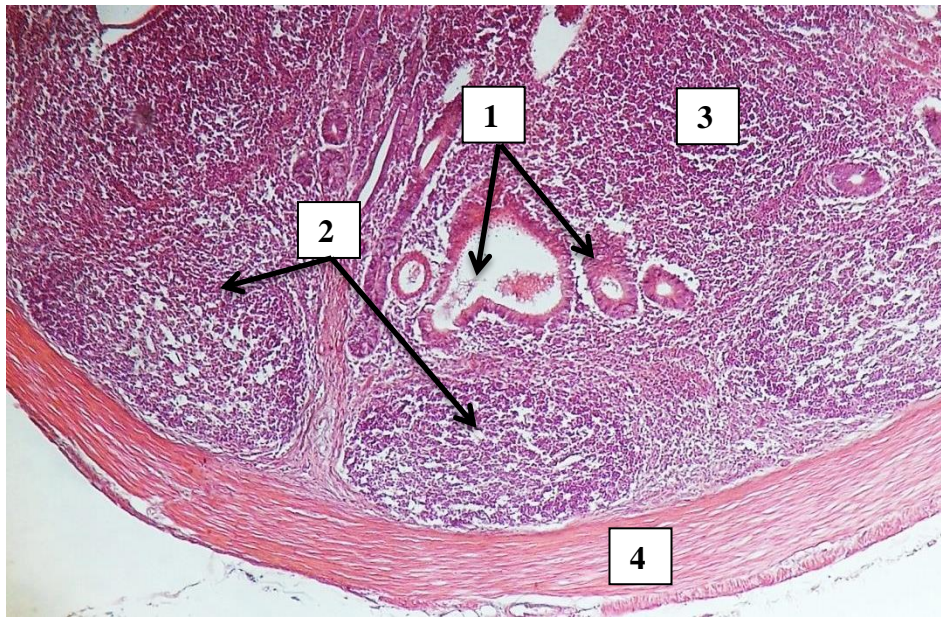


Рис. 22. Лімфоїдна тканина сліпої кишки гуся 30-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – лімфоїдні вузлики; 3 – дифузна лімфоїдна тканина; 4 – м'язова оболонка.

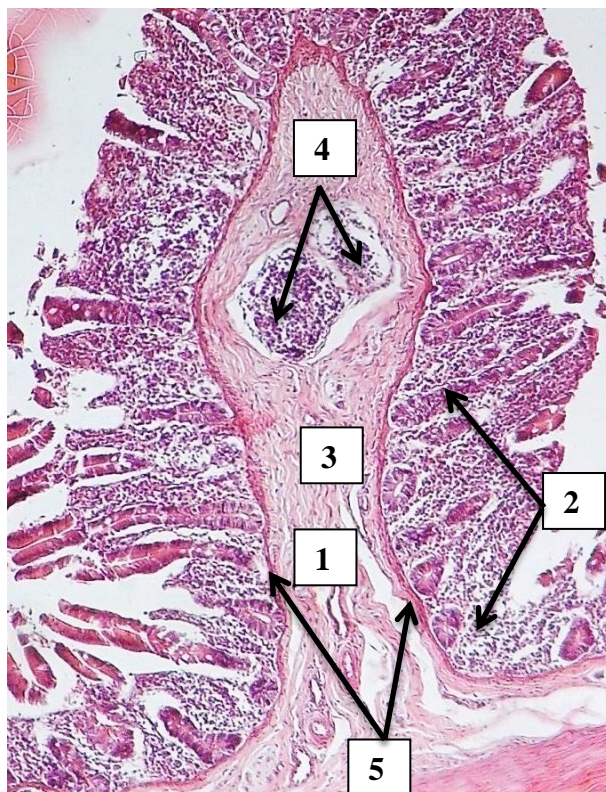


Рис. 23. Складка слизової оболонки сліпої кишки гуся 8-місячного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 100$). 1 – основа складки; 2 – крипти; 3 – власна пластинка слизової оболонки; 4 – лімфоїдні вузлики; 5 – м'язова пластинка слизової оболонки.

Наявність усіх чотирьох рівнів структурної організації лімфоїдної тканини у цьому віці свідчить про її повну функціональну зрілість. На деяких зрізах сліпих і прямої кишок виявляли місця виходу лімфоцитів із складу лімфоїдних вузликів слизової оболонки безпосередньо у просвіт кишечника.

Одержані нами дані щодо розвитку пухкої сполучної тканин власної пластинки слизової оболонки кишечника на ранніх стадіях постнатального періоду онтогенезу гусей узгоджуються з основними закономірностями гістогенезу сполучних тканин (Саркисов и др., 1987; Серов и др., 1981; Юрина и др., 1990).

Відомо, що у ссавців, і в людини у т.ч., м'язова пластинка слизової оболонки кишечника складається з двох шарів, побудованих з гладкої м'язової тканини. Її внутрішній шар утворений пучками гладких м'язових клітин, що мають переважно коловий напрямок, а зовнішній – поздовжній (Зуфаров и др., 2001; Faller et. al., 2004).

Не зважаючи на те, що м'язова пластинка є складовою слизової оболонки майже всієї травної трубки, дослідники на неї звертають мало уваги, а її фізіологічна роль залишається гіпотезою (Dumont et. al., 1994; Grundy et. al., 2006; Kuriyama et. al., 1998). Не випадково, в одній з небагатьох статей, присвяченій особливостям будови і функції м'язової пластинки слизової оболонки кишечника її називають «the forgotten sibling» – «забутий молодший брат» (Uchida et. al., 2007).

Відомо, що м'язова пластинка слизової оболонки забезпечує рухову активність її власної пластинки, сприяє руху ворсинок і, таким чином, бере участь у процесах всмоктування і секреції (Kamikawa et. al., 2002; Greenwood et. al., 1987). Як і м'язова оболонка, вона побудована з гладкої м'язової тканини, але значно відрізняється від неї чутливістю до хімічних речовин, у т.ч. фармакологічних препаратів, а також біоелектричною активністю (Dumont et. al., 1994; King et. al., 1922, 1945), участю у патологічних процесах стінки кишечника (Van Montfrans et al., 2002; Lembo et. al., 2003).

Як свідчить огляд літератури, відомості стосовно наявності та мікроскопічної будови м'язової пластинки слизової оболонки кишечника сільськогосподарської і дикої птиці є суперечливими.

Виконаними нами дослідженнями встановлено, що м'язова пластинка слизової оболонки кишечника гусей є, але її виразність та архітектоніка в його відділах є неоднаковою. У тонкому відділі вона утворена двома шарами гладкої м'язової тканини: внутрішнім і зовнішнім. Останній шар розвинений слабо. На відміну від ссавців, більш товстий внутрішній шар м'язової пластинки має не коловий, а поздовжній напрямок розташування клітин, а тонший зовнішній – не поздовжній, а коловий. Таким чином, результати наших досліджень стосовно особливостей будови м'язової пластинки слизової оболонки тонкого відділу кишечника гусей підтверджують подібну інформацію, одержану у страусів (Bezuidenhout, 1990) і курчат (Gabella, 1985).

Як свідчать результати наших досліджень, м'язова пластинка слизової оболонки кишечника свійських гусей утворена непосмугованою м'язовою тканиною. У тонкому відділі вона складається з двох шарів: внутрішнього і зовнішнього (рис. 24).

Пучки гладких м'язових клітин більш товстого внутрішнього шару мають поздовжній напрямок розташування, а тоншого зовнішнього – коловий. Між собою шари м'язової пластинки відокремлені тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини, в яких виявляли елементи підслизового нервового сплетення.

Внутрішній шар м'язової пластинки чітко виражений. Він знаходиться безпосередньо під основами крипт і має вигляд широкої оксифільно забарвленої смужки.

Зовнішній шар м'язової пластинки розвинений слабо. У зв'язку з цим на гістологічних препаратах стінки кишечника, забарвлених гематоксиліном і еозином, його не завжди можна диференціювати (рис. 25).

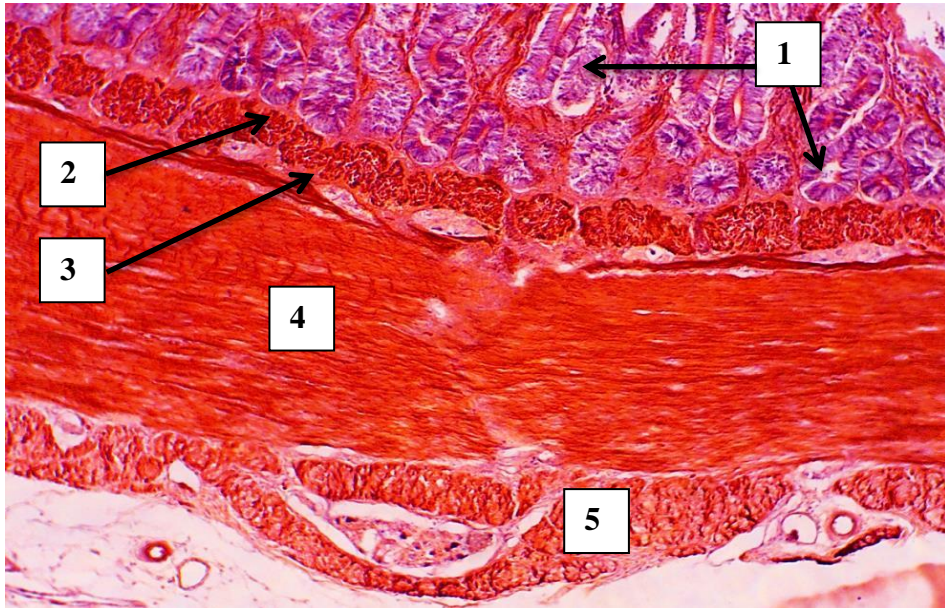


Рис. 24. Стінка клубової кишки гуся 6-місячного віку. Гістологічний препарат (азур II – еозин, $\times 10$). 1 – крипти, 2 — внутрішній шар м'язової пластинки слизової оболонки, 3 — зовнішній шар м'язової пластинки слизової оболонки; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки, 5 — зовнішній шар м'язової оболонки.

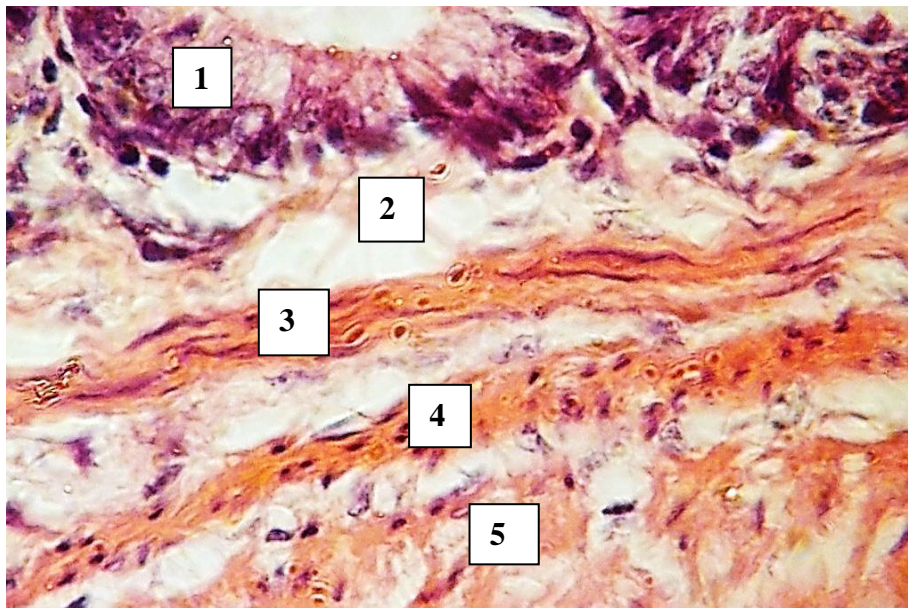


Рис. 25. Повздовжній зріз стінки порожньої кишки гуся 3-річного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 10$). 1 – епітелій крипти, 2 – власна пластинка слизової оболонки; 3 – внутрішній шар м'язової пластинки слизової оболонки, 4 – зовнішній шар м'язової пластинки слизової оболонки, 5 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Більш чітко він виділяється на гістологічних препаратах кишечника, забарвлених азур II – еозином, а також за Малорі (рис. 26).

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки змінювалась із збільшенням віку гусей. У птиці добового віку значення цього показника дванадцятипалої кишки становило $19,7 \pm 0,8$ мкм, у т.ч. внутрішнього шару – $12,5 \pm 0,7$ мкм, зовнішнього – $7,2 \pm 0,6$ мкм (табл. 24).

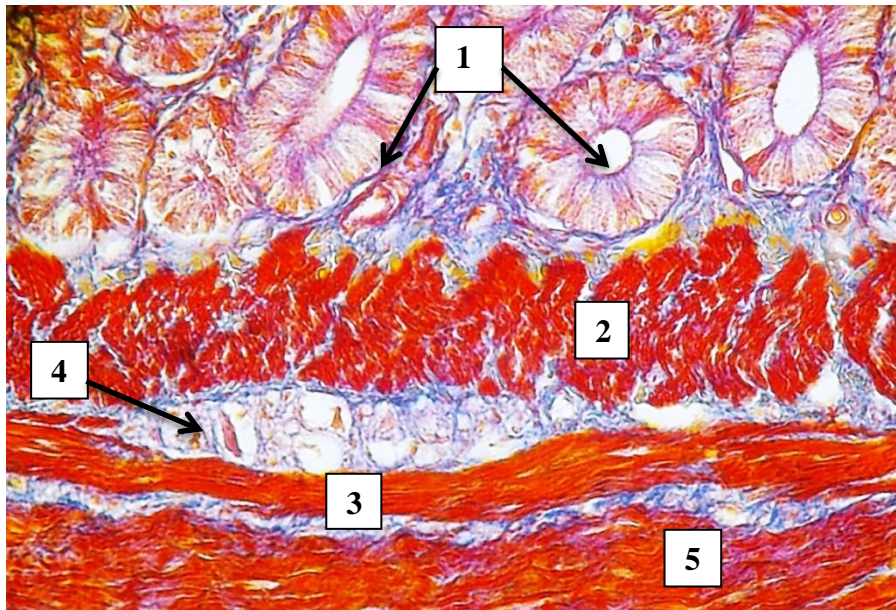


Рис. 26. Клубова кишка гуся 21-добового віку. Гістопрепарат (Забарвлення за Малорі, $\times 400$). 1 – епітелій крипт; 2 – внутрішній шар м'язової пластинки; 3 – зовнішній шар м'язової пластинки; 4 – ганглій підслизового нервового сплетення; 5 – внутрішній шар м'язової оболонки.

З віком гусей товщина м'язової пластинки поступово збільшувалася: у 3-, 7-, 14- добовому і 1-місячному віці відповідно на 1,2; 12,2; 46,4 ($p \leq 0,001$); 39,9 % ($p \leq 0,001$), набуваючи значень дорослої птиці ($41,6 \pm 1,8$ мкм) вже у 1-місячному віці. Надалі цей показник коливався в межах від $34,8 \pm 1,7$ до $44,9 \pm 2,1$ мкм. Середній віковий показник товщини м'язової пластинки дванадцятипалої кишки становив $34,1 \pm 2,4$ мкм.

Відносна товщина шарів м'язової пластинки, як і її абсолютна величина, з віком змінювалася. Її загальною закономірністю було збільшення даного показника внутрішнього шару з 56,8 % у 3-добовому до 70,7 % у 2-

місячному віці і відповідно зменшення зовнішнього. У гусей 3-5-річного віку відносна товщина внутрішнього шару була меншою і дорівнювала 64,1-64,8 %.

Таблиця 24

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки дванадцятипалої кишки гусей 1-добового – 5-річного віку, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Внутрішній шар	Зовнішній шар	Разом	Відносна товщина внутрішнього шару, %
1 доба	12,5±0,7	7,2±0,6	19,7±0,8	63,5
3 доби	11,3±0,5	8,6±0,5	19,9±0,6	56,8
7 діб	12,8±0,8	9,6±0,3	22,37±0,7	57,0
14 діб	21,8±0,3***	10,9±0,4	32,75±1,1***	66,7
21 доба	18,4±1,2	11,3±0,6	29,7±1,0	61,8
1 міс.	28,7±1,85**	12,9±0,6	41,6±1,8***	68,95
2 міс.	27,0±2,3	11,2±0,4	38,2±1,6	70,7
6 міс.	26,7±2,1	13,4±0,4	40,1±1,7	66,7
8 міс.	27,8±1,5	14,2±0,5	42,0±2,0	66,2
1 р.	31,8±1,1	13,1±0,4	44,9±2,1	70,9
2 р.	29,6±2,3	12,9±0,4	42,5±1,7	69,7
3 р.	22,3±2,2	12,2±0,4	34,8±1,7*	64,1
5 р.	22,6±2,0	12,3±0,5	35,0±2,1	64,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Порівняно з показником дванадцятипалої, товщина м'язової пластинки слизової оболонки порожньої кишки у гусей 1-добового віку була більшою на 34,9 % ($p \leq 0,001$) і становила $26,6 \pm 0,6$ мкм, у т.ч. внутрішнього шару – $20,35 \pm 1,38$ мкм, зовнішнього – $6,2 \pm 0,3$ мкм (табл. 25).

Таблиця 25

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки порожньої кишки гусей 1-добового – 5-річного віку, $M \pm m$, $n=5$, мкм

Вік	Внутрішній шар	Зовнішній шар	Разом	Відносна товщина внутрішнього шару, %
1 доба	$20,4 \pm 1,4$	$6,2 \pm 0,3$	$26,6 \pm 0,6$	76,6
3 доби	$21,5 \pm 1,08$	$6,1 \pm 0,2$	$27,7 \pm 0,46$	80,6
7 діб	$31,4 \pm 1,1^{***}$	$10,2 \pm 0,5^{***}$	$41,6 \pm 0,8^{***}$	75,4
14 діб	$30,9 \pm 1,9$	$11,9 \pm 0,3$	$42,7 \pm 1,1$	72,3
21 доба	$40,9 \pm 3,4^{**}$	$14,0 \pm 0,3^{**}$	$54,9 \pm 1,3^{***}$	74,5
1 міс.	$38,5 \pm 5,1$	$14,5 \pm 0,7$	$52,9 \pm 1,3$	72,6
2 міс.	$42,1 \pm 1,1$	$17,4 \pm 0,7^*$	$59,5 \pm 2,17^*$	70,8
6 міс.	$56,1 \pm 1,5^{***}$	$23,3 \pm 0,9^{***}$	$79,4 \pm 2,4^{***}$	70,7
8 міс.	$39,2 \pm 1,9^{***}$	$25,0 \pm 1,0$	$64,2 \pm 2,4$	61,1
1 р.	$40,9 \pm 3,4$	$24,1 \pm 0,8$	$65,0 \pm 2,2^{**}$	63,0
2 р.	$38,5 \pm 5,1$	$21,3 \pm 1,0$	$59,8 \pm 2,3$	64,3
3 р.	$23,4 \pm 1,0^*$	$23,9 \pm 0,5$	$47,3 \pm 2,0^{**}$	49,5
5 р.	$29,6 \pm 1,4^{**}$	$23,7 \pm 0,9$	$53,2 \pm 2,4$	55,6

З віком птиці товщина м'язової пластинки цієї кишки нерівномірно збільшувалася у 3-, 7-, 14-, 21- добовому, 2- і 6-місячному віці відповідно на 4,1; 50,4 ($p \leq 0,001$); 28,6 ($p \leq 0,001$), 12,4 і 33,3 % ($p \leq 0,001$), набуваючи значень дорослої птиці ($79,4 \pm 2,4$ мкм) у 6-місячному віці. Надалі цей показник зменшувався з $65,0 \pm 2,2$ мкм у птиці 1-річного віку до $53,2 \pm 2,4$ мкм у 5-річних гусей.

СВП товщини м'язової пластинки слизової оболонки порожньої кишки був більшим, ніж у дванадцятипалої на 52,2 % ($p \leq 0,01$) і становив $51,9 \pm 4,1$ мкм.

Відносна товщина внутрішнього і зовнішнього шару м'язової пластинки порожньої кишки з віком змінювалася. Загальною закономірністю змін було зменшення товщини внутрішнього шару з 80,6 % у 3-добовому до 55,6 % у 5-річному віці і відповідно збільшення товщини зовнішнього. Максимальні значення цього показника м'язової пластинки встановлено у гусей 1-добового – 6-місячного віку, які коливалися в межах від 80,6 до 70,7 %. У гусей 8-місячного – 2-річного віку відносна товщина внутрішнього шару м'язової пластинки порожньої кишки становила 61,1-64,3, у 3-5-річної птиці була меншою і дорівнювала 64,1-64,8 %.

У 1-добових гусей м'язова пластинка слизової оболонки клубової кишки мала приблизно однакову товщину з такою порожньої і становила $28,2 \pm 1,2$ мкм, у т.ч. внутрішнього шару – $18,2 \pm 1,1$ мкм, зовнішнього – $10,0 \pm 0,5$ мкм (табл. 26). З віком птиці товщина м'язової пластинки нерівномірно збільшувалася у 3-, 7-, 14-, 21- добовому віці відповідно на 25,7 ($p \leq 0,01$); 9,1, 19,0 ($p \leq 0,01$), 27,0 % ($p \leq 0,001$), набуваючи значень дорослої птиці ($58,4 \pm 1,3$ мкм) вже у 21-добовому віці. Максимальне значення ($89,1 \pm 2,9$ мкм) даного показника встановлено в гусей 1-місячних гусей. Надалі товщина м'язової пластинки поступово зменшувалася з $84,98 \pm 2,68$ мкм у птиці 2-місячного віку до $53,2 \pm 1,7$ мкм у 5-річних гусей. У птиці 8-місячного – 2-річного віку товщина м'язової пластинки клубової кишки визначалася у межах $70,0 \pm 3,0$ – $78,0 \pm 3,0$ мкм.

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки клубової кишки гусей 1-добового – 5-річного віку, $M \pm m$, $n=5$, мкм

Вік	Внутрішній шар	Зовнішній шар	Разом	Відносна товщина внутрішнього шару, %
1 доба	18,2±1,1	10,0±0,5	28,2±1,2	64,4
3 доби	26,3±0,4***	9,1±0,4	35,4±1,5**	74,3
7 діб	29,7±1,7	9,0±0,4	38,7±1,3	76,8
14 діб	32,5±1,1	13,5±0,7	46,0±1,5**	70,7
21 доба	42,2±2,9**	16,3±0,7	58,4±1,3***	72,2
1 міс.	71,1±1,1***	18,1±0,6	89,1±2,9***	79,7
2 міс.	66,6±0,4	18,4±0,7	85,0±2,7	78,4
6 міс.	64,5±2,9	19,2±0,7	83,8±3,3	77,0
8 міс.	53,7±2,7*	18,4±0,6	72,0±2,6*	74,5
1 р.	52,2±2,9	17,9±0,7	70,0±3,0	74,5
2 р.	61,1±3,8	17,0±0,6	78,0±3,0	78,3
3 р.	39,1±3,2***	16,7±0,7	55,8±2,2***	70,2
5 р.	35,2±4,7	18,1±0,8	53,2±1,7	66,1

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.

Середній віковий показник товщини м'язової пластинки слизової оболонки клубової кишки був більшим такого порожньої, на 17,6 % і становив $61,1 \pm 5,6$ мкм.

Впродовж усього терміну спостережень відносна товщина внутрішнього шару м'язової пластинки слизової оболонки клубової кишки коливалася в межах від 64,4 % у 1-добових гусей до 79,7 % у 1-місячних. Мінімальні значення даного показника встановлено у птиці 1-добового (64,4 %) і 5-річного віку (66,1 %). У гусей 3-добового – 3-річного віку відносна товщина внутрішнього шару м'язової пластинки порожньої кишки мала більш високі значення і становила 70,2-79,7 %.

На відміну від тонкого, у товстому відділі кишечника гусей м'язова пластинка представлена лише одним шаром пучків гладких м'язових клітин з поздовжнім напрямком розташування (рис. 27).

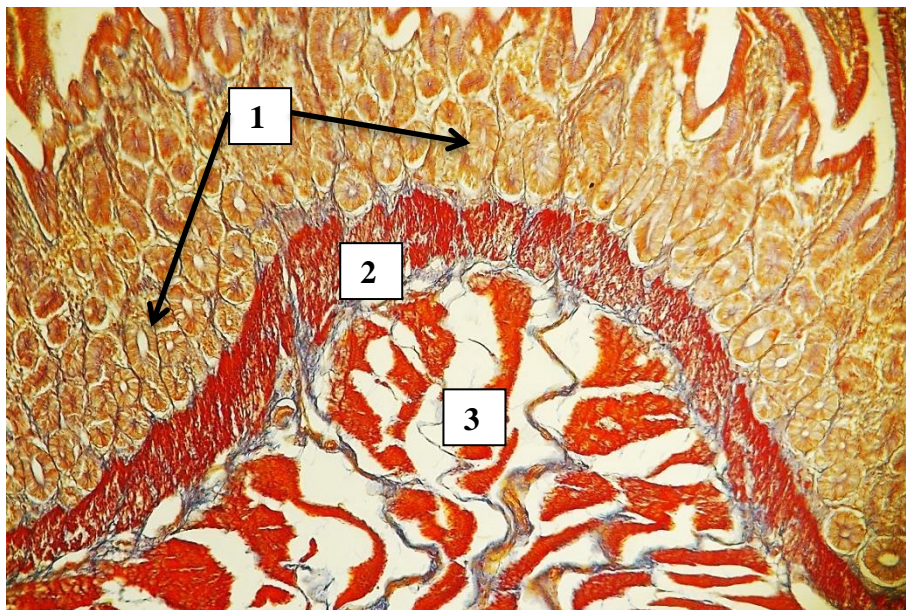


Рис. 27. М'язова пластинка слизової оболонки прямої кишки гуся 30-добового віку. Гістопрепарат (забарвлення за Малорі, $\times 100$). 1 – крипти; 2 – м'язова пластинка; 3 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Його товщина в окремих кишках цього відділу була неоднаковою (табл. 27).

**Товщина м'язової пластинки слизової оболонки товстого відділу
кишечнику гусей 1-добового – 5-річного віку, мкм, $M \pm m$, $n=5$,**

Вік	Сліпі кишки	Пряма кишка
1 доба	7,0±0,7	23,4±1,4
3 доби	9,1±0,4	29,4±2,1*
7 діб	15,9±0,8***	30,2±2,8
14 діб	15,07±0,9	31,9±2,0
21 доба	14,8±0,7	52,4±3,3***
1 міс.	14,3±0,7	49,4±2,4
2 міс.	14,1±1,5	49,2±1,3
6 міс.	14,3±1,3	50,5±2,7
8 міс.	16,1±1,6	45,4±2,8
1 р.	14,8±0,7	52,4±1,8
2 р.	11,3±0,9	59,4±3,3
3 р.	9,3±1,5	59,3±3,8
5 р.	9,5±1,0	53,2±2,5

*Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – порівняно з попереднім віком.*

У гусей 1-добового віку товщина м'язової пластинки слизової оболонки сліпих кишок дорівнювала 7,0±0,7 мкм. У 3-добовому віці вона була більшою на 30,2 % ($p > 0,05$) і становила 9,1±0,4 мкм. У 7-добових гусей вона збільшилася на 73,4 % ($p \leq 0,001$) і досягла максимального значення – 15,9±0,8 мкм. У птиці 21-добового – 2-річного віку цей показник коливався в

межах від $14,1 \pm 1,5$ до $16,1 \pm 1,6$ мкм, у 3-5-річному віці був меншим і становив $9,3 \pm 1,5 - 9,5 \pm 1,0$ мкм.

СВП товщини м'язової пластинки сліпих кишок був меншим, ніж у клубової, на 479,6 % ($p \leq 0,001$) і становив $12,7 \pm 0,9$ мкм.

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки прямої кишки у гусей 1-добового віку становила $23,4 \pm 1,4$ мкм. У 3-, 7-, 14- і 21-добовому віці вона збільшувалась відповідно на 25,4; 2,7; 5,6 і 64,6 % ($p \leq 0,001$). Значення дорослої птиці даний показник досягнув у 21-добових гусей і становив $52,4 \pm 3,3$ мкм. Надалі він коливався у межах від $49,4 \pm 2,4$ мкм у 1-місячному до $53,2 \pm 2,5$ мкм у 5-річному віці з *min* $45,4 \pm 2,8$ мкм у 8-річному і *max* $59,3$ мкм у 3-річному віці.

СВП товщини м'язової пластинки прямої кишки був більшим, ніж у сліпих, у 3,7 раза ($p \leq 0,001$) і становив $47,5 \pm 4,4$ мкм.

Як відомо, підслизова основа стінки кишечника ссавців добре розвинена (Зуфаров и др., 2001; Faller et al., 2004; Standring, 2008). Її пухка волокниста сполучна тканина багата на еластичні волокна і жирові клітин, містить елементи підслизового венозного, лімфатичного і нервового сплетень, лімфоїдної тканини, а в дванадцятипалій кишці – дуоденальні залози (Бобылев и др., 2002; Ледяева, 1962).

Літературні джерела про наявність підслизової основи у кишечнику птахів та її виразність неоднозначні (Бобылев и др., 1969; Кулешов, 2010; Шестаков, 1986; Gabella, 1985; Kachave et al., 2009; Hodges et al., 1975).

За результатами наших досліджень в стінці кишечника гусей вона відсутня. Між м'язовою пластинкою слизової оболонки і внутрішнім шаром м'язової оболонки виявляється вузька смужка аморфної речовини. Лише в тих місцях, де розташовані елементи підслизового нервового сплетення (нервові вузли і пучки волокон), м'язова пластинка слизової оболонки була чітко відокремлена від м'язової оболонки.

Враховуючи вище написане, треба відмітити наступне. У зв'язку з відсутністю підслизової основи, зовнішній шар м'язової пластинки слизової

оболонки тонкого відділу кишечника розташований безпосередньо поруч із внутрішнім шаром м'язової оболонки. У зв'язку з цим на поперечних зрізах стінки кишечника його не завжди можна чітко відокремити в окремий шар. Але на поздовжніх зрізах кишок помітно, що гладкі м'язові клітини внутрішнього (колового) шару м'язової оболонки утворюють пучки, що відокремлені між собою тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини, у той час як зовнішній шар м'язової пластинки має вигляд суцільної тонкої смужки. Крім того, за забарвлення гістологічних препаратів азур II – еозином, а також за Малорі м'язова пластинка забарвлюється більш інтенсивно порівняно з м'язовою оболонкою.

Мікроскопічна будова м'язової оболонки кишечника гусей великої сірої породи за даними наших досліджень відповідала загальним закономірностям такої інших видів птахів і ссавців (Ижбулатова, 2005; Трифонов и др., 2008; Шестаков, 1987). В її складі ми виділили два шари, побудовані з гладкої м'язової тканини: внутрішній коловий і зовнішній – поздовжній. Між собою вони були розділені тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини.

М'язова оболонка кишечника гусей побудована з двох шарів гладкої м'язової тканини. Пучки її клітин утворюють внутрішній коловий і зовнішній поздовжній шари (рис. 28). Між собою вони поділені тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини.

Іноді, в складі внутрішнього шару м'язової оболонки траплялися скупчення лімфоїдної тканини у вигляді лімфоїдних вузликів, які мали зв'язок з лімфоїдною тканиною слизової оболонки (рис. 29).

Товщина м'язової оболонки кишечника гусей змінювалася із збільшенням віку. Найменші її значення встановлено у перші три доби життя (табл. 28).

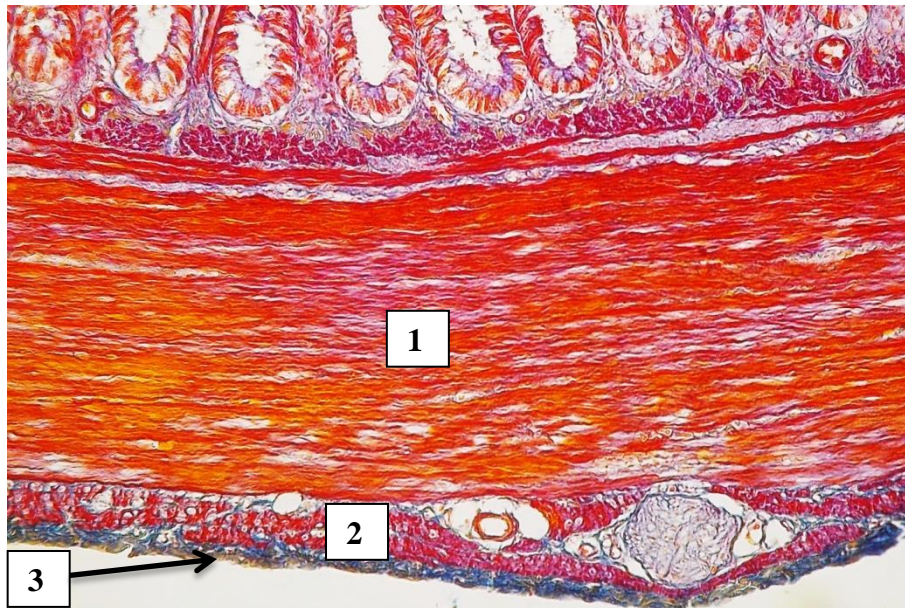


Рис. 28. М'язова оболонка дванадцятипалої кишки гуся 6-місячного віку. Гістопрепарат (забарвлення за Малорі, $\times 200$). 1 – внутрішній шар м'язової оболонки; 2 – зовнішній шар м'язової оболонки; 3 – серозна оболонка.

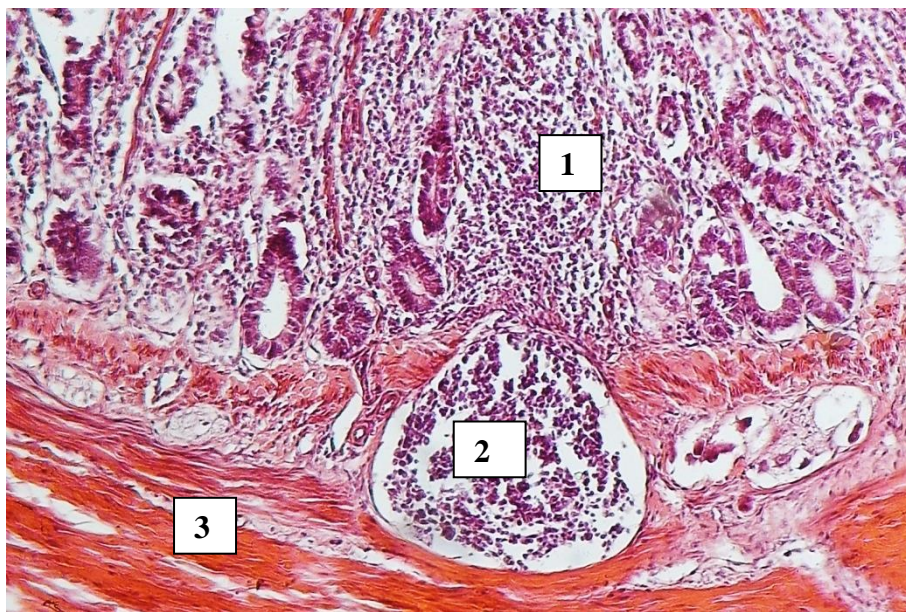


Рис. 29. Лімфоїдний вузлик у складі м'язової оболонки сліпої кишки гуся 6-місячного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – дифузна лімфоїдна тканина; 2 – лімфоїдний вузлик; 3 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Товщина м'язової оболонки кишечника гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	204,2±11,8	113,0±5,3	119,8±9,2	92,2±6,3	236,4±12,3
3 доби	212,1±11,7	98,9±7,2	127,7±5,1	122,5±5,1**	187,3±11,3*
7 діб	200,1±12,3	151,5±4,3***	138,9±2,8	134,1±6,8	300,3±19,1***
14 діб	228,9±3,2	158,1±8,9	165,6±9,37*	138,2±8,9	364,7±19,4*
21 доба	290,2±14,3**	234,1±29,3*	242,4±10,3***	198,7±8,7**	603,4±31,1***
1 міс.	380,6±12,8**	261,9±21,1	356,0±9,2***	192,6±6,3	880,6±12,3***
2 міс.	437,0±8,8**	307,3±4,3	447,8±4,4***	207,3±17,3	854,3±47,2
6 міс.	327,8±16,4***	325,6±7,7	537,4±29,6*	380,6±14,8***	948,6±22,7
8 міс.	203,7±15,5***	394,0±8,9***	561,2±26,9	353,3±22,6	1067,5±19,4**
1 р.	311,8±16,3***	334,1±29,3	452,4±10,3**	438,7±8,7**	903,4±31,1**
2 р.	294,5±20,4	241,9±21,1*	393,0±14,4*	382,6±9,1**	880,6±38,2
3 р.	317,3±29,0	180,3±18,3	359,6±14,9	412,5±30,5	752,6±50,2
5 р.	299,7±2,3	193,0±23,6	408,3±15,4	348,9±29,7	784,4±43,6

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Цей показник у 1- і 3-добовому віці птиці становив у дванадцятипалій кишці $204,2 \pm 11,8$ і $212,1 \pm 11,7$ мкм, у порожній – $113,0 \pm 5,3$ і $98,9 \pm 7,2$ мкм, у клубовій – $119,8 \pm 9,2$ і $127,7 \pm 5,1$ мкм, у сліпих – $92,2 \pm 6,3$ і $122,5 \pm 5,1$ мкм і у прямій – $236,4 \pm 12,3$ і $187,3 \pm 11,3$ мкм.

Значенням дорослої птиці товщина м'язової оболонки дванадцятипалої і порожньої кишок гусей відповідала у 21-добовому віці, клубової і прямої – в 1-місячному віці, сліпих – у 6-місячному віці. Одержані нами дані суперечать інформації Дюмина и др., 2012, про різке зменшення інтенсивності росту м'язової оболонки кишечника гусей після 30-добового віку.

Найбільші значення товщини м'язової оболонки дванадцятипалої кишки ($437,0 \pm 8,8$ мкм) встановлено у 2-місячному, порожньої, клубової і прямої ($394,0 \pm 8,9$; $561,2 \pm 29,6$ і $1067,5 \pm 19,4$ мкм) у 8-місячному, сліпих ($412,5 \pm 50,5$ мкм) у 3-річному віці гусей.

Відносна товщина м'язової оболонки усіх кишок, за винятком клубової, з 1- до 3-добового віку різко зменшувалась: у дванадцятипалій кишці з $40,8 \pm 2,4$ до $28,9 \pm 1,4$ % ($p \leq 0,01$), порожній – з $26,0 \pm 1,1$ до $10,3 \pm 1,0$ % ($p \leq 0,001$), сліпих – з $44,7 \pm 2,0$ до $28,0 \pm 1,3$ % ($p \leq 0,001$) і прямої – з $39,0 \pm 2,2$ до $25,8 \pm 1,2$ % ($p \leq 0,001$) (табл. 29).

Стосовно особливостей динаміки морфометричних показників м'язової оболонки і її шарів кожної кишки гусей впродовж постнатального онтогенезу встановлено наступне.

У дванадцятипалій кишці товщина м'язової оболонки у 14-, 21-добовому і 1-місячному віці порівняно з попереднім віком була більшою на 14,4; 26,8 ($p \leq 0,01$) і 34,5 % ($p \leq 0,01$) і становила $228,9 \pm 3,2$; $290,2 \pm 14,3$ і $380,6 \pm 12,8$ мкм відповідно (рис. 30).

Максимальне значення даного показника ($437,0 \pm 8,8$ мкм), як було помічено вище, встановлено у 2-місячному віці. У птиці 8-місячного – 5-річного віку товщина м'язової оболонки була меншою і коливалась в межах від $203,7 \pm 15,5$ до $327,8 \pm 16,4$ мкм.

Відносна товщина м'язової оболонки кишечника гусей, %, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцяти- пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	40,8±2,4	26,0±1,1	19,0±0,8	44,7±2,0	39,0±2,2
3 добы	28,9±1,4 ^{2*}	10,3±1,0 ^{3*}	19,3±0,9	28,0±1,3 ^{3*}	25,8±1,2 ^{3*}
7 діб	23,2±1,1*	16,0±0,9 ^{2*}	24,8±0,9 ^{2*}	23,7±1,9	34,2±2,2*
14 діб	17,5±1,0 ^{2*}	12,2±0,6 ^{2*}	22,5±1,9	18,3±1,0	29,7±1,1
21 доб	22,7±1,1*	16,4±1,1*	21,4±1,6	22,2±1,6	34,9±1,6*
1 міс.	26,8±1,2*	16,9±0,7	24,2±1,2	20,6±1,3	41,1±2,2
2 міс.	28,4±1,4	18,3±1,5	26,5±1,2	19,2±1,1	39,4±2,2
6 міс.	24,8±1,2	20,8±1,1	29,0±1,7	29,9±1,7 ^{3*}	44,0±2,2
8 міс.	22,6±1,3	24,8±1,2*	28,4±1,5	28,3±1,6	48,3±2,1
1 р.	23,6±1,4	21,7±1,1	28,9±1,4	32,8±2,2	44,5±2,2
2 р.	22,8±1,35	15,7±0,8 ^{3*}	27,2±1,1	28,4±1,7	43,1±2,0
3 р.	24,8±1,1	13,0±0,8*	28,8±1,8	31,8±2,2	42,1±2,0
5 р.	23,9±1,87	13,3±0,6	29,3±1,5	28,5±1,3	42,0±1,8

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Максимальне значення (28,4±1,4 %) відносної товщини м'язової оболонки дванадцятипалої кишки встановлено у 2-місячному віці (табл. 30). У 6-місячному віці цей показник зменшився і надалі коливався в межах 22,6±1,3 – 24,8±1,2 %.

Товщина внутрішнього шару м'язової оболонки цієї кишки у 1-добових гусей становила 191,8±12,3 мкм, зовнішнього – 12,4±0,9 мкм. Відносна

товщина внутрішнього шару з віком птиці поступово зменшувалась з $89,0 \pm 4,0$ – $93,9 \pm 6,1$ % у 1-30-добовому віці до $82,1 \pm 4,3$ – $86,2 \pm 4,3$ % у 1-5-річному (табл. 30). Відповідно, відносна товщина зовнішнього шару м'язової оболонки з віком збільшувалася.

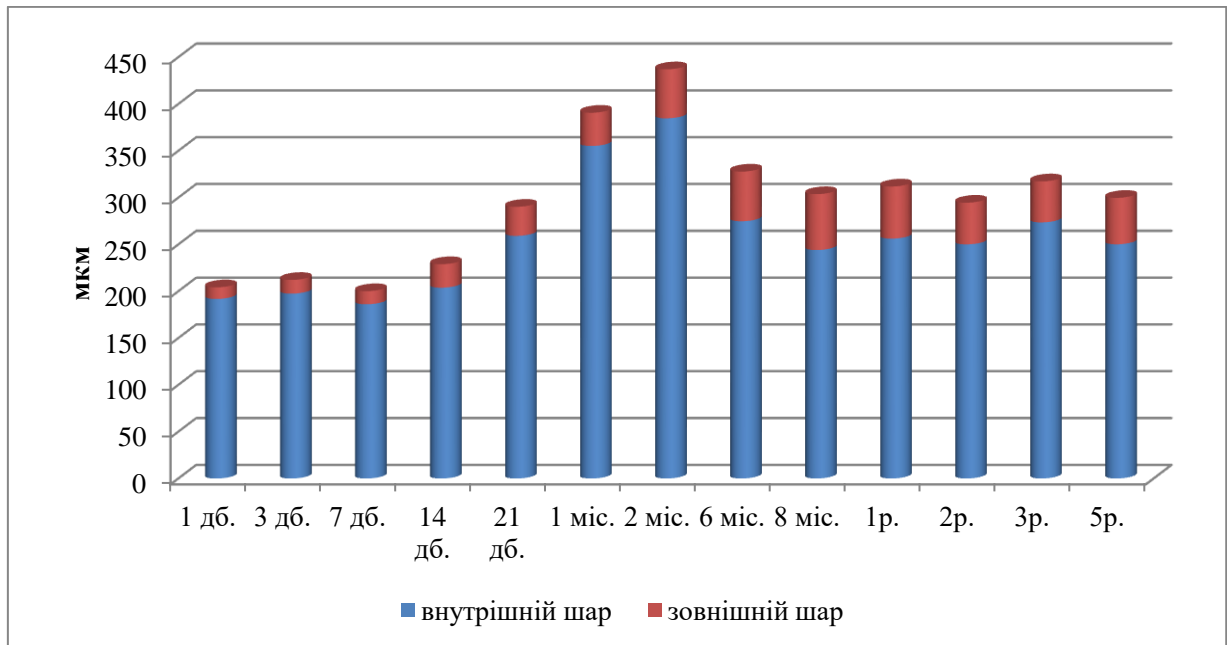


Рис. 30. Товщина шарів м'язової оболонки дванадцятипалої кишки гусей 1-добового – 5-річного віку.

Порівняно з показником дванадцятипалої кишки, товщина м'язової оболонки порожньої кишки у 1-добових гусей була меншою на 80,7 % ($p \leq 0,001$) і дорівнювала $113,0 \pm 5,3$ проти $204,2 \pm 11,8$ мкм. Найбільш інтенсивно товщина м'язової оболонки у порожній кишці збільшувалася до 3-тижневого віку птиці (рис. 31). У 7-, 14-, 21-добовому віці вона була більшою на 53,2 ($p \leq 0,001$); 4,4 і 48,1 % ($p \leq 0,05$) і становила відповідно $151,5 \pm 4,3$; $158,1 \pm 8,9$ і $234,1 \pm 29,3$ мкм.

Відносна товщина внутрішнього шару м'язової оболонки дванадцятипалої кишки у гусенят і молодняку коливалася в межах від $80,4 \pm 3,8$ до $93,9 \pm 6,1$ %, у дорослої птиці – від $82,1 \pm 4,3$ до $86,2 \pm 4,3$ %, відповідно порожньої – від $70,3 \pm 3,5$ до $84,2 \pm 3,3$ % і від $70,7 \pm 1,7$ до $79,0 \pm 3,9$ %, клубової – від $75,6 \pm 3,9$ до $84,1 \pm 4,3$ % і від $80,6 \pm 2,7$ до $85,0 \pm 3,6$ %, сліпих –

від $80,1 \pm 3,9$ до $93,2 \pm 3,1$ % і від $83,8 \pm 2,3$ до $88,2 \pm 3,1$, прямої – від $79,0 \pm 2,3$ до $87,4 \pm 2,4$ і від $78,6 \pm 2,1$ до $80,1 \pm 2,4$ %.

Таблиця 30.

**Відносна товщина внутрішнього шару м'язової оболонки кишечника
гусей, мкм, $M \pm m$, $n=5$**

Вік	Кишка				
	дванадцяти пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	$93,9 \pm 6,1$	$71,56 \pm 3,7$	$75,6 \pm 3,9$	$91,0 \pm 3,2$	$81,1 \pm 1,1$
3 доби	$93,1 \pm 5,4$	$76,2 \pm 3,7$	$84,1 \pm 4,5$	$80,1 \pm 3,9$	$83,5 \pm 3,8$
7 діб	$92,99 \pm 5,6$	$84,2 \pm 3,3$	$81,2 \pm 2,2$	$91,98 \pm 4,55$	$87,4 \pm 2,4$
14 діб	$89,0 \pm 4,0$	$80,5 \pm 3,8$	$79,2 \pm 2,1$	$92,8 \pm 4,8$	$84,4 \pm 4,4$
21 доб	$89,3 \pm 5,3$	$82,8 \pm 3,07$	$76,1 \pm 3,6$	$93,2 \pm 3,1$	$80,2 \pm 3,07$
1 міс.	$90,9 \pm 3,5$	$70,3 \pm 3,5^*$	$81,7 \pm 4,6$	$86,97 \pm 3,9$	$79,0 \pm 2,3$
2 міс.	$88,0 \pm 4,37$	$74,3 \pm 3,6$	$84,1 \pm 4,3$	$93,0 \pm 1,2$	$80,6 \pm 2,7$
6 міс.	$90,47 \pm 5,1$	$77,7 \pm 3,2$	$81,4 \pm 2,1$	$88,9 \pm 2,8$	$81,2 \pm 2,8$
8 міс.	$80,3 \pm 3,8$	$81,6 \pm 2,7$	$83,6 \pm 1,2$	$87,5 \pm 1,0$	$81,0 \pm 3,1$
1 р.	$82,1 \pm 4,3$	$79,0 \pm 3,9$	$85,0 \pm 3,6$	$87,8 \pm 2,3$	$80,1 \pm 2,4$
2 р.	$84,9 \pm 2,8$	$76,0 \pm 3,1$	$84,17 \pm 2,2$	$88,2 \pm 3,1$	$79,0 \pm 3,8$
3 р.	$86,2 \pm 4,3$	$70,7 \pm 1,7$	$82,9 \pm 3,8$	$85,9 \pm 4,0$	$78,6 \pm 2,08$
5 р.	$83,4 \pm 3,9$	$74,4 \pm 2,1$	$80,6 \pm 2,7$	$83,8 \pm 2,3$	$78,6 \pm 2,6$

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Максимальне значення даного показника цієї кишки ($394,0 \pm 8,9$ мкм) встановлено у гусей 8-місячного віку. У подальшому товщина м'язової

оболонки поступово зменшувалася і у 3-5-річній птиці становила $180,3 \pm 18,3$ – $193,0 \pm 23,6$ мкм.

У порожній кишці відносна товщина м'язової оболонки поступово збільшувалася до 8-місячного віку птиці, сягаючи максимального значення ($24,8 \pm 1,2$ %), а надалі, до 5-річного віку зменшувалася. У 2-5-річному віці гусей відносна товщина м'язової оболонки кишки становила $13,0 \pm 0,8$ – $15,7 \pm 0,8$ %.

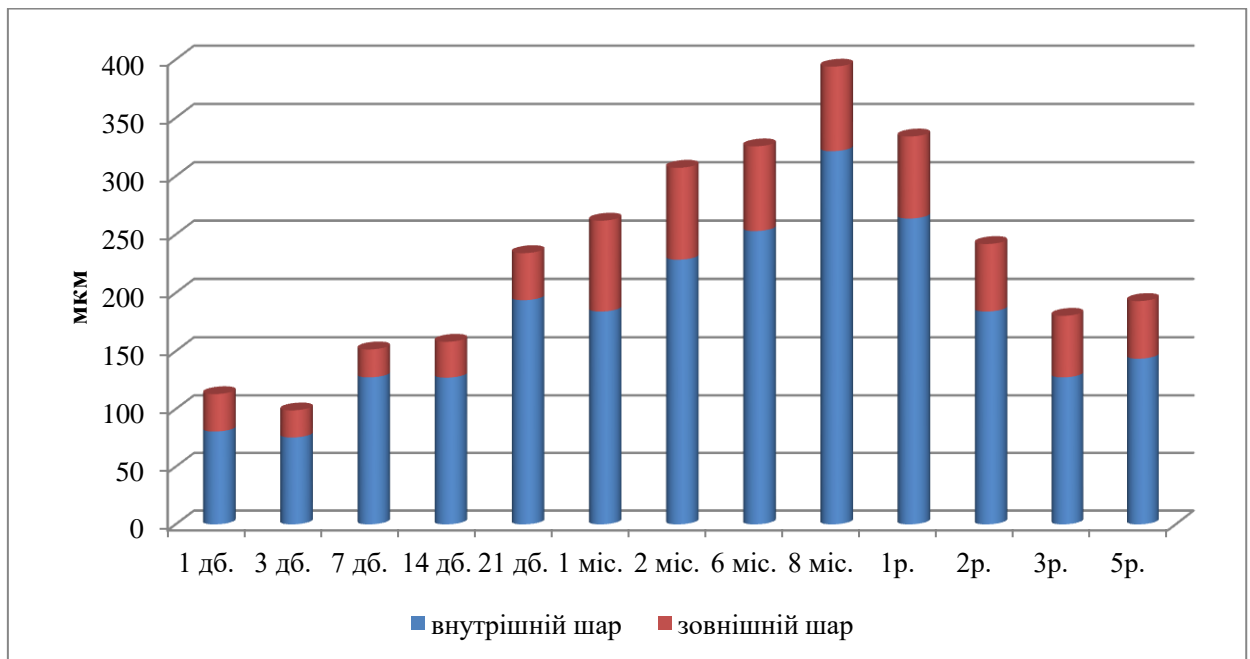


Рис. 31. Товщина шарів м'язової оболонки порожньої кишки гусей 1-добового – 5-річного віку.

Порівняно з дванадцятипалою, товщина внутрішнього шару м'язової оболонки порожньої кишки у 1-добових гусей була меншою на 238,2 % ($p \leq 0,001$), а зовнішнього – на 262,1 % більшою ($p \leq 0,001$) і становила відповідно $80,5 \pm 12,0$ мкм і $32,5 \pm 1,7$ мкм. Відносна товщина внутрішнього шару кишки з 1- до 3- і 7-добового віку збільшувалася з $71,6 \pm 3,7$ до $76,2 \pm 3,7$ і $84,2 \pm 3,3$ %. Надалі з віком птиці вона поступово зменшувалася: з $82,8 \pm 3,1$ % у 21-добовому віці до $70,7 \pm 1,7$ – $79,0 \pm 3,9$ % у 1-5-річній.

Товщина м'язової оболонки у клубовій кишці у 7-, 14-, 21-добовому і 1-місячному віці гусей була більшою на 8,8; 19,2 ($p \leq 0,05$); 46,4 ($p \leq 0,001$); 46,88 ($p \leq 0,001$); 25,8 ($p \leq 0,001$) і 20,0 % ($p \leq 0,05$) і дорівнювала $138,9 \pm 2,8$; $165,6 \pm 9,4$; $242,4 \pm 10,3$; $356,0 \pm 9,2$; $447,8 \pm 4,4$ і $537,4 \pm 29,6$ мкм відповідно (рис. 32).

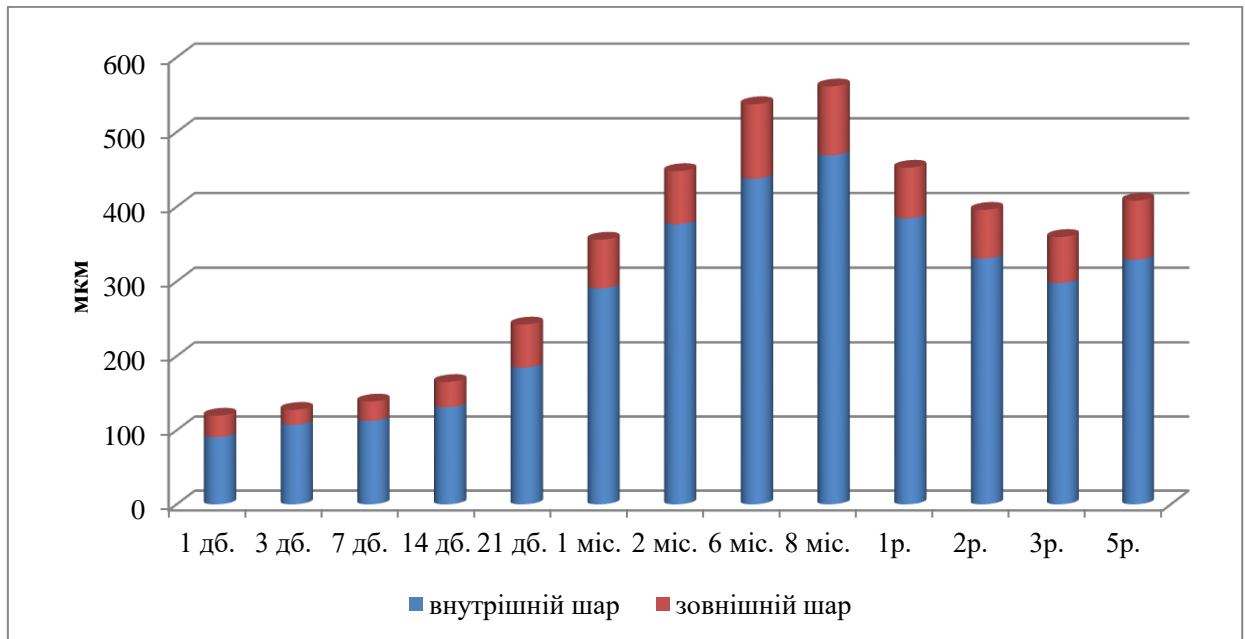


Рис. 32. Товщина шарів м'язової оболонки клубової кишки гусей 1-добового – 5-річного віку.

Максимальне значення даного показника – $561,2 \pm 26,9$ мкм визначено у гусей 8-місячного віку. У дорослій птиці товщина м'язової оболонки була меншою і коливалася в межах $359,6 \pm 14,9$ – $452,38 \pm 10,3$ мкм.

Відносна товщина м'язової оболонки клубової кишки гусей поступово збільшувалася з 19,0 % в 1-добовому віці до $29,0 \pm 1,7$ % у 6-місячному і у більш старшій птиці визначалася в межах $27,2 \pm 1,1$ – $29,3 \pm 1,5$ %.

Порівняно з товщиною шарів м'язової оболонки порожньої кишки, товщина внутрішнього і зовнішнього шарів цієї оболонки клубової кишки у 1-добових гусей була дещо більшою і становила відповідно $90,8 \pm 5,3$ і $29,1 \pm 1,7$ мкм. Відносна товщина внутрішнього шару збільшилася з 75,6 ± 3,9 % в 1-добовому до $84,1 \pm 4,5$ % у 3-добовому і до 5-річного віку гусей несуттєво змінювалася і визначалася в межах $76,1 \pm 3,6$ – $85,0 \pm 3,6$ %.

Товщина м'язової оболонки сліпих кишок збільшувалася з 1-добового до 6-місячного віку птиці. Причому цей показник збільшився на 108,8 % ($p \leq 0,001$) з 1-добового до 1-місячного віку і на 97,6 % ($p \leq 0,001$) з 1- до 6-місячного віку (рис. 33).

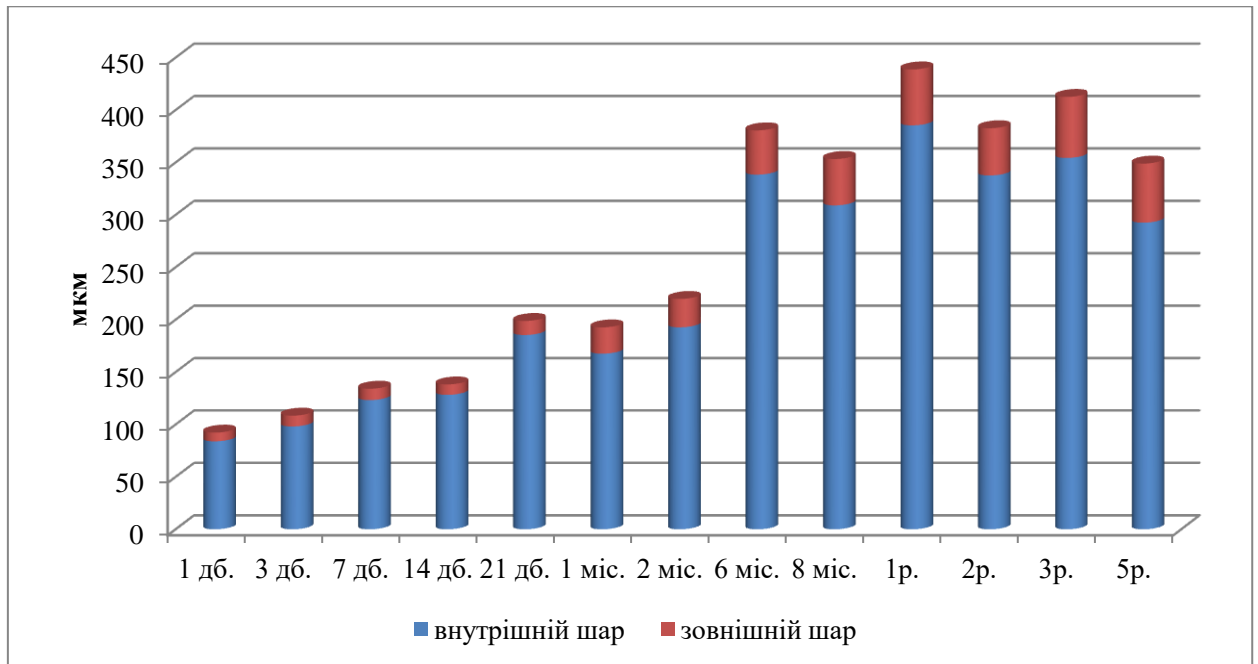


Рис. 33. Товщина шарів м'язової оболонки сліпих кишок гусей 1-добового – 5-річного віку.

Порівняно з клубовою, товщина м'язової оболонки у сліпих кишках у 3-, 7-, 14-, 21-добовому, 1-, 2- і 6-місячному віці гусей була більшою на 32,82 ($p \leq 0,01$); 9,5; 3,1; 43,8 ($p \leq 0,01$); 4,3 і 83,6 ($p \leq 0,001$) % і становила $122,5 \pm 5,1$; $134,1 \pm 6,8$; $138,2 \pm 8,9$; $198,73 \pm 8,7$; $207,3 \pm 17,3$ і $380,6 \pm 14,8$ мкм відповідно.

Максимальне значення даного показника ($438,7 \pm 8,7$ мкм) встановлено у 1-річному віці гусей. У старшої птиці товщина м'язової оболонки була меншою і коливалась в межах $348,9 \pm 29,7$ – $412,5 \pm 30,5$ мкм.

Відносна товщина м'язової оболонки сліпих кишок гусей з $28,0 \pm 1,34$ % у 3-добовому віці зменшилася до $23,7 \pm 1,9$ % у 7-добовому і до 2-місячного віку коливалась від $18,3 \pm 1,0$ % до $22,2 \pm 1,6$ %. У 6-місячній птиці вона

збільшилася до $29,9 \pm 1,7$ % і у гусей до 5-річного віку була в межах $28,3 \pm 1,6$ – $32,8 \pm 2,2$ %.

Порівняно з значеннями клубової кишки, товщина внутрішнього і зовнішнього шарів м'язової оболонки сліпих кишок у 1-добових гусей була меншою на 7,6 % і на 71,3 % ($p \leq 0,001$) відповідно і становила $83,9 \pm 5,4$ і $8,4 \pm 0,8$ мкм. Відносна товщина внутрішнього шару м'язової оболонки у гусей до 1-річного віку визначалась в межах $80,1 \pm 4,9$ – $93,24 \pm 3,1$ %, у дорослої птиці – $83,8 \pm 2,3$ – $88,2 \pm 3,1$ %.

Порівняно з значенням 1-добових гусенят, у 3-добовому віці товщина м'язової оболонки прямої кишки була меншою на 26,2 % ($p \leq 0,05$) і дорівнювала $187,3 \pm 11,3$ мкм (рис. 34).

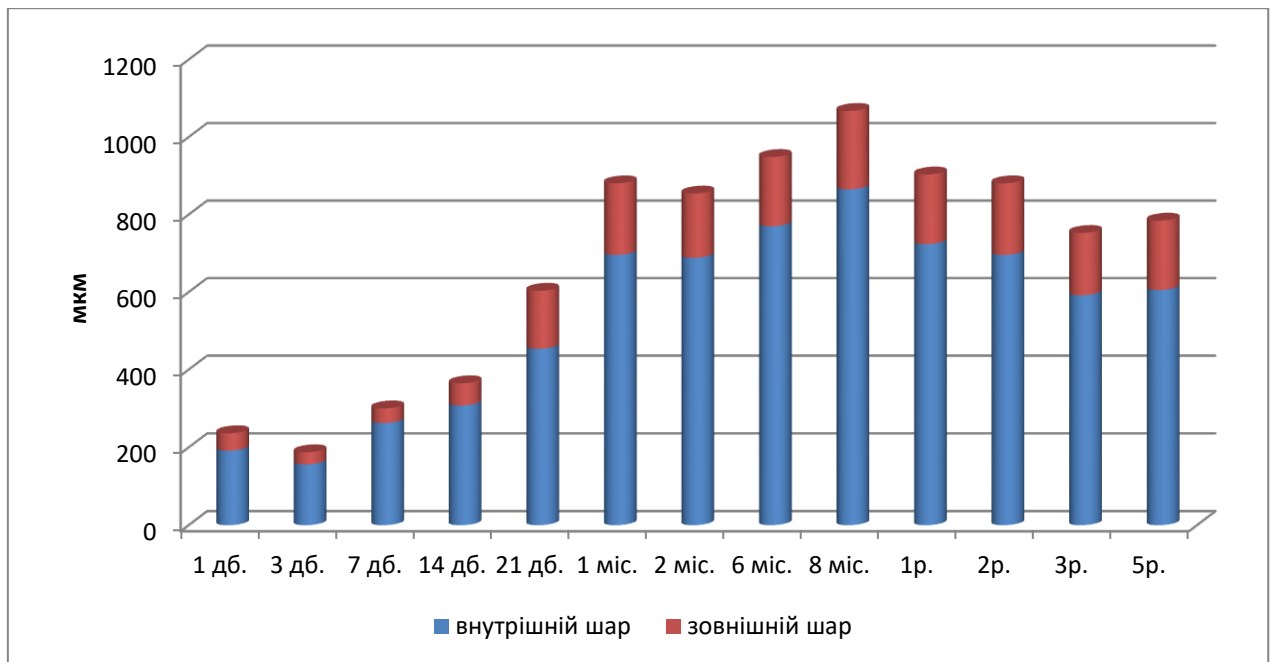


Рис. 34. Товщина шарів м'язової оболонки прямої кишки гусей 1-добового – 5-річного віку.

Найбільш інтенсивно її значення збільшувались до 1-місячного віку птиці. Цей показник у 7-, 14-, 21-добових і 1-місячних гусей більшим на 60,3 ($p \leq 0,001$); 21,4 ($p \leq 0,05$); 65,5 ($p \leq 0,001$) і 45,9 % ($p \leq 0,001$) і становив $300,3 \pm 19,1$; $364,7 \pm 19,4$; $603,4 \pm 31,1$ і $880,6 \pm 12,3$ мкм відповідно. Максимальне

значення даного показника ($1067,5 \pm 19,4$ мкм) встановлено у гусей 8-місячного віку. Починаючи з 1-річного віку птиці товщина м'язової оболонки зменшувалась і була в межах $752,6 \pm 50,2$ – $903,4 \pm 31,1$ мкм.

Відносна товщина м'язової оболонки прямої кишки збільшувалася з $25,8 \pm 1,2$ % у 3-добової птиці до $48,3 \pm 2,1$ % у 8-місячної, а надалі у дорослих гусей коливалася в межах від $44,5 \pm 2,2$ до $42,0 \pm 1,8$ %.

Товщина внутрішнього і зовнішнього шарів м'язової оболонки прямої кишки впродовж усього періоду дослідження – з 1-добового до 5-річного віку порівняно з такими інших кишок мала найбільші значення. У 1-добових гусей вона відповідно становила $191,8 \pm 14,3$ і $44,6 \pm 2,2$ мкм. Відносна товщина внутрішнього шару м'язової оболонки найбільші показники мала у 3-14-добовому віці, і дорівнювала $83,5 \pm 3,8$ – $87,4 \pm 2,4$ %. Надалі, у старшої птиці цей показник мав дещо менші значення і коливався в межах $78,6 \pm 2,1$ – $81,2 \pm 2,8$ %.

У складі м'язової оболонки проктодеуму клоаки шари м'язової оболонки взаємно переплетені, тому окремо не виявлялися. Товщина м'язової оболонки збільшувалась з 1-добового до 8-місячного віку, сягаючи $1963,2 \pm 24,5$ мкм (табл. 31). За перший тиждень вона збільшилась на 38,2 % ($p \leq 0,001$), другий – на 53,6 % ($p \leq 0,001$), третій – на 53,3 % ($p \leq 0,001$) і четвертий – на 53,3 % ($p \leq 0,001$). Її найбільшу товщину, як і в прямій кишці, визначено в 8-місячному віці, що становила $1963,2 \pm 24,5$ мкм.

З 1- до 3-добового віку відносна товщина м'язової оболонки зменшилась з $60,9 \pm 1,6$ до $47,2 \pm 1,7$ % ($p \leq 0,05$). Починаючи з 3-добового віку відносна товщина м'язової оболонки клоаки поступово збільшувалась з $47,2 \pm 1,7$ до $76,4 \pm 1,7$ % у 8-місячному віці.

У старшої птиці цей показник стабілізувався і його значення коливалось в межах $71,9 \pm 2,1$ – $74,5 \pm 2,3$ %.

Показники м'язової оболонки клоаки гусей 1-добового – 5-річного віку, **$M \pm m, n=5$**

Вік	Абсолютна товщина м'язової оболонки, мкм	Відносна товщина м'язової оболонки, %
1 доба	292,6±14,0	60,9±1,6
3 доби	257,3±13,4	47,2±1,7*
7 діб	404,5±23,7***	54,8±2,4*
14 діб	621,5±23,1***	57,5±2,5
21 доба	952,7±32,7***	60,8±2,3
1 міс.	1469,6±17,3***	69,5±3,4
2 міс.	1374,3±43,2	66,0±2,1
6 міс.	1863,8±25,3***	73,4±1,9*
8 міс.	1963,2±24,5*	76,4±1,7
1 р.	1733,27±35,1***	74,5±2,2
2 р.	1733,6±33,8	74,5±2,3
3 р.	1380,3±57,3***	71,9±2,1
5 р.	1630,7±47,1*	73,8±2,5

*Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.*

Загальною закономірністю будови м'язової оболонки кишечника гусей було зменшення з віком у період з 1-добового до 5-річного віку відносної товщини внутрішнього шару і, відповідно, збільшення зовнішнього.

Мікроструктура серозної оболонки кишечника гусей, досліджена нами, відповідала такій інших видів птиці (Жарова и др., 2007; Кулешов, 2010; Трифонов и др., 2010). Тобто, вона утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, що вкрита мезотелієм (рис. 35). Її товщина у гусей 1-добового віку у дванадцятипалій становила $8,3 \pm 0,4$ мкм, порожній – $5,1 \pm 0,2$

мкм, клубовій – $5,3 \pm 0,3$ мкм, сліпих – $4,3 \pm 0,2$ мкм і прямій – $5,3 \pm 0,3$ мкм (табл. 32).

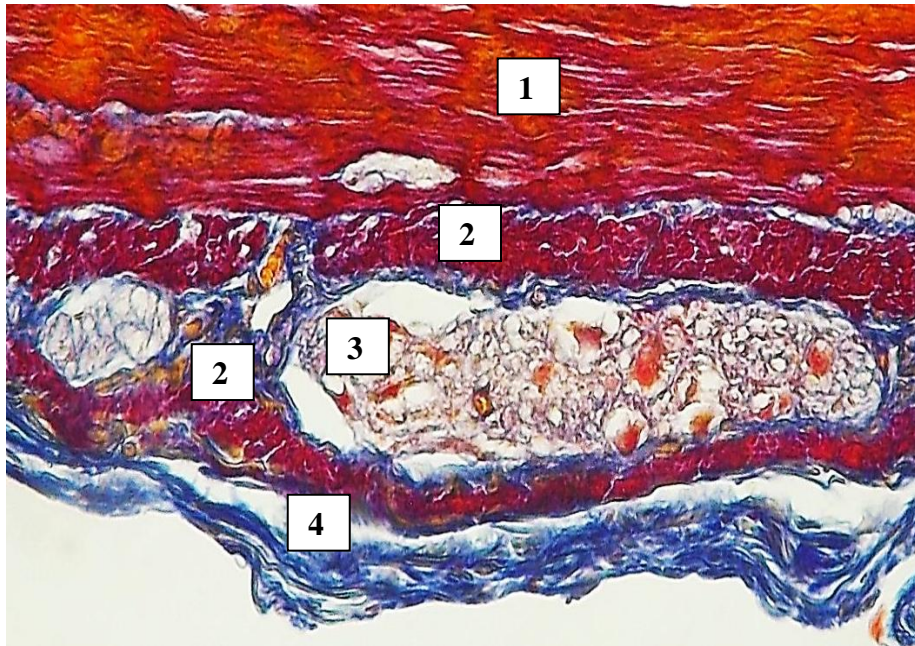


Рис. 35. Серозна оболонка клубової кишки гуся 60-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 200$). 1 – внутрішній шар м'язової оболонки; 2 – зовнішній шар м'язової оболонки; 3 – нервовий вузол сплетення м'язової оболонки; 4 – серозна оболонка.

З віком гусей цей показник збільшувався. Максимального значення товщина серозної оболонки досягла у дванадцятипалій кишці в 2-місячному віці птиці, порожній – у 1-річному віці, клубовій і сліпих у 5-річному віці, прямій – у 3-річному віці і дорівнювала відповідно $12,4 \pm 0,7$; $12,8 \pm 0,5$; $10,4 \pm 3,8$; $10,9 \pm 4,5$ і $12,6 \pm 0,5$ мкм.

Товщина серозної оболонки клоаки максимального значення сягала у 5-річному віці і становила $14,4 \pm 0,3$ мкм.

Зовні стінки кишечника у складі брижі іноді виявляли екстрамуральні нервові вузли, а також великі кровоносні судини (рис. 36). Стінка таких нервових вузлів мала тонку сполучнотканинну оболонку і містила кілька десятків тіл великих за розміром нервових клітин.

Товщина серозної оболонки кишечника^x гусей 1-добового – 5-річного віку, мкм, $M \pm m$, $n=5$

Вік	Кишка				
	дванадцяти пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	8,3±0,4	5,1±0,2	5,3±0,3	4,3±0,2	5,3±0,3
3 доби	9,2±0,5	5,9±0,3	6,2±0,3	4,7±0,2	7,3±0,6*
7 діб	9,4±0,4	6,1±0,2	7,25±0,4	5,2±0,2	7,4±0,5
14 діб	10,4±0,4	7,1±0,3*	6,5±0,3	5,6±0,2	9,0±1,1
21 доб	11,0±0,5	8,3±0,3*	6,4±0,3	6,2±0,3	8,3±0,85
1 міс.	10,8±0,6	8,0±0,3	7,1±0,4	7,3±0,3	8,5±0,6
2 міс.	12,4±0,7	9,5±0,3**	6,5±0,3	6,5±0,3	8,0±0,6
6 міс.	10,5±0,4	9,2±0,4	7,1±0,4	7,4±0,3	9,7±0,4 ^{3*}
8 міс.	9,5±0,6	12,2±0,5 ^{2*}	6,5±0,3	6,0±0,3	8,7±0,4
1 р.	10,0±0,5	12,8±0,5	8,7±0,4	8,1±0,3	9,8±0,3
2 р.	10,7±0,5	12,1±0,6	9,1±0,4	9,1±0,4	11,8±0,6*
3 р.	9,6±0,5	12,5±0,5	10,1±0,4	10,3±0,5	12,6±0,5
5 р.	11,1±0,6	12,6±0,4	10,4±0,4	10,9±1,5	11,1±0,2

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; *** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком; ^x – без клоаки.

Отже, найбільш інтенсивно процеси морфогенезу кишечника гусей відбувались в ранній постнатальний період онтогенезу і характеризувались збільшенням параметрів його макро- і мікроструктур. Їх перебудова і становлення, що свідчать про зрілість органу, відбувались асинхронно.

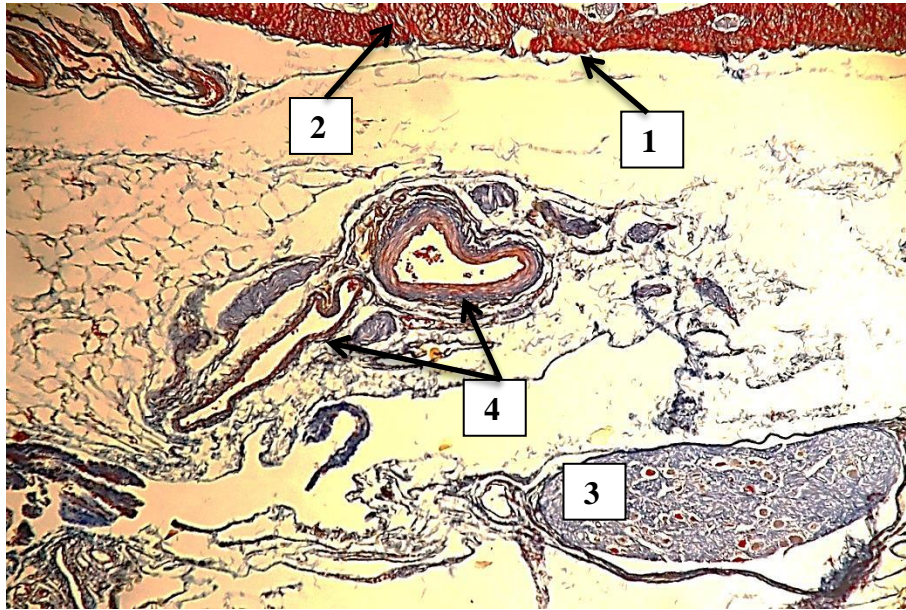


Рис. 36. Фрагмент брижі кишечника гуся 30-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 100$). 1 – серозна оболонка; 2 зовнішній шар м'язової оболонки; 3 – екстрамуральний нервовий вузол; 4 кровоносні судини.

Показникам дорослої птиці більшість мікроскопічних структур кишок відповідала у 3-добовому – 2-місячному віці.

6. ЗАКОНОМІРНОСТІ ДИНАМІКИ МОРФОМЕТРИЧНИХ ПОКАЗНИКІВ КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ

Проведеними нами морфометричними дослідженнями встановлено, що величина показників стінки кишок гусей під час інтенсивного росту організму і відповідно кишечника збільшувалася нерівномірно, асинхронно, а іноді, порівняно з попереднім віком, зменшувалася. У дорослої птиці вона коливалася навколо певних значень, то збільшуючись, то зменшуючись, іноді з значною амплітудою. Враховуючи достатньо великий обсяг цифрового матеріалу стосовно величини досліджуваних структур кишечника гусей різного віку і окремих кишок, виникали певні труднощі з інтерпретацією одержаних даних. З метою узагальнюючої порівняльної оцінки величини і розвитку макро- і мікроскопічних структур кожної кишки гусей нами

здійснено спробу знайти показники, які б достатньо повно характеризували їх з 1-добового до 5-річного віку. Для цього було обрано два показники: середній віковий показник (СВП) окремої кишки і середній віковий показник усього кишечника. СВП певної структури кожної кишки визначали, як середнє арифметичне з величин 13 її вікових показників. СВП певної структури усього кишечника визначали як середнє арифметичне з величин її 13 вікових показників усіх кишок.

Під час аналізу одержаних даних СВП конкретної структури кожної кишки порівнювали з СВП кишечника, визначаючи його відносне значення (відносний СВП, %). Таким чином, у нашому дослідженні СВП кожної певної структури кишечника було еталоном порівняння для СВП певної структури кожної кишки.

На нашу думку, перевагами використання даних показників оцінки росту і розвитку окремих кишок птиці, що підвищують достовірність одержаних даних, є достатньо велика кількість вікових періодів – 13, а також великий віковий діапазон одержаних даних – від 1 доби до 5 років.

Визначення досліджуваних показників більш часто здійснювали під час найбільш інтенсивного періоду росту – з 1 до 30-добового віку, у віці 1, 3, 7, 14, 21, 30 днів, і менш часто у дорослої птиці, у віці 1, 2, 3 і 5 років.

Оцінку статистичної достовірності різниці кількісних показників виконували за допомоги дисперсійного аналізу з визначенням критерію Фішера з використанням програми Microsoft Excel. Як відомо, на відміну від t-критерію Стьюдента, він дозволяє порівнювати середні значення трьох та більше груп. Для перевірки відповідності значень досліджуваних макро- і мікроскопічних параметрів часових вибірок нормальному закону розподілу визначали критерій Пірсона χ^2 (Гмурман, 2004).

Визначення критерію Пірсона – χ^2 підтвердило відповідність значень досліджуваних гістологічних параметрів часових вибірок закону нормального розподілу, що дозволило застосувати дисперсійний аналіз для оцінки одержаних даних.

За результатами двофакторного дисперсійного аналізу встановлено достовірність відмінностей більшості досліджуваних показників мікроструктур кишок як між собою, так і з віком птиці (табл. 33). В той же час, глибина і ширина крипт, а також щільність ворсинок не мали достовірної різниці, що свідчить про те, що ці показники є найбільш сталими, мало змінюваними величинами. Отже, порівняно з іншими мікроскопічними структурами, за дії якихось чинників ці показники кишечнику в найменшому ступені будуть змінювати свою величину.

Як свідчать дані таблиці, математичне визначення впливу трьох факторів: виду кишки, віку птиці або випадкового чинника на формування ступеню відмінностей між морфометричними показниками кишечнику дозволило визначити їх силу.

За результатами виконаного дослідження встановлено, що саме від виду кишки гусей залежить величина таких її показників, як: величина діаметру (на 55,1 %), відносна товщина слизової оболонки (на 60,5 %), абсолютна і відносна товщина м'язової оболонки (на 49,5 і 69,7 %), абсолютна товщина внутрішнього і зовнішнього шарів м'язової оболонки (48,1 і 54,4 %), абсолютна і відносна товщини м'язової пластинки слизової оболонки (58,0 і 67,6 %), відносна товщина внутрішнього шару м'язової оболонки (на 55,4 %).

Фактор віку гусей був визначальним при формуванні величини таких показників кишечнику, як: товщина стінки кишки (на 63,9 %), товщина слизової оболонки (на 67,2 %), висота, ширина і площа поверхні ворсинок (відповідно на 59,5; 53,8 і 67,9 %), щільність ворсинок (на 66,0 %), висота епітелію ворсинок (на 65,2 %) і глибина крипт (на 70,1 %).

Найбільше значення якогось іншого (випадкового) чинника, не фактору виду кишки і не фактору віку птиці, встановлено на формування таких показників мікроструктур кишечнику, як: ширина і щільність крипт (на 54,3 і 44,9 %), висота епітелію крипт (на 53,5 %) і висота ворсинки до глибини крипт (на 48,9 %).

Результати двофакторного дисперсійного аналізу морфометричних показників кишечнику гусей

1	2	3	4	5	6	7	8
Фактор	Сила впливу, %	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i> -значення	<i>F</i> критичне
Діаметр кишки, мм							
кишки	55,1	175,784	4	43,94593	76,690	3,08E-20	2,56524
віку	36,3	115,609	12	9,63409	16,812	2,77E-13	1,96012
випадку	8,6	27,5057	48	0,57304			
Разом		318,899	64				
Товщина стінки кишки, мкм							
кишки	23,9	3328771	4	832192,8	23,58641	7,9E-11	2,56524
віку	63,9	8907003	12	742250,2	21,03722	3,95E-15	1,96012
випадку	12,2	1693570	48	35282,72			
Разом		1392934	64				
Товщина слизової оболонки, мкм							
кишки	22,4	1309237	4	327309,1	25,78543	1,93E-11	2,56524
віку	67,2	3931941	12	327661,8	25,81321	6,9E-17	1,96012
випадку	10,4	609291,3	48	12693,57			
Разом		5850469	64				
Відносна товщина слизової оболонки, %							
кишки	60,5	2879,255	4	719,8138	31,83481	5,78E-13	2,56524
віку	16,7	791,6926	12	65,97439	2,917813	0,004149	1,96012
випадку	22,8	1085,323	48	22,61091			
Разом		4756,271	64				

1	2	3	4	5	6	7	8
Товщина м'язової оболонки, мкм							
кишки	49,5	1694948	4	423737	35,5	8,46E-14	2,56524
віку	33,8	1158940	12	96578,31	8,1	5,11E-08	1,96012
випадку	16,7	572231,9	48	11921,5			
Разом		3426120	64				
Відносна товщина м'язової оболонки, %							
кишки	69,7	3508,301	4	877,0753	45,3	1,02E-15	2,56524
віку	11,8	593,0924	12	49,42437	2,6	0,010755	1,96012
випадку	18,5	929,8292	48	19,37144			
Разом		5031,223	64				
Висота ворсинок, мкм							
кишки	26,5	866511,5	4	216627,9	22,8	1,35E-10	2,56524
віку	59,5	1945106	12	162092,2	17,0	2,14E-13	1,96012
випадку	14,0	456455,5	48	9509,49			
Разом		3268073	64				
Ширина ворсинки, мкм							
кишки	22,7	21618,69	4	5404,673	11,7	1,08E-06	2,56524
віку	53,8	51145,65	12	4262,138	9,2	7,77E-09	1,96012
випадку	23,4	22255,36	48	463,6534			
Разом		95019,7	64				
Площа поверхні ворсинки, $\times 10^3$, мкм²							
кишки	17,7	17741,54	4	4435,385	14,9	5,4E-08	2,56524
віку	68,0	67727,97	12	5643,997	19,0	2,82E-14	1,96012
випадку	14,3	14265,17	48	297,191			
Разом		99734,67	64				

1	2	3	4	5	6	7	8
Щільність ворсинок, на 1 мм							
кишки	11,36	69,12666	4	17,28166	6,0	0,000522	2,56524
віку	65,98	401,3287	12	33,44405	11,7	1,76E-10	1,96012
випадку	22,65	137,7933	48	2,870695			
Разом		608,2487	64				
Висота епітелію ворсинок, мкм							
кишки	19,5	608,6455	4	152,1614	15,2	4,21E-08	2,56524
віку	65,2	2037,792	12	169,816	17,0	2,3E-13	1,96012
випадку	15,4	480,0527	48	10,0011			
Разом		3126,49	64				
Глибина крипт, мкм							
кишки	9,36	26859,3	4	6714,826	5,5	0,001054	2,56524
віку	70,1	200977,1	12	16748,09	13,6	1,24E-11	1,96012
випадку	20,6	59067,14	48	1230,565			
Разом		286903,5	64				
Ширина крипт, мкм							
кишки	7,00	266,8549	4	66,71371	1,5	0,203381	2,56524
віку	38,71	1474,735	12	122,8945	2,9	0,004918	1,96012
випадку	54,29	2068,259	48	43,08874			
Разом		3809,849	64				
Щільність крипт, на 1 мм							
кишки	22,5	227,2012	4	56,80031	6,0	0,000535	2,56524
віку	32,6	329,7075	12	27,47563	2,9	0,004322	1,96012
випадку	44,9	454,4588	48	9,467892			
Разом		1011,368	64				

1	2	3	4	5	6	7	8
Висота епітелію крипт, мкм							
кишки	15,9	224,7218	4	56,18046	3,6	0,012674	2,56524
віку	30,6	433,5125	12	36,12604	2,3	0,021229	1,96012
випадку	53,5	756,9448	48	15,76968			
Разом		1415,179	64				
Висота ворсинки до глибини крипти							
кишки	38,96	69,5	4	17,38154	9,6	9,13E-06	2,56524
віку	12,12	21,6	12	1,801958	1,0	0,471414	1,96012
випадку	48,92	87,3	48	1,818794			
Разом		178,5	64				
Товщина м'язової пластинки слизової оболонки, мкм							
кишки	58,0	11589,8	4	2897,457	36,6	5,07E-14	2,56524
віку	23,0	4585,8	12	382,1529	4,8	3,9E-05	1,96012
випадку	19,0	3801,8	48	79,20338			
Разом		19977,4	64				
Відносна товщина м'язової пластинки слизової оболонки, %							
кишки	67,6	100,4	4	25,08784	30,9	9,74E-13	2,56524
віку	6,2	9,2	12	0,766225	0,9	0,513729	1,96012
випадку	26,3	39,0	48	0,812453			
Разом		148,5	64				
Товщина внутрішнього шару м'язової оболонки, мкм							
кишки	48,10	1048490	4	262122,6	33,0	3,07E-13	2,56524
віку	34,42	750257,7	12	62521,47	7,9	7,66E-08	1,96012
випадку	17,48	380963,5	48	7936,74			
Разом		2179711	64				

1	2	3	4	5	6	7	8
Товщина зовнішнього шару м'язової оболонки, мкм							
кишки	54,4	86379,26	4	21594,9	41,3	5,52E-15	2,56524
віку	29,8	47375,4	12	3947,9	7,6	1,38E-07	1,96012
випадку	15,8	25070,2	48	522,3			
Разом		158824,8	64				
Відносна товщина внутрішнього шару м'язової оболонки, %							
кишки	55,37	1296,4	4	324,1	20,8	5,18E-10	2,56524
віку	12,75	298,6	12	24,9	1,6	0,123347	1,96012
випадку	31,87	746,2	48	15,5			
Разом		2341,2	64				

Одержані нами дані величини середньовікових показників мікроструктур кожної кишки гусей дозволили порівняти їх з відповідними даними наукових джерел.

Згідно інформації Иванов-Холодний, 2000, висота ворсинок птиці зменшується в каудальному напрямку, причому в індичок і качок зменшується в напрямку від дванадцятипалої кишки до клубової, в сліпих кишках дещо збільшується, а потім знову зменшується, набуваючи найменших значень в прямій кишці. За результатами наших досліджень у гусей такої закономірності не встановлено. Так, СВП висоти ворсинок дванадцятипалої кишки становив $621,0 \pm 49,7$ мкм, порожньої – $870,5 \pm 36,3$ мкм, клубової – $632,7 \pm 69,1$ мкм, сліпих – $525,8 \pm 53,6$ мкм і прямої – $713,9 \pm 62,9$ мкм. Відносний СВП висоти ворсинок кожної кишки відповідно становив 92,3; 129,3; 93,9; 78,0 і 106,0 %. Тобто, впродовж тривалого періоду онтогенезу (з 1-добового до 5-літнього віку) приблизно однакову висоту мали ворсинки дванадцятипалої і клубової кишок, найбільшими вони були у порожній, у сліпих – найменшими і більшими – у прямій.

Згідно даним Шестакова и др., 1986, у курей, порівняно з іншими кишками тонкого відділу, у порожній ворсинки є найкоротшими і найвужчими, а згідно даних Бобылев и др., 1970, у гусей вони є найдовшими. За результати наших досліджень ворсинки цієї кишки гусей є найдовшими, що узгоджуються з нашими даними.

Результати наших досліджень також підтверджують дані Кулешов, 2010, Ноговицина, 2006 стосовно найбільшої товщини м'язової оболонки у клубовій кишці і дані Бобылев, 1971, стосовно найменшої її товщини у порожній кишці гусей.

СВП щільності ворсинок кишечнику становив $7,8 \pm 0,4$ на 1 мм, дванадцятипалої кишки – $9,1 \pm 0,6$, порожньої – $8,0 \pm 0,4$, клубової – $7,9 \pm 0,7$, сліпих – $7,9 \pm 1,4$ і прямої – $6,0 \pm 0,8$ на 1 мм слизової оболонки. Відносний СВП щільності ворсинок кожної кишки відповідно становив 118,0; 102,7; 101,3; 101,7 і 76,7 %. Таким чином, найбільшу кількість ворсинок на одиницю довжини слизової оболонки встановлено у дванадцятипалій кишці, а найменшу – у прямій. Щільність ворсинок від дванадцятипалої до прямої кишки поступово зменшується.

За даними Крыгин, 1960, Пономарева, 2005, у курей щільність ворсинок від дванадцятипалої до клубової кишки збільшується, у сліпих – зменшується і в прямій знову збільшується. У качок цей показник поступово зменшується від дванадцятипалої до прямої кишки. У гусей порівняно з дванадцятипалою, щільність ворсинок у порожній кишці зменшується, у клубовій збільшується (є найбільшою), у сліпих кишках є приблизно однаково найменшою. У гусей 3-місячного віку найбільшою є щільність ворсинок порожньої кишки, меншою – дванадцятипалої і клубової і найменшою – сліпих і прямої (Пономарева и др, 2005).

За нашими даними, у гусей найбільшою є щільність ворсинок дванадцятипалої кишки, меншою і приблизно однаковою – порожньої, клубової і сліпих і найменшою – прямої кишки.

Таким чином, використання запропонованих показників – середнього вікового показника – СВП кишечнику і СВП кишки дало можливість дати узагальнюючу порівняльну оцінку величин структур різних кишок гусей впродовж достатньо тривалого періоду онтогенезу – з 1 добового до 5-річного віку.

Збільшення або зменшення абсолютних лінійних і відносних морфометричних показників мікроструктур кишок гусей з віком відбувається не рівномірно, асинхронно, розтягнуто у віці – з досягненням значень дорослої птиці у 3-добовому – 1-річному віці. Найбільші зміни у динаміці збільшення або зменшення мікроскопічних показників кишок гусей відбуваються переважно до 1-місячного віку.

Найбільш стабільними мікроструктурами кишечнику, що з віком птиці майже не змінюються і за результатами дисперсійного аналізу не мають достовірних відмінностей між різними кишками, є глибина і ширина крипт, а також щільність ворсинок, що погоджується з відповідними даними Mayhew et al., 1985, одержаними у щурів.

Впродовж постнатального періоду онтогенезу гусей з 1-добового до 5-річного віку для кишечнику характерні наступні максимальні і мінімальні значення його кишок.

Дванадцятипала кишка має найбільші показники щільності і глибини крипт, щільності ворсинок і найменші показники ширини і площі поверхні ворсинок, відношення висоти ворсинок до глибини крипт, висоти епітелію крипт.

Порожня кишка має найбільші показники товщини слизової оболонки, висоти ворсинок, щільності крипт (разом з дванадцятипалою кишкою), відношення висоти ворсинок до глибини крипт і найменші показники товщини м'язової оболонки, висоти епітелію крипт (разом з дванадцятипалою кишкою), висоти епітелію ворсинок.

Клубова кишка має найбільші показники відносної товщини м'язової пластинки слизової оболонки.

Сліпі кишки мають найбільші показники відносної товщини внутрішнього шару м'язової оболонки і найменші показники діаметру, товщини стінки, товщини слизової оболонки, висоти ворсинок, щільності і глибини крипт, ширини крипт, абсолютної і відносної товщини м'язової пластинки слизової оболонки.

Пряма кишка має найбільші показники діаметру, товщини всієї стінки і м'язової оболонки, абсолютної і відносної товщини м'язової пластинки слизової оболонки, ширини і площі поверхні ворсинок, ширини крипт, висоти епітелію ворсинок і крипт і найменші показники щільності ворсинок.

Таким чином, використання запропонованих середньовікових показників дозволило встановити загальні закономірності величини основних мікроскопічних структур кишечника гусей великої сірої породи впродовж постнатального періоду онтогенезу.

7. ГІСТОТОПОГРАФІЯ І БУДОВА НЕРВОВИХ СПЛЕТЕНЬ КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ

Згідно класичних уявлень, до складу автономної нервової системи тварин відносять симпатичний і парасимпатичний відділи, що забезпечують автономну регуляцію функціонування внутрішніх органів (Колосов, 1968; Мельман, 1970; Faller, 2004).

Разом з цим, існує достатньо поширений інший погляд на склад автономного відділу нервової системи організму, згідно якого виділяють третю – метасимпатичну нервову систему, що представлена нервовими сплетеннями стінки трубочкоподібних органів. В її складі виділяють ентеросимпатичну (ентеральну, ентеричну) нервову систему (Ноздрачєв, 1978; Furness et. al, 1980; Standring, 2008; Sassellia et al., 2012).

Слід відмітити, що саме з ентеросимпатичною нервовою системою пов'язана спонтанна рухова активність травного каналу, яка все ще

залишається поза увагою дослідників. Дані про неї уривчасті, стосуються окремих органів (Воробьева и др., 2003; Lecoin et al., 1996; Thuneberg, 1999).

Нервові елементи парасимпатичного відділу кишечника (ентеросимпатичної нервової системи) ссавців утворюють три нервових сплетення: підсерозне (*plexus subserosus*), м'язової оболонки (*plexus myentericus (Auerbachi)*) і підслизове (*plexus submucosus (Meissneri)*). Вони розташовані відповідно між серозною і м'язовою оболонкою, між зовнішнім і внутрішнім шарами м'язової оболонки і у підслизовій основі слизової оболонки стінки кишечника (Ноздрачѐв, 1978; Faller*, 2004; Furness, 2006). До їх складу входять інтрамуральні нервові вузли (ганглії), а також пучки нервових волокон, що їх сполучають. Відомо, що кишечник містить більше нервових клітин, ніж спинний мозок. Так, у миші їх кількість дорівнює 400–900 нейронів/мм² площі зрізу (Young*, 2001).

Здебільшого з метою дослідження нервових сплетень трубкоподібних органів і кишечника в т.ч., готують просвітлені плівкові препарати. На таких препаратах сплетення мають вигляд сітки, що складається з петель, які своїм більшим діаметром розташовані вздовж поздовжньої осі кишки. У складі сітки виділяють вузли, що мають більший діаметр і тонші тяжі, що їх сполучають. Такий метод дослідження дозволяє охарактеризувати лише просторову організацію сплетень і ступінь насиченості стінки нервовими елементами (Тибінка, 2013). Під час аналізу гістологічних препаратів з поперечного чи поздовжнього зрізу стінки кишки на нервові структури звичайно звертають мало уваги (Исупова и др., 2005).

Згідно огляду літератури, інформація стосовно гістотопографії і видів нервових сплетень стінки травної трубки, і у т.ч. кишечника є суперечною і уривчастою.

За даними Исембергена, 2006, в стінці кишечника сільськогосподарської птиці під серозною оболонкою розташовано аурбахове, а в м'язовому шарі – мейснерове сплетення. За інформацією Liman*, 2002, сплетення м'язової оболонки у кишечника гусей розташоване

між зовнішнім і внутрішнім шарами м'язової оболонки. Аналогічної думки притримуються Yang P. et al., 2012, які вказують, що в кишечнику курчат-бройлерів сплетення м'язової оболонки знаходиться між коловим і поздовжнім шарами м'язової оболонки кишечника. Згідно Boros A. et al., 1993, Gabella I., 1985, у курей більші за розміром міжм'язові нервові вузли лежать між шарами м'язової оболонки, а також посередині його зовнішнього шару. Вузли, що відповідають мейснеровому сплетенню кишечника ссавців, лежать між внутрішнім коловим шаром м'язової оболонки і її внутрішнім поздовжнім шаром (тобто м'язовою пластинкою слизової оболонки).

За даними Bezuidenhout, 1990, парасимпатичні вузли у кишечнику страуса розташовані між шарами м'язової пластинки слизової оболонки.

За результатами наших досліджень на гістопрепаратах поперечного зрізу стінки усіх досліджуваних кишочок гусей різного віку нами виявлено два види нервових сплетень. Одні розміщені у зовнішньому – поздовжньому шарі м'язової оболонки, інші – між шарами м'язової пластинки, а також між м'язовою пластинкою і м'язовою оболонкою (рис. 37). Під серозною оболонкою сплетень не виявлено. Враховуючи місце розміщення, а також загальноприйняту термінологію, дані сплетення ми поділили на 2 види: м'язової оболонки (міентеральне) (*plexus myentericus s. Auerbachi*) і підслизове (*plexus submucosus s. Meissneri*).

Нервові вузли міентерального сплетення чітко помітні між клітинами гладкої м'язової тканини. Вони мають переважно овальну або округлу форму, розташовані приблизно *посередині* зовнішнього шару м'язової оболонки, іноді безпосередньо біля серозної оболонки, від якої завжди відокремлені кількома пучками гладких м'язових клітин (рис. 38). Від останніх нервова тканина вузлів відмежована дуже тонкими прошарками колагенових волокон пухкої волокнистої сполучної тканини їх стінки.

Таким чином, одержані нами дані цілком узгоджуються з інформацією Bezuidenhout, 1990 і частково з Boros, 1993; Gabella, 1985, і суперечать даним Исембергенова, 2006; Liman et al., 2002; Yang et al., 2012.

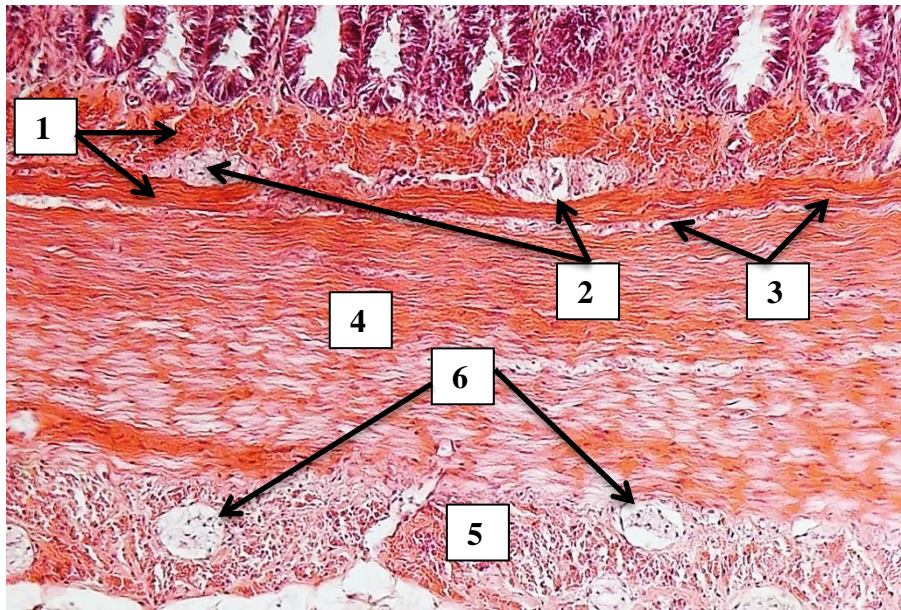


Рис. 37. Стінка **порожньої кишки гуся 1-річного віку**. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – м'язова пластинка; 2 – нервові вузли підслизового нервового сплетення; 3 – підслизова основа; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки; 5 – зовнішній шар м'язової оболонки; 6 – пучки нервових волокон сплетення м'язової оболонки.

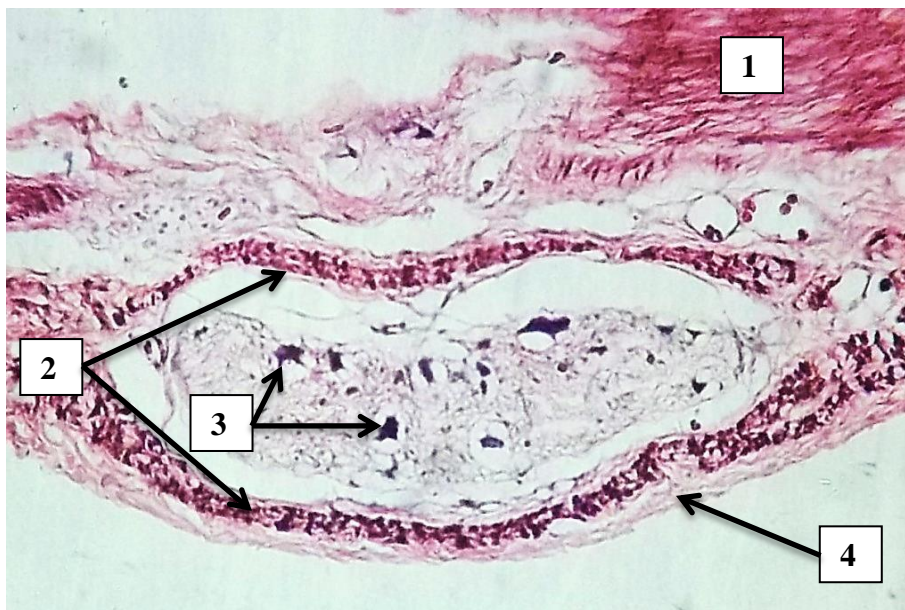


Рис. 38. Вузол сплетення м'язової оболонки **прямої кишки гуся 6-місячного віку**. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – внутрішній шар м'язової оболонки; 2 – зовнішній шар м'язової оболонки; 3 – нейрони вузла сплетення м'язової оболонки; 4 – серозна оболонка.

На відміну від забарвлення гістопрепаратів гематоксиліном і еозином, забарвлення їх за Малорі і азур II-еозином дозволяє більш детально визначити особливості мікроскопічної будови нервових структур вузлів. Нервові вузли містять переважно від 3 до 15 тіл нейронів. Більшу частину площі тіл нейронів займає одне велике, округлої форми світле ядро з одним-двома ядерцями.

Крім вузлів, у зовнішньому шарі м'язової оболонки чітко виявляються нервові тяжі, які мають менший діаметр ніж вузли, і містять лише пучки нервових волокон (див. рис. 37).

У прямій кишці елементи сплетення міжм'язової оболонки часто розташовані у 2 яруси (рис. 39).

Вузли і нервові пучки підслизового нервового сплетення у тонкому відділі кишечника розташовані переважно між внутрішнім і зовнішнім шарами м'язової пластинки, а також між м'язовою пластинкою слизової оболонки і м'язовою оболонкою (рис. 40).

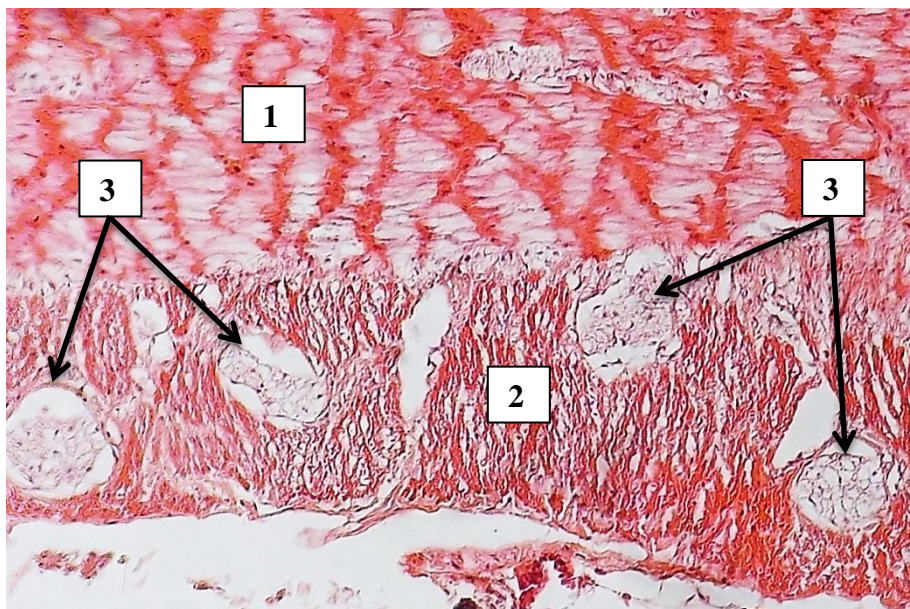


Рис. 39. Нервові пучки сплетення міжм'язової оболонки прямої кишки гуся 6-місячного віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – внутрішній шар м'язової оболонки; 2 – зовнішній шар м'язової оболонки; 3 – пучки сплетення міжм'язової оболонки.

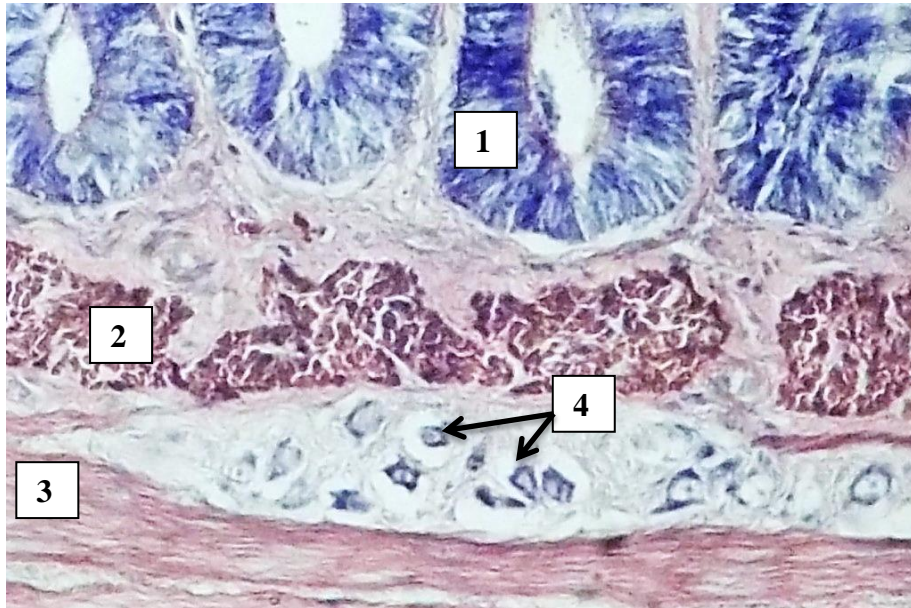


Рис. 40. **Нервовий вузол підслизового нервового сплетення порожньої кишки 30-добового гуся.** Гістопрепарат (азур II – еозин, $\times 200$). 1 – крипта; 2 – внутрішній шар м'язової пластинки; 3 – зовнішній шар м'язової пластинки; 4 – нервові клітини вузла підслизового нервового сплетення.

Підслизове сплетення на поперечних зрізах кишок має вигляд вузьких, часто довгих смужок, що знаходяться в оточенні клітинних і неклітинних елементів пухкої волокнистої сполучної тканини. У складі сплетення виявляються окремі тіла нервових клітин, що розташовані переважно в один, іноді два шари.

Іноді нервові вузли або пучки нервових волокон сплетень виявляли як між шарами м'язової пластинки, так і між м'язовою пластинкою слизової оболонки і м'язовою оболонкою. У такому випадку зовнішній шар м'язової пластинки виявляється посередині підслизового нервового сплетення (рис. 41).

У товстому відділі кишечника гусей елементи підслизового нервового сплетення розташовані між м'язовою пластинкою слизової оболонки, що утворена одним коловим шаром і внутрішнім шаром м'язової оболонки (рис. 42).

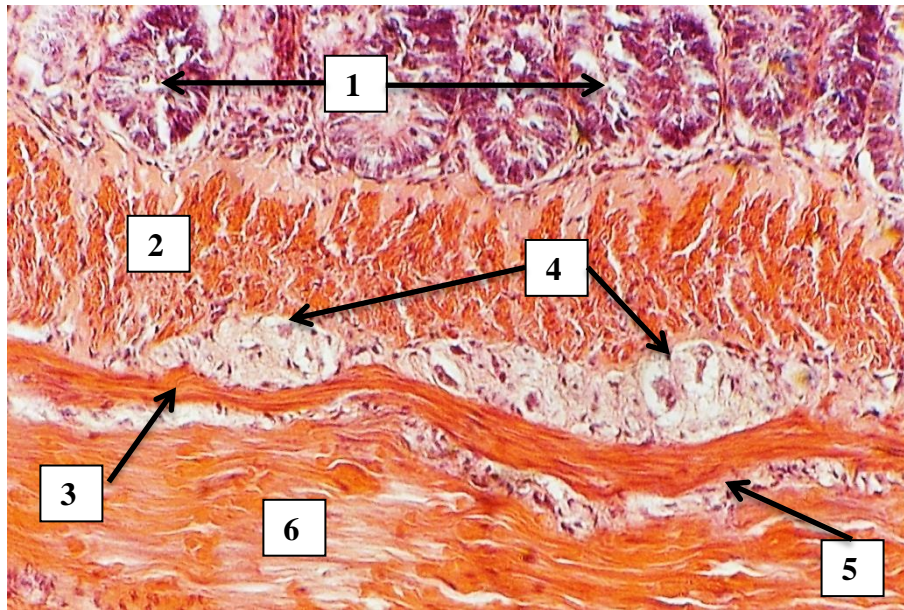


Рис. 41. Ганглії підслизового нервового сплетення клубової кишки гуся 30-добового віку. Гістопрепарат (гематоксилін і еозин, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – внутрішній шар м'язової пластинки; 3 – зовнішній шар м'язової пластинки; 4 – вузли підслизового нервового сплетення; 5 – підслизова основа; 6 – внутрішній шар м'язової оболонки.

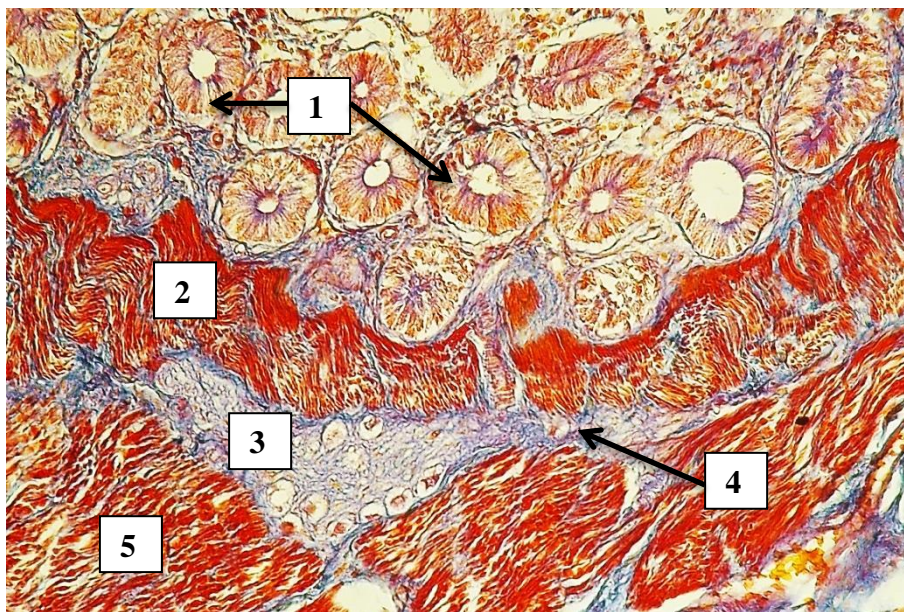


Рис. 42. Вузол підслизового нервового сплетення прямої кишки гуся 30-добового віку. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – м'язова пластинка; 3 – вузол сплетення міжм'язової оболонки; 4 – підслизова основа; 5 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Отже, гістотопографія нервових сплетьєнь кишечнику гусей характеризується двома особливостями. На відміну від ссавців, в яких сплетьєння м'язової оболонки кишечнику знаходиться в прошарках пухкої волокнистої сполучної тканини між шарами м'язової оболонки (Faller*, 2004), у гусей його елементи розташовані в її зовнішньому шарі. На відміну від ссавців, в яких підслизове сплетьєння впродовж усього кишечнику міститься в підслизовій основі, у гусей його елементи в тонкому відділі знаходяться переважно між шарами м'язової пластинки слизової оболонки, а в товстому відділі – між м'язовою пластинкою слизової оболонки і м'язовою оболонкою.

Нами встановлено, що на тлі значного збільшення з віком діаметру, товщини м'язової і слизової оболонок, а також деяких інших параметрів кишечнику середня кількість нервових вузлів сплетьєння м'язової оболонки (рис. 43) і підслизового на поперечному зрізі кишок не збільшувалася і визначалася в межах певного «коридору», тобто є відносно постійною величиною (табл. 34 і 35). Це свідчить про те, що кількість нервових вузлів, що була закладена в ембріональний період онтогенезу гусей, в постнатальному його періоді не змінюється.

Слід відмітити лише приблизно у 2 рази більшу кількість нервових вузлів у дванадцятипалій кишці в 1- і 3-добових гусей порівняно з птицею старшого віку.

**Кількість вузлів сплетення м'язової оболонки кишечника гусей,
(вузлів/мм²), $M \pm m$, $n=5$**

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	13,4±0,7	9,1±1,0	9,1±0,8	6,3±0,7	9,2±1,5
3 доби	11,3±0,8	6,3±0,8	8,3±0,9	4,1±0,4	9,6±0,3
7 діб	8,1±0,9*	2,3±0,6*	13,1±1,6*	1,5±0,1***	8,4±0,6
14 діб	6,0±0,8	5,1±1,0*	13,2±0,8	3,4±0,5**	16,3±1,3***
21 доба	9,3±1,3*	9,3±1,5*	20,0±1,9*	4,1±0,4	12,9±1,3
1 міс.	9,3±0,2	5,2±1,1	12,1±1,5*	3,1±0,9	7,4±1,0*
2 міс.	8,1±0,8	6,3±0,8	17,3±1,3*	4,1±0,3	9,7±1,67
6 міс.	6,0±1,0	7,3±0,9	14,3±1,0	3,7±0,4	8,0±0,6
8 міс.	3,7±0,7	12,3±1,5*	25,8±2,1**	5,0±0,5	11,7±1,7
1 р.	5,1±0,2	9,3±1,5	20,0±1,9	4,2±0,3	12,8±1,3
2 р.	7,4±0,3	5,2±1,1	12,1±1,1**	3,3±0,4	7,5±0,9**
3 р.	6,7±0,7	11,7±2,0*	16,7±1,3*	4,7±0,7	15,1±1,4**
5 р.	6,3±1,2	5,7±1,0*	19,7±1,2	6,67±0,6	14,0±1,0
СВП	7,8±0,7	7,6±0,9	15,5±1,9	4,1±0,4	11,3±0,9
Відн. СВП,%	83,8	81,6	167,8	44,8	121,8

Примітка: * — $p \leq 0,05$, ** — $p \leq 0,01$, *** — $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

СВП кількості вузлів сплетення м'язової оболонки кишечника гусей усіх досліджуваних вікових груп дорівнював $9,3 \pm 0,6$ ($\sigma=4,7$). Відносний СВП кількості вузлів сплетення м'язової оболонки становив у дванадцятипалій кишці 83,8 %, порожній – 81,6 %, клубовій – 167,8 %, сліпих – 44,8 % і

прямій – 121,8 %. Таким чином, найменша кількість вузлів, у 2,2 раза менша від СВП кишечника, встановлена у сліпих кишках, а найбільша – у 1,7 раза, у клубовій.

Таблиця 35

**Кількість вузлів підслизового нервового сплетення кишечника гусей,
(вузлів/мм²), $M \pm m$, $n=5$**

Вік	Кишка				
	дванадцяти пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	30,1±2,7	13,0±1,1	24,6±1,4	5,3±0,2	18,3±0,9
3 доби	20,6±2,3*	8,4±0,7**	18,6±1,3*	6,3±0,3	16,2±1,1
7 діб	16,7±1,2	6,1±0,5	15,4±1,2	5,1±0,7	22,3±1,8*
14 діб	14,3±1,1	9,1±1,0*	12,9±0,4	7,3±0,8	18,1±0,9
21 доба	15,3±1,2	14,2±1,3*	16,3±2,0	4,2±0,5*	16,4±1,1
1 міс.	10,4±0,8*	15,1±1,3	22,1±1,7	5,1±0,5	12,6±0,9*
2 міс.	14,5±0,7	8,4±0,8**	18,6±1,3	6,3±0,1	13,7±2,7
6 міс.	16,0±0,37	17,1±1,3***	25,0±3,2	5,7±0,6	15,0±2,2
8 міс.	12,3±1,45	13,3±2,0	12,7±1,2**	5,3±0,5	15,7±2,4
1 р.	15,1±2,1	14,2±0,7	16,3±2,0	4,2±0,5	16,4±1,1
2 р.	19,9±0,7	15,1±0,3	22,1±1,5	5,1±0,5	12,5±1,0
3 р.	15,0±1,1*	12,7±1,2	25,0±1,2	7,0±0,3*	18,3±1,7*
5 р.	14,3±2,3	10,7±2,0	20,3±3,5	9,0±1,5	14,3±1,2
СВП	14,3±1,6	12,1±0,9	20,8±2,1	5,9±0,5	16,1±1,0
Відн. СВП, %	103,1	87,5	150,1	42,3	116,6

Примітка: * — $p \leq 0,05$, ** — $p \leq 0,01$, *** — $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

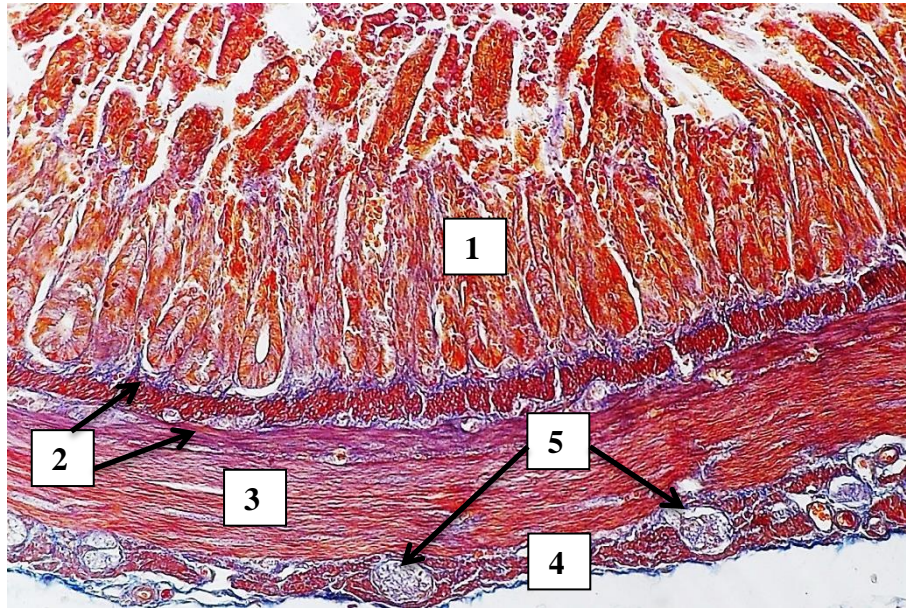


Рис. 43. Стінка порожньої кишки 30-добового гуся. Гістопрепарат (забарвлення за Малорі, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – м'язова пластинка слизової оболонки; 3 – внутрішній шар м'язової оболонки; 4 – зовнішній шар м'язової оболонки; 5 – елементи сплетення м'язової оболонки.

Загальна кількість підслизових вузлів підслизового нервового сплетення, як і мієнтерального, на поперечному зрізі кожної кишки з віком коливалася навколо певних середніх значень з різним ступенем статистичної достовірності відносно попереднього віку. Закономірної зміни їх кількості нами не встановлено. Слід відмітити лише у 1,3-2,0 раза більшу кількість нервових вузлів у дванадцятипалій кишці в 1- і 3-добовому віці порівняно з птицею старшого віку.

СВП кількості підслизових вузлів кишечнику гусей усіх досліджуваних вікових груп дорівнював $13,8 \pm 0,8$ ($\sigma=6,68$). Відносний СВП кількості підслизових вузлів у дванадцятипалій кишці становив 103,11 %, порожній – 87,5 %, клубовій – 150,1 %, сліпих – 42,3 % і прямій – 116,6 %. Таким чином, найменша кількість вузлів підслизового нервового сплетення – у 2,37 раза менша від СВП кишечнику, встановлена у сліпих кишках, а найбільша, у 1,5 раза більша – у клубовій.

Середня площа вузла сплетення м'язової оболонки з віком закономірно збільшувалася в усіх кишках кишечника гусей. Причому, впродовж досліджуваного вікового періоду спостерігали значні коливання даного показника навколо середнього значення для кожної кишки (табл. 36).

Таблиця 36

**Середня площа вузла сплетення м'язової оболонки кишечника гусей,
x10³ мкм², M±m, n=5**

Вік	Кишка				
	дванадцяти- пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	1,76±0,1	2,2±0,2	1,5±0,2	1,6±0,1	1,4±0,1
3 доби	2,6±0,2 ^{**}	2,4±0,1	1,0±0,1	1,5±0,2	1,9±0,1 ^{**}
7 діб	2,2±0,1	2,15±0,2	1,1±0,1	1,0±0,1 [*]	1,4±0,2
14 діб	1,9±0,1	1,4±0,1 [*]	1,1±0,03	1,0±0,1	2,1±0,2
21 дб.	3,9±0,04 ^{3*}	1,7±0,04	1,8±0,1	1,0±0,1	2,6±0,1
1 міс.	4,3±0,1	1,7±0,1	3,3±0,2 ^{3*}	1,5±0,1 [*]	3,6±0,2
2 міс.	6,1±1,2 ^{**}	3,1±0,3 ^{**}	3,4±0,1	1,9±0,2	3,4±0,5
6 міс.	6,3±0,5	3,3±0,3	3,7±0,09	2,3±0,2	6,4±0,4 [*]
8 міс.	4,2±0,5 [*]	2,5±0,1	4,3±0,3	1,5±0,2 [*]	5,8±0,7
1 р.	4,9±0,5	2,7±0,4	3,1±0,2 [*]	1,0±0,2	2,6±0,3 [*]
2 р.	4,9±0,3	1,7±0,2	3,3±0,2	1,5±0,1 [*]	3,6±0,5
3 р.	4,6±0,2	2,9±0,6	2,7±0,2	2,4±0,6	2,7±0,3
5 р.	5,3±0,7	2,5±0,4	3,6±0,5	2,2±0,2	3,3±0,9
СВП	4,3±0,5	2,3±0,7	2,6±0,3	1,6±0,1	3,1±0,5
Відн. СВП,%	153,5	83,8	94,2	56,0	112,5

Примітка: *— p≤0,05, ** — p≤0,01, *** — p≤0,001 порівняно з попереднім віком.

Як свідчать дані таблиці, порівняно з показниками в 1-добовому віці, у дванадцятипалій кишці 5-річних гусей середня площа вузла сплетення м'язової оболонки збільшилася на 203,0 %, з *min* у 1-добовому – і *max* у 6-місячному віці. Відповідно в інших кишках: у порожній вона збільшилася на 12,6 %, з *min* у 14-добовому і *max* у 6-місячному віці; у клубовій – на 142,4 %, з *min* у 3-добовому і *max* у 8-місячному віці; у сліпих – на 35,5 %, з *min* у 7-добовому і *max* у 3-річному віці; у прямій – на 228,1 %, з *min* у 7-добовому і *max* у 6-місячному віці.

СВП площі вузла сплетення м'язової оболонки кишечнику гусей впродовж усього постнатального періоду онтогенезу дорівнював $2,8 \pm 0,2 \times 10^3$ мкм² ($\sigma=6,10$).

Його відносний СВП у дванадцятипалій, порожній, клубовій, сліпих і прямій кишці становив відповідно 153,5; 83,8; 94,2; 56,0 і 112,5 %. Таким чином, найменша площа вузла сплетення м'язової оболонки, на 78,7 % менша від СВП кишечнику, встановлена у сліпих кишках, а найбільша, на 53,5 % – у дванадцятипалій.

Результати визначення площі вузлів підслизового нервового сплетення кишечнику гусей представлено у табл. 37.

Як свідчать дані таблиці, середня площа вузла підслизового нервового сплетення, як і сплетення м'язової оболонки, з віком закономірно збільшувалася в усіх кишках, із значними коливаннями впродовж досліджуваного вікового періоду навколо середнього значення для кожної кишки.

Середня площа вузла підслизового сплетення у дванадцятипалій кишці збільшилася у 5-річному віці порівняно з 1-добовим на 57,1 %, з *min* у 1-добовому і *max* у 2-місячному віці, в інших кишках відповідно: у порожній – на 32,7 %, з *min* у 7-добовому і *max* у 6-місячному віці; у клубовій – на 50,9 %, з *min* у 14-добовому і *max* у 6-місячному віці; у сліпих – на 67,7 %, з *min* у 14-добовому і *max* у 5-річному віці; у прямій – на 64,3%, з *min* у 7-добовому і *max* у 8-місячному віці.

**Середня площа вузла підслизового нервового сплетення кишечнику
гусей, $\times 10^3$ мкм², $M \pm m$, $n=5$**

Вік	Кишка				
	дванадцяти- пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	1,8±0,1	1,9±0,2	1,5±0,1	1,4±0,1	2,3±0,2
3 доби	2,4±0,1*	1,4±0,1	1,6±0,17	1,6±0,1	2,4±0,1
7 діб	2,4±0,1	1,2±0,1	1,6±0,2	1,5±0,2	1,7±0,2
14 діб	2,4±0,1	1,9±0,2**	1,4±0,1	1,0±0,1	3,1±0,2**
21 доба	3,3±0,3*	2,2±0,01	1,6±0,2	1,1±0,1	3,3±0,1
1 міс.	3,3±0,2	2,08±0,1	2,3±0,1*	1,3±0,1	3,0±0,5
2 міс.	4,4±0,3*	2,4±0,08*	2,5±0,03	1,6±0,1	2,6±0,4
6 міс.	4,1±0,6	2,7±0,78	3,6±0,5*	1,9±0,4	3,4±0,2
8 міс.	3,4±0,3	2,5±0,06	3,2±0,4	1,3±0,1	4,3±0,2**
1 р.	4,0±0,3	2,2±0,1	1,6±0,2*	1,1±0,1	3,29±0,2**
2 р.	4,2±0,3	2,1±0,05	2,3±0,2*	1,3±0,1	3,0±0,5
3 р.	3,2±0,4	1,9±0,3	2,4±0,5	2,1±0,5	4,2±0,5
5 р.	2,9±0,4	2,5±0,4	2,2±0,1	2,4±0,3	3,8±0,6
СВП	3,2±0,3	2,1±0,1	2,2±0,2	1,5±0,2	3,1±0,3
Відносний СВП, %	133,3	86,1	89,3	62,4	129,2

Примітка: *— $p \leq 0,05$, ** — $p \leq 0,01$, *** — $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

СВП площі підслизового вузла кишечнику гусей усіх досліджуваних вікових груп дорівнював $2,4 \pm 0,1 \times 10^3$ мкм², відносний СВП дванадцятипалої, порожньої, клубової, сліпих і прямої кишки становив відповідно 133,3; 86,1; 89,3; 62,4 і 129,2 %. Таким чином, найменша площа підслизових вузлів, на

60,2 % менша від СВП кишечника, встановлена в сліпих кишках, а найбільша, на 33,3 і 29,2 % – у дванадцятипалій і прямій.

Одержані дані стосовно найбільшої площі нервових вузлів у стінці дванадцятипалої кишки узгоджуються з її функцією «головного регулятора» процесів травлення усього кишечника (Маев и др., 2005; Воробьева и др., 2003).

Отже, ентросимпатична нервова система гусей представлена двома сплетеннями – міентеральним і підслизовим. Міентеральне нервове сплетення розташовано в зовнішньому шарі м'язової оболонки. Підслизове сплетення в тонкому відділі кишечника знаходиться між шарами м'язової пластинки слизової оболонки, у товстому відділі – між слизовою і м'язовою оболонками. На поперечному зрізі кишок міентеральні вузли мають переважно овальну форму, а підслизові — вузьких смужок. З віком гусей середня кількість вузлів нервових сплетень не змінюється.

8. ОСОБЛИВОСТІ ТОПОГРАФІЇ І КІЛЬКОСТІ АПУДОЦИТІВ У КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ

Як відомо, процеси травлення, моторної активності, секреції і всмоктування поживних речовин в апараті травлення регулюються складною системою нервових і гуморальних механізмів. Провідну роль у гуморальній регуляції цих функцій відіграють гастроінтестинальні гормони, що представляють собою пептиди й аміни. Ці речовини продукують ендокринні клітини слизової оболонки шлунка, кишечника і підшлункової залози, контролюючи фізіологічні процеси через нейрокринний, ендокринний та паракринний механізми дії (Аруин и др., 1975; Яглов, 1989). Ендокриноцити апарату травлення утворюють гастроентеропанкреатичну ендокринну систему (ГЕП-систему), яка, в свою чергу, є найбільш великою складовою частиною дифузної ендокринної системи і найбільш великим і складним

ендокринним утворенням тіла хребетних тварин (Dayal, 1983; Posovszky, 2017).

Ендокринний апарат травної системи є найбільшим ланцюгом ДЕС. Він містить ендокриноцитів більше, ніж в усіх інших залозах внутрішньої секреції разом взятих (Яглов, 1989). Крім провідної ролі у регуляції процесів травлення, ендокриноцити ГЕП-системи – апудоцити беруть активну участь у підтриманні гомеостазу організму (Yamada et al., 1985).

Серед загальної кількості апудоцитів апарату травлення, яких зараз виділяють 19 типів, переважають серотонінпозитивні ентерохромафінні (Ес-) клітини, які виявляють в аргентафінній реакції. У людини аргентафінні клітини становлять близько 60 % всієї популяції ГЕП-системи (Rindi et al., 2004). Поряд з лаброцитами, базофілами крові і нейронами шлунково-кишкового тракту Ес-клітини є продуцентами серотоніну в організмі. Відомо, що 60-90 % усього серотоніну людини продукується в травному каналі, а його 90 % синтезують саме ентерохромафінні клітини (Peghini et al., 2003).

Аргірофільні клітини виявляють методом Грімеліуса, до складу яких входить майже вся популяція апудоцитів, за винятком невеликої кількості ендокриноцитів, що продукують соматостатин, пептид YY і холецистокінін (Райхлин и др., 1975). Завдяки методу Масона-Гамперля виявляють аргентафінні клітини. Реакція Масона є специфічною тільки для серотоніну (Дорофеев и др., 1971). Клітинам, що синтезують серотонін, соматостатин і глюкагон, належить особлива роль у морфофункціональному статусі ГЕП-системи (Пузырев и др., 1992).

Методи виявлення аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів добре відомі і дозволяють визначати кількість апудоцитів в органах. У той же час через недостатню контрастність коричневого кольору гранул клітин на жовтому чи коричневому тлі інших гістологічних структур це не завжди можна зробити. У зв'язку з цим, нами запропоновано модифікацію методів виявлення апудоцитів, яка полягає у додатковому забарвленні гістологічних

зрізів 1% спиртовим розчином метиленового синього. Завдяки такому дозabarвленню інші структури органа є чітко помітними.

Нами встановлено, що в кишечнику гусей аргірофільні апудоцити, що відповідають загальній популяції ендокриноцитів ГЕП-системи, розташовані переважно поодиноці, іноді групами з двох або трьох клітин серед інших клітин епітеліального шару і виявляються переважно в криптах. Апудоцити розташовані на базальній мембрані, мають переважно видовжену, іноді овальну форму, вузький апікальний і широкий базальний полюс, який містить гранули секреторних включень. Більшість апудоцитів відокремлена від просвіту кишечника іншими ентероцитами, тобто належать до «закритого» типу.

Аргірофільні клітини завдяки вмісту гранул, що забарвлюються у коричневий колір, помітні на світло-жовтому тлі структур слизової оболонки кишечника (рис. 44).

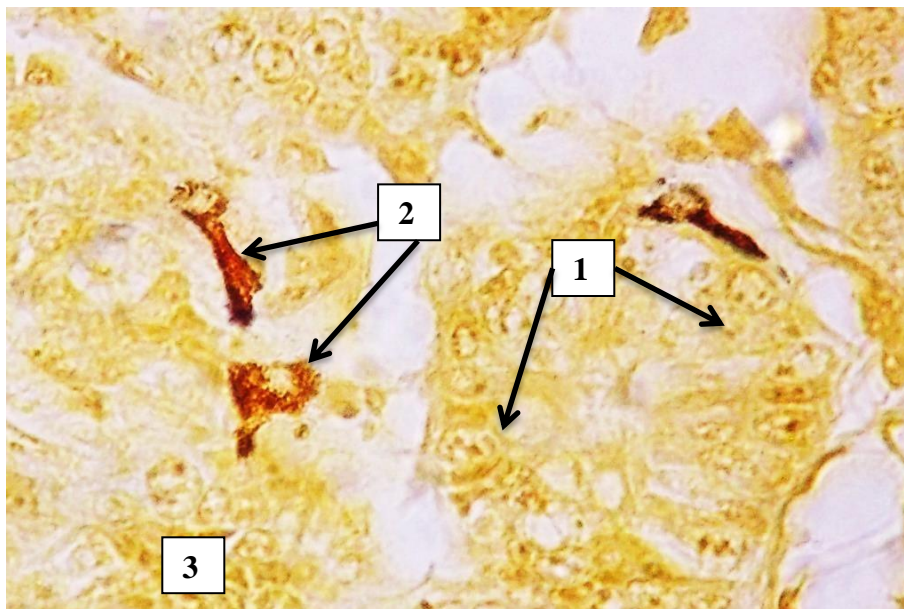


Рис. 44. Аргірофільні ендокриноцити клубової кишки гуся 2-місячного віку. Гістопрепарат (забарвлення за Грімеліусом, $\times 1000$). 1 – клітини епітелію крипти; 2 – аргірофільні ендокриноцити; 3 – власна пластинка слизової оболонки.

Ендокриноцити розташовані на базальній мембрані, мають переважно овальну або видовжену форму, вузький апікальний і широкий базальний полюс, який містить інтенсивно забарвлені гранули секреторних включень. Велике світле ядро займає центральну частину цитоплазми ендокриноцита або зміщено до його базального полюсу (рис. 45).

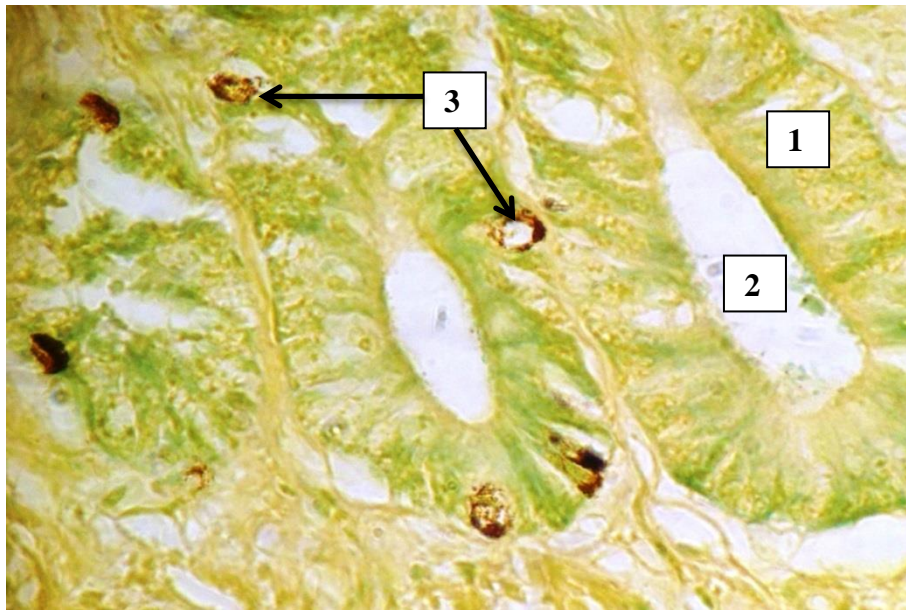


Рис. 45. Аргірофільні ендокриноцити порожньої кишки гуся 6-місячного віку. Гістопрепарат (забарвлення за Грімеліусом + 1% спиртовий розчин метиленового синього, $\times 1000$). 1 – епітеліоцити крипти; 2 – порожнина крипти; 3 – аргірофільні ендокриноцити.

Апудоцити розташовані переважно поодинці, іноді групами з 2-х або 3-х клітин серед інших ентероцитів епітелію і виявляються переважно в криптах, а також у ворсинках кишечника.

Більшість апудоцитів відокремлена від просвіту кишечника іншими ентероцитами, тобто належать до «закритого» типу. При забарвленні гістологічних зрізів гематоксиліном і еозином, на відміну від інших ентероцитів, апудоцити мають світлу оксифільну цитоплазму та велике світле ядро.

Аргентафінні апудоцити відокремлені від просвіту кишечника іншими епітеліоцитами (рис. 46), тобто, відносяться до «закритого» типу, на відміну від таких ссавців, в яких їх відносять до «відкритого» типу (Бархина и др., 1986; Костюкевич, 2004). При забарвленні гістологічних зрізів гематоксиліном і еозином апудоцити, порівняно з іншими клітинами епітелію, мають більш світлу оксифільну цитоплазму і велике світле ядро. В дванадцятипалій кишці вони розташовані переважно в нижній третині крипт, у порожній і клубовій – по всій їх довжині, у сліпих і прямій кишці – також і в епітелії ворсинок.

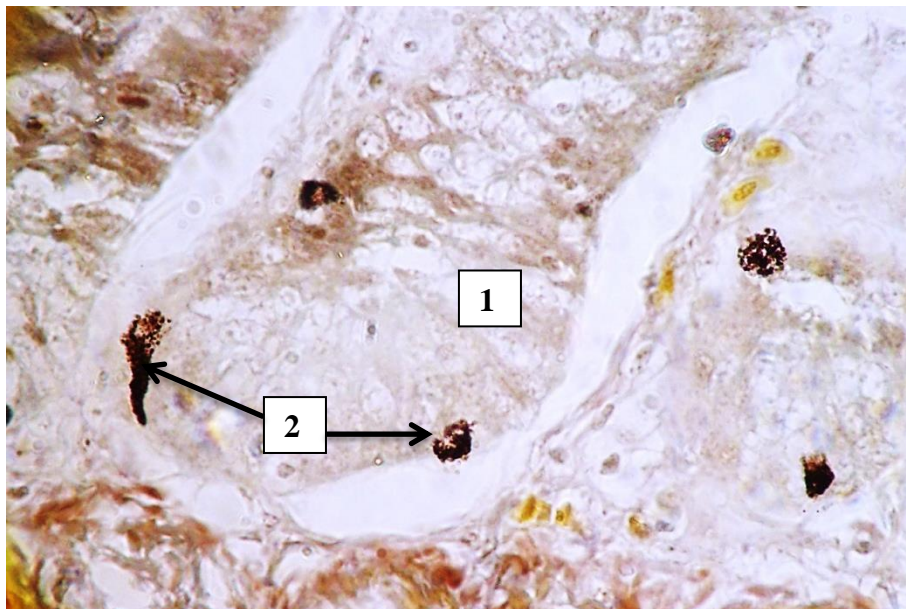


Рис. 46. Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся 8-місячного віку. Гістопрепарат (забарвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – епітеліоцити крипт; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

У дванадцятипалій кишці як аргірофільні, так і аргентафінні апудоцити локалізовані тільки у нижній третині крипт, у порожній, клубовій – на всій їх глибині, у сліпих і прямій кишці вони є також і в епітелії ворсинок.

Як свідчать результати наших досліджень, впродовж постнатального періоду онтогенезу найбільша кількість аргірофільних ендокриноцитів міститься в кишечнику гусей 1-3-добового віку (табл. 38).

Їх кількість у дванадцятипалій кишці гусей з 7-добового до 5-річного віку коливалась в межах $28,8 \pm 3,0 - 42,1 \pm 0,8$ кл./мм², у порожній – $17,2 \pm 2,3 - 44,2 \pm 3,2$, клубовій – $28,4 \pm 4,0 - 78,5 \pm 10,8$ кл./мм², сліпих – $18,8 \pm 3,0 - 62,9 \pm 7,9$ кл./мм² і прямій – $36,2 \pm 2,5 - 82,2 \pm 3,8$ кл./мм².

Таблиця 38

Кількість аргірофільних апудоцитів у кишечнику гусей великої сірої породи 1-добового – 5-річного віку, кл./мм², $M \pm m$, n=5

Вік	Кишка				
	дванадцяти-пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	68,2±4,9	62,7±2,9	50,9±6,9	161,1±15,7	121,2±6,2
3 доби	24,3±3,7 ^{3*}	42,0±5,4 [*]	75,4±7,1 [*]	74,8±10,2 ^{**}	83,8±12,8 [*]
7 діб	31,2±4,8	29,3±2,4	57,4±5,7	62,9±7,9	45,2±7,5 [*]
14 діб	38,1±3,1	43,5±4,9 [*]	54,0±6,39	52,4±6,5	53,4±4,1
21 доб	30,6±3,9	17,2±2,3 ^{**}	35,0±5,1 [*]	35,2±3,5 [*]	47,9±6,8
1 міс.	30,2±3,1	24,15±1,7 [*]	28,4±4,0	27,5±0,6	36,2±2,5
2 міс.	31,2±3,4	31,2±4,5	34,7±1,0	31,5±4,6	43,0±4,8
6 міс.	39,8±3,1	35,9±4,9	35,1±4,9	34,1±5,1	59,7±4,1
8 міс.	42,1±0,8	42,1±1,9	66,4±5,1 ^{**}	47,6±4,8	82,2±3,8 ^{**}
1 р.	39,1±3,5	44,2±3,2	72,4±5,8	56,1±4,4	74,8±8,1
2 р.	26,5±2,1 [*]	38,0±3,5	78,5±10,8	61,3±6,3	77,5±8,8
3 р.	19,8±1,8 [*]	29,5±2,3	49,0±2,3 [*]	60,5±7,0	65,3±6,3
5 р.	28,8±3,0	42,3±4,3 [*]	37,3±3,9	18,8±3,0 ^{3*}	58,5±5,0

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; ***(³) - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

Загальною закономірністю кількісного складу аргірофільних ендокриноцитів у кишечнику гусей впродовж постнатального періоду онтогенезу було їх зменшення з 1-добового до 1-місячного віку, поступове збільшення до 8-місячного віку (моменту настання статевої зрілості) з стабілізацією цього показника до 3-річного віку. Надалі, у старшої птиці відбувалось поступове зменшення їх кількості.

Серед гусей усіх вікових груп найбільший вміст аргентафінних клітин, як і аргірофільних, виявлено в кишечнику 1- і 3-добової птиці (рис. 47, табл. 39).

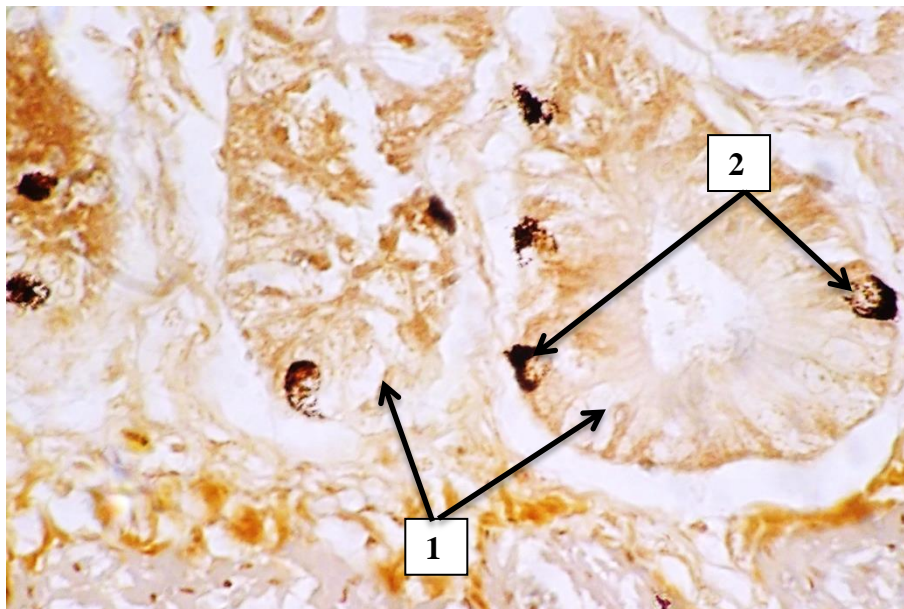


Рис. 47. Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся 1-добового віку. Гістопрепарат (забарвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – епітеліоцити крипти; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

Кількість аргентафінних ендокриноцитів у дванадцятипалій кишці гусей з 7-добового до 5-річного віку була в межах $10,5 \pm 1,0 - 29,0 \pm 5,2$ кл./мм², у порожній – $10,1 \pm 1,8 - 40,0 \pm 3,8$ кл./мм², клубовій – $13,1 \pm 2,6 - 40,0 \pm 5,1$ кл./мм², сліпих – $11,2 \pm 1,0 - 38,6 \pm 3,0$ кл./мм² і прямій – $23,7 \pm 5,3 - 39,2 \pm 2,6$ кл./мм² (рис. 48).

**Кількість аргентафінних апудоцитів у кишечнику гусей великої сірої
породи 1-добового – 5-річного віку, кл./мм², М±m, n=5**

Вік, діб	Кишка				
	дванадцяти- пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 доба	54,4±9,0	35,2±2,9	28,0±3,3	54,6±3,4	60,0±4,6
3 доби	20,3±4,7**	22,2±8,7	56,7±8,2*	41,0±3,2*	47,9±3,9
7 діб	22,4±4,7	19,3±1,4	13,1±2,6 ^{3*}	14,4±1,2 ^{3*}	27,8±2,9 ^{3*}
14 діб	31,6±4,5	40,0±3,8 ^{3*}	39,5±3,5 ^{3*}	21,7±4,4	37,3±2,2*
21 доб	11,6±1,7**	10,1±1,8 ^{3*}	16,8±2,2 ^{3*}	14,9±2,86	28,9±3,4
1 міс.	17,8±3,1	18,6±0,6**	27,7±3,0*	14,4±2,5	22,3±2,9
2 міс.	13,5±0,4	17,4±1,2	24,9±1,3	18,6±2,0	30,6±7,6
6 міс.	24,6±2,8**	13,0±2,3	24,7±3,4	15,8±1,3	30,9±6,4
8 міс.	29,0±5,2	29,8±3,1 ^{3*}	26,1±1,3	14,5±1,9	38,8±5,4
1 р.	21,3±2,6	32,6±3,0	35,6±3,8	19,3±2,4	39,2±2,6
2 р.	16,3±1,7*	26,8±3,2	40,0±5,1	29,5±2,9	27,5±4,3
3 р.	10,5±1,0	20,2±1,1	28,6±4,6	38,6±3,0	24,6±3,3
5 р.	17,1±1,2**	26,8±2,2	20,3±4,1	11,2±1,0 ^{3*}	23,7±5,3

Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,01$; ***(^{3*}) - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

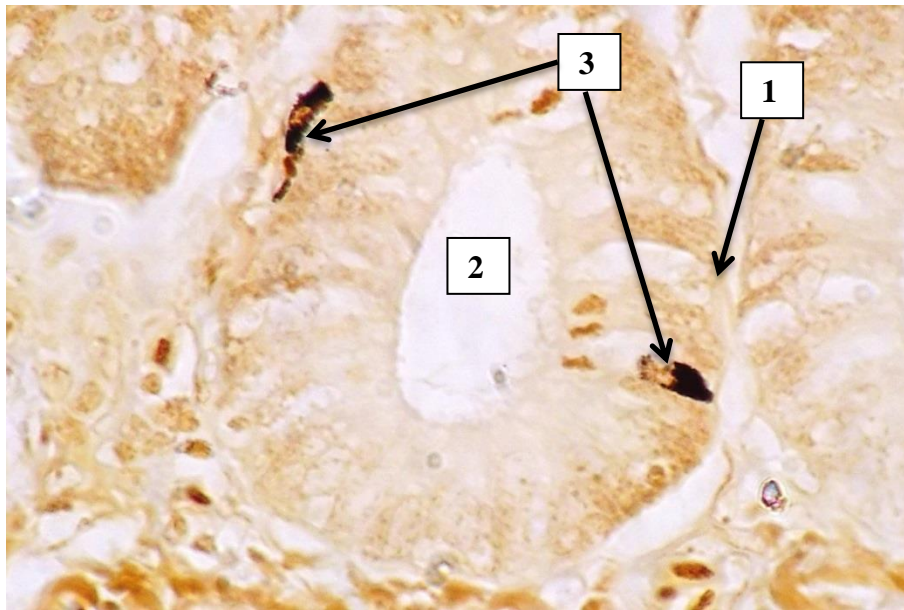


Рис. 48. **Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся 7-добового віку.** Гістопрепарат (зabarвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – крипта; 2 – порожнина крипти; 3 – аргентафінні ендокриноцити.

В цілому, крива кількості аргентафінних клітин у кишечнику гусей повторювала динаміку кількості аргірофільних. З 1-добового до 21-добового віку птиці відбувалось зменшення їх кількості з наступним збільшенням до 8-місячного віку. У період з 8-місячного до 2-річного віку їх кількість незначно збільшувалась і надалі до 5-річного віку зменшувалась.

Показники вмісту аргентафінної популяції ендокриноцитів відносно загальної кількості ендокринних клітин кишечнику представлені у табл. 40.

Загальною закономірністю динаміки відносної кількості аргентафінних ендокриноцитів кишечнику гусей впродовж постнатального періоду онтогенезу було її збільшення з 1- до 14-добового віку, зменшення до 6-місячного з наступним збільшенням до 2-річного віку і її стабілізація у старшої птиці.

Впродовж досліджуваного періоду кількісні показники вмісту апудоцитів у різних кишках змінювалась у бік збільшення або зменшення статистично недостовірно або з різним ступенем достовірності. Особливістю

абсолютної і відносної кількості апудоцитів була їх висока індивідуальна варіабельність.

Таблиця 40

**Відносна кількість аргентафінних апудоцитів у кишечнику гусей,
великої сірої породи 1-добового – 5-річного віку, %**

Вік, дб	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	сліпі	пряма
1 дб.	79,8	56,3	55,1	33,9	49,5
3 дб.	83,5	52,8	75,2	54,8	57,2
7 дб.	71,8	66,0	22,8	22,8	60,7
14 дб.	83,0	91,8	73,2	41,5	69,9
21 дб.	38,1	58,9	48,0	42,3	60,3
1 міс.	59,0	77,0	97,8	52,3	61,5
2 міс.	43,4	55,6	71,2	59,0	71,1
6 міс.	47,8	34,5	60,2	41,9	59,1
8 міс.	68,9	70,8	39,3	30,5	47,2
1 р.	54,4	73,8	49,2	34,5	52,4
2 р.	61,3	70,5	51,0	64,5	35,5
3 р.	53,0	68,6	58,4	63,9	37,7
5 р.	58,6	63,5	54,6	59,7	40,4

Загальною закономірністю розташування як аргірофільних, так і аргентафінних ендокриноцитів у кишечнику гусей різного віку було поступове збільшення їх кількості в напрямку від дванадцятипалої кишки до прямої, в той час як загальною закономірністю відносного вмісту аргентафінних ендокриноцитів було їх зменшення.

СВП кількості аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів у дванадцятипалій кишці становив $34,6 \pm 3,3$ і $22,3 \pm 3,2$, у порожній – $37,0 \pm 3,1$ і $24,0 \pm 2,4$, клубовій – $51,9 \pm 4,8$ і $29,4 \pm 3,2$, сліпих – $55,4 \pm 10,0$ і $24,5 \pm 3,9$ і прямій

– $65,3 \pm 6,3$ і $33,8 \pm 3,0$ клітин/ мм^2 відповідно. СВП відносного вмісту аргентафінних клітин у дванадцятипалій кишці становив $61,8 \pm 4,1$ %, у порожній – $64,6 \pm 3,8$ %, клубовій – $58,1 \pm 5,1$ %, сліпих – $46,3 \pm 3,8$ % і прямій – $54,1 \pm 3,2$ %.

Про аналогічне збільшення кількості апудоцитів у стінці кишечника амфібій, людини вказують інші дослідники (Костюкевич, 2004; Матвеева, 1998).

Для більш детального визначення кількості апудоцитів у кишечнику гусей кожен кишку нами було поділено на три ділянки – передню, середню і задню. За результатами дослідження було встановлено, що найменша кількість аргірофільних і аргентафінних клітин містилась в середній частині дванадцятипалої кишки, де вона становила відповідно $17,4 \pm 4,0$ і $10,3 \pm 5,2$ кл./ мм^2 , а найбільша – у передньому відділі прямої кишки – $128,5 \pm 5,6$ і $79,2 \pm 3,2$ кл./ мм^2 відповідно.

У гусей 1,5-річного віку кількість аргірофільних клітин у дванадцятипалій і порожній кишках була приблизно однаковою і дорівнювала відповідно $25,0 \pm 1,3$ і $25,5 \pm 2,1$ кл./ мм^2 (табл. 41).

Таблиця 41

Кількість ендокриноцитів в епітелії кишечника гусей, клітин/ мм^2 , $M \pm m$, $n=3$

Кишка	Аргірофільні клітини	Аргентафінні клітини	Відносний вміст аргентафінних клітин, %
Дванадцятипала	$25,0 \pm 1,3$	$12,6 \pm 1,2$	$54,2 \pm 6,7$
Порожня	$25,5 \pm 2,1$	$18,5 \pm 1,7$	$74,1 \pm 4,6$
Клубова	$42,6 \pm 7,7$	$18,1 \pm 3,9$	$42,09 \pm 1,6$
Сліпі	$52,2 \pm 8,8$	$23,3 \pm 5,9$	$43,9 \pm 4,85$
Пряма	$107,7 \pm 10,7^*$	$72,9 \pm 5,3^{**}$	$68,7 \pm 7,1$

Примітка: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$ – порівняно до попередньої кишки.

Порівняно з порожньою, в клубовій кишці (рис. 49) кількість аргірофільних клітин становила $42,6 \pm 7,7$, в сліпих – $52,2 \pm 8,8$, у прямій – $107,7 \pm 10,7$ кл./мм².

За даними наших досліджень кількість аргірофільних ендокриноцитів неоднакова в окремих ділянках кишок. Так, у дванадцятипалій кишці найбільше їх виявлено в її проксимальній ділянці ($32,2 \pm 2,6$ кл./мм²), найменше – в середній ($17,4 \pm 1,0$) і дещо менше ($25,35 \pm 2,9$ кл./мм²) – в дистальній (табл. 42).

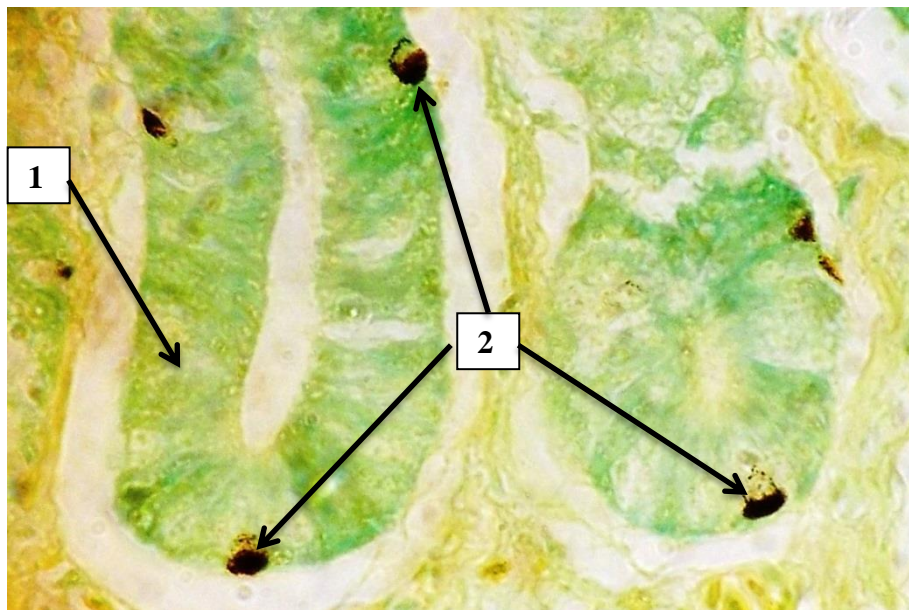


Рис. 49. Аргірофільні ендокриноцити клубової кишки гуся 1,5-річного віку. Гістопрепарат (забарвлення за Грімеліусом + 1% спиртовий розчин метиленового синього, $\times 1000$). 1 – клітини крипти; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

У порожній кишці найменшу кількість цих клітин встановлено в проксимальній і середній ділянках, відповідно $21,3 \pm 2,7$ і $19,7 \pm 2,2$ кл./мм², найбільшу – у дистальній ($35,6 \pm 2,9$ кл./мм²).

У клубовій кишці у проксимальній ділянці кількість клітин становила $41,8 \pm 2,7$, у середній збільшилася на 34,7 % ($p \leq 0,05$) до $56,3 \pm 2,9$ і у дистальній зменшилася на 88,9 % до $29,8 \pm 3,2$ ($p \leq 0,01$). У проксимальній ділянці сліпих

кишок кількість ендокриноцитів порівняно з дистальною ділянкою клубової кишки була більшою на 30,2 % ($p \leq 0,01$) і дорівнювала $52,0 \pm 2,2$.

Таблиця 42

Кількість ендокриноцитів в епітелії кишечника гусей, клітин/мм², $M \pm m$, $n=3$

Ділянка кишки	Аргірофільні клітини	Аргентафінні клітини	Відносний вміст аргентафінних клітин, %
Дванадцятипала			
Проксимальна	$32,2 \pm 2,6$	$13,2 \pm 1,9$	$40,9 \pm 3,0$
Середня	$17,4 \pm 1,0^{**}$	$10,3 \pm 1,2$	$59,2 \pm 2,4^{**}$
Дистальна	$25,3 \pm 2,9$	$14,3 \pm 1,9$	$56,6 \pm 3,9$
Порожня			
Проксимальна	$21,3 \pm 2,7$	$17,4 \pm 1,8$	$81,9 \pm 4,0^*$
Середня	$19,7 \pm 2,2$	$14,6 \pm 1,2$	$74,1 \pm 3,6$
Дистальна	$35,6 \pm 2,9^*$	$23,6 \pm 2,9$	$66,1 \pm 2,2$
Клубова			
Проксимальна	$41,8 \pm 2,7$	$16,8 \pm 2,3$	$40,3 \pm 2,5^{**}$
Середня	$56,3 \pm 2,9^*$	$25,5 \pm 2,6$	$45,2 \pm 2,1$
Дистальна	$29,8 \pm 3,2^{**}$	$12,1 \pm 2,5^*$	$40,8 \pm 3,17$
Сліпі			
Проксимальна	$52,0 \pm 2,2^{**}$	$18,3 \pm 2,7$	$35,2 \pm 3,3$
Середня	$37,1 \pm 1,8^{**}$	$16,5 \pm 1,7$	$44,4 \pm 1,9$
Дистальна	$67,5 \pm 1,2^{***}$	$35,1 \pm 2,3^{**}$	$52,0 \pm 2,1$
Пряма			
Проксимальна	$128,5 \pm 5,6^{***}$	$79,2 \pm 3,2^{***}$	$61,6 \pm 6,6$
Середня	$92,9 \pm 5,3^*$	$77,1 \pm 4,3$	$83,0 \pm 7,1$
Дистальна	$101,5 \pm 6,06$	$62,5 \pm 5,1$	$61,6 \pm 3,8$

Примітка: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$ – порівняно до показників кишки попереднього відділу.

У середній ділянці кишок вміст аргірофільних ендокриноцитів був меншим на 40,1 % ($p \leq 0,01$) і становив $37,1 \pm 1,8$, у дистальній – більшим на 81,8 % ($p \leq 0,001$) і дорівнював $67,5 \pm 1,2$ кл./мм². Порівняно з дистальною ділянкою сліпих кишок, у проксимальній прямої кишки кількість ендокринних клітин була більшою на 90,4 % ($p \leq 0,001$) і становила $128,5 \pm 5,6$ кл./мм².

У середній ділянці їх кількість зменшилася на 38,3 % ($p \leq 0,05$) до $92,9 \pm 5,3$, і в дистальній ділянці була більшою на 9,2 % і становила $101,5 \pm 14,1$ кл./мм².

Отже, найменша кількість аргірофільних клітин містилась в середній частині дванадцятипалої кишки, а найбільша – у проксимальному відділі прямої кишки.

Кількість виявлених аргентафінних апудоцитів (рис. 50), як і аргірофільних, найменшою була в дванадцятипалій кишці і дорівнювала $12,6 \pm 1,2$ кл./мм² (див. табл. 41). Їх більшу кількість встановлено в порожній, клубовій, сліпих і прямій кишках – $18,5 \pm 2,7$; $19,8 \pm 2,8$; $23,3 \pm 5,9$ і $72,9 \pm 5,3$ кл./мм² відповідно, що порівняно з попередньою кишкою, було більше на 47,2; 6,9; 17,7 % і у 3,1 раза ($p \leq 0,01$).

У дванадцятипалій кишці кількість аргентафінних ендокринних клітин у проксимальній, середній і дистальній ділянках відрізнялась мало і становила відповідно $13,2 \pm 1,9$; $10,3 \pm 1,2$ і $14,3 \pm 1,9$ кл./мм² (див. табл. 3.42). У порожній кишці найменшу кількість цих клітин встановлено в середній ділянці ($14,6 \pm 1,2$), більшу – у проксимальній і дистальній – ($17,4 \pm 1,8$ і $23,6 \pm 2,9$ кл./мм²) відповідно. У проксимальній ділянці клубової кишки кількість цих клітин становила $16,8 \pm 2,3$, у середній збільшилася до $25,5 \pm 2,6$ і у дистальній зменшилася до $12,1 \pm 2,5$ ($p \leq 0,05$). У сліпих кишках найбільше ендокриноцитів було в дистальній ділянці ($35,1 \pm 2,3$), значно менше – у проксимальній ($18,3 \pm 2,7$) і найменше – у середній ($16,5 \pm 1,7$ кл./мм²).

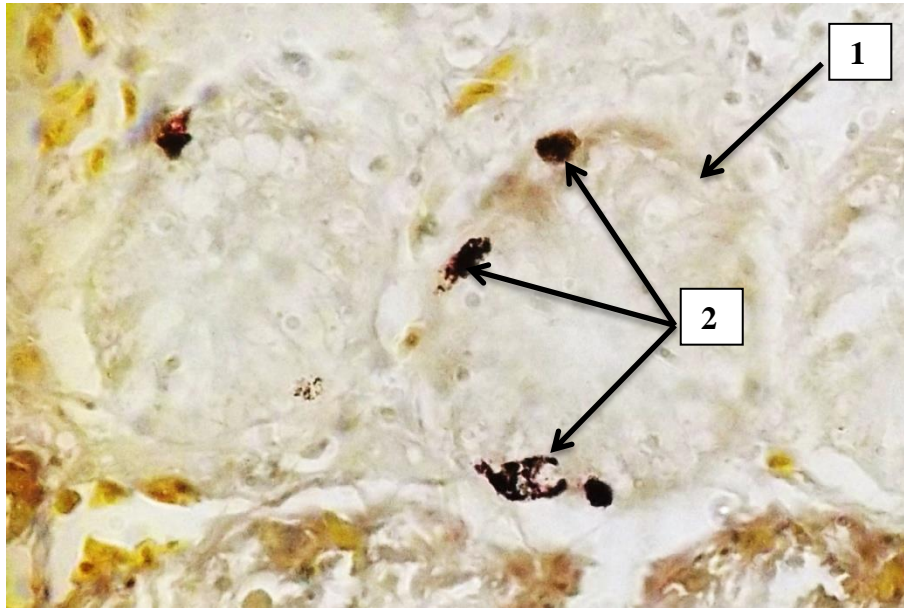


Рис. 50. Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся **1,5-річного віку**. Гістопрепарат (забарвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – клітини крипт; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

У всіх ділянках прямої кишки кількість аргентафінних ендокриноцитів була значно більшою їх кількості в аналогічних ділянках інших кишок. Найбільше їх виявлено в проксимальній частині цієї кишки ($79,2 \pm 3,2$) і дещо менше в середній ($77,1 \pm 4,3$) та дистальній ($62,5 \pm 5,1$ кл./мм²).

Отже, найменша кількість аргентафінних ендокриноцитів містилась в середній частині дванадцятипалої кишки, а найбільша – у проксимальному відділі прямої кишки.

Відносний вміст аргентафінних клітин щодо всієї ендокриноклітинної популяції найменшим був у клубовій і сліпих кишках і становив $42,1 \pm 1,6$ і $43,9 \pm 4,9$ %, найбільшим був в порожній і прямій кишках ($74,1 \pm 4,6$ і $68,7 \pm 7,1$ %), у дванадцятипалій мав середні значення ($54,2 \pm 6,7$ %) (див. табл. 3.41).

За результатами наших досліджень встановлено, що відносний вміст аргентафінних ендокриноцитів у проксимальній ділянці дванадцятипалої кишки дорівнював $40,9 \pm 3,0$ %, у середній ділянці він був більшим на 18,3 % ($p \leq 0,01$) і становив $59,2 \pm 2,4$ і меншим (на 2,7 %) у дистальній (див. табл. 3.42). Порівняно з дистальною ділянкою дванадцятипалої, у проксимальній

частині порожньої кишки їх вміст був більшим на 25,4 % ($p \leq 0,05$) і дорівнював $81,9 \pm 4,0$, у середній і дистальній – меншим відповідно на 7,8 і 8,1 % і становив $74,1 \pm 3,6$ і $66,1 \pm 2,2$ %.

Порівняно з дистальною частиною порожньої кишки, у проксимальній ділянці клубової відносний вміст аргентафінних ендокриноцитів був меншим на 25,88 % ($p \leq 0,01$), у середній і дистальній коливався в межах $45,2 \pm 2,1$ – $40,8 \pm 3,2$ %.

У сліпих кишках відносний вміст ендокринних клітин у проксимальній ділянці становив $35,2 \pm 3,3$ %, був більшим у середній і дистальній ділянках на 9,2 і 7,6 % і дорівнював відповідно $44,4 \pm 1,9$ і $52,0 \pm 2,1$ %. Порівняно з дистальною ділянкою сліпих кишок, цей показник у проксимальній частині прямої кишки збільшився на 9,6 % і становив $61,6 \pm 6,6$ %. У середній ділянці він збільшився до $83,0 \pm 7,1$ %, а в дистальній – зменшився до $61,6 \pm 3,8$ %.

Про відмінності у будові різних ділянок різних кишок кишечнику мишей (відносний обсяг слизової і м'язової оболонок, підслизової основи, площа поверхні, висота і щільність ворсинок) повідомляють Ogiolda L. et al., 1998.

Отже, найменший відносний вміст аргентафінних ендокриноцитів виявлено в проксимальних ділянках дванадцятипалої, клубової і сліпих кишок, а також у дистальній ділянці клубової кишки. Найбільший відносний вміст аргентафінних ендокриноцитів виявлено у проксимальній ділянці порожньої і середній – прямої кишки.

Отже, найбільшу кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів встановлено в кишечнику гусей 1-3-добового віку. До 6-місячного віку їх кількість поступово зменшувалась, до 3-річного віку збільшувалась і потім знову зменшувалась. Загальною закономірністю розташування ендокриноцитів у кишечнику гусей було збільшення їх кількості в напрямку від дванадцятипалої кишки до прямої. За детального визначення кількості апудоцитів встановлено їх хвилеподібні зміни з

виявленям двох максимумів у середньому відділі клубової і проксимальному відділі прямої кишки.

9. УМІСТ АПУДОЦИТІВ У КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ ЗА КОРМОВОЇ ДЕПРИВАЦІЇ

Як відомо, кількість ендокриноцитів, що виявляється, залежить від здатності їх імпрегнуватися солями срібла. Їх вміст зменшується внаслідок дегрануляції, часткової деструкції і десквамації у просвіт кишечнику (Третьякова и др., 1998). В умовах експерименту (голодування, введення біологічно активних речовин) серед інших типів апудоцитів найбільші ультрамікроскопічні зміни спостерігаються в ЕС- і L-клітинах (Иванова и др., 1998). Як вказує Костюкевич С.В., 1996, активний функціональний стан ендокринного апарату виражається у збільшенні кількості апудоцитів, їх дегрануляції, збільшенні кількості малодиференційованих клітин.

У досліджах, виконаних на білих щурах, встановлено, що їх голодування впливає на кількість ентерохромафінних клітин слизової оболонки дванадцятипалої кишки. На першу-другу добу їх кількість збільшується, а на третю-шосту – зменшується. Автор дослідження припускає, що зменшення їх вмісту обумовлено активною секрецією серотоніну, внаслідок чого ендокриноцити за використання гістохімічного методу на світлооптичному рівні не виявляються (Соболева, 1995).

За даними одних дослідників у кількісному відношенні система апудоцитів характеризується високою стабільністю показників (Третьякова и др., 1998). Але ці дані суперечать іншій інформації стосовно значних індивідуальних коливань їх кількості (Костюкевич, 1996, 2003; Матвеева, 1998; Gledhill et al., 1986). Причому більшу різницю спостерігали у вмісті аргірофільних, ніж аргентафінних клітин (Иванова и др., 1998; Пузырев и др., 1986).

Під час виконання попередніх досліджень нами було помічено, що кількість виявлених як аргірофільних, так і аргентафінних апудоцитів у кишечника гусей, яких зранку не годували і забивали впродовж дня, значно відрізняється і має залежність від часу забою птиці. Для перевірки даного факту було поставлено задачу визначити, як впливає кормова депривація на вміст ендокриноцитів кишечника, що виявляються на світлооптичному рівні.

На початку досліду в кишечнику гусей великої сірої породи 8-місячного віку найбільший вміст аргірофільних ендокриноцитів (рис. 51) виявлено в слизовій оболонці прямої кишки ($70,8 \pm 2,1$ кл./мм²) (табл. 43).

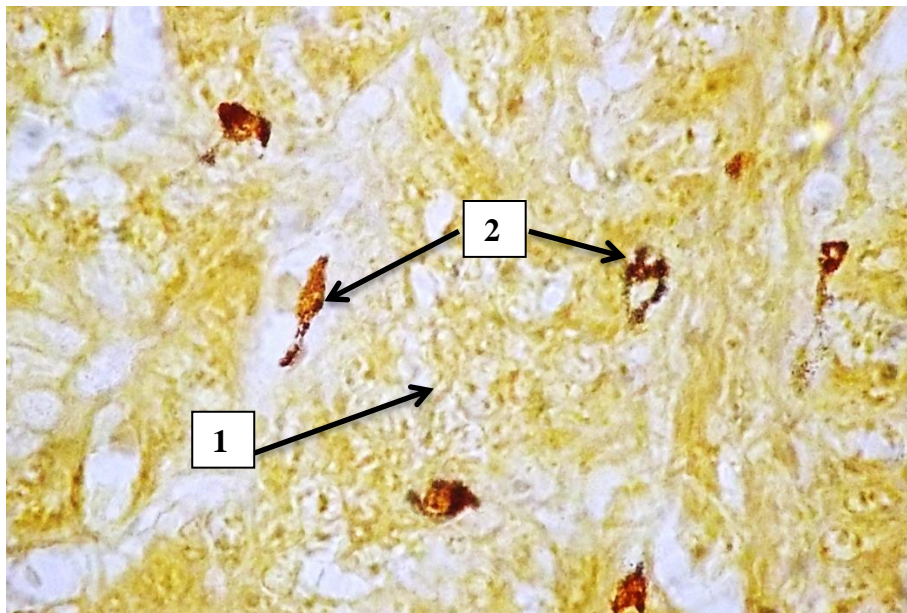


Рис. 51. Аргірофільні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся на початку досліду. Гістопрепарат (забарвлення за Грімеліусом, $\times 1000$). 1 – клітини крипт; 2 – аргірофільні ендокриноцити.

Майже однакову кількість ендокриноцитів виявлено в дванадцятипалій, порожній і клубовій кишках відповідно $40,1 \pm 3,6$; $37,8 \pm 4,1$ і $43,3 \pm 2,0$, і найменшу – у сліпих ($26,3 \pm 1,3$ кл./мм²).

Через 2 год. голодування кількість аргірофільних апудоцитів збільшилась у дванадцятипалій, клубовій і сліпих кишках відповідно на 16,7 і 30,5 % і на 102,7 % ($p \leq 0,01$) і зменшилась у порожній і прямій кишках відповідно на на 8,7 і 46,6 % ($p \leq 0,01$).

Кількість аргірофільних ендокриноцитів кишечника гусей залежно від тривалості кормової депривації, кл./мм², М±m, n=3

Кишка	Витримка до забою, год.				
	0	2	4	6	8
Дванадцятипала	40,1±3,6	46,8±2,7	39,3±2,8	18,4±2,6**	6,2±1,0***
Порожня	37,8±4,1	34,5±2,3	24,3±1,2*	11,6±1,4**	5,5±0,8*
Клубова	43,3±2,0	56,5±4,3	23,8±1,2**	12,7±1,1**	9,1±1,2
Сліпі	26,3±1,3	53,3±3,9**	49,0±2,4	16,4±3,1**	4,3±0,6*
Пряма	70,8±2,1	37,8±5,1**	53,3±3,9	22,6±2,0**	7,1±0,9**

Примітка: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$ – порівняно до показників попереднього забою.

Через 4 год. голодування помічено зменшення вмісту ендокринної популяції клітин у дванадцятипалій, порожній, клубовій і сліпих кишках відповідно на 16,0; 29,6 ($p \leq 0,05$); 57,9 ($p \leq 0,01$) і 8,1 % і збільшення у прямій кишці на 41,0 %.

Через 6 год. голодування кількість ендокринних клітин була достовірно меншою у всіх кишках як тонкого, так і товстого відділів: у дванадцятипалій – на 53,2 % ($p \leq 0,01$), порожній – на 52,3 % ($p \leq 0,01$), клубовій – на 46,6 % ($p \leq 0,01$), сліпих – на 66,5 % ($p \leq 0,01$) і прямій – на 57,6 % ($p \leq 0,01$) (рис. 52).

В останній термін контролю вміст ендокриноцитів ще більше зменшився: у дванадцятипалій – на 66,3 % ($p \leq 0,001$), порожній – на 52,6 % ($p \leq 0,05$), клубовій – на 28,4 %, сліпих – на 73,8 % ($p \leq 0,05$) і прямій – на 68,6 % ($p \leq 0,01$).

Про активні процеси дегрануляції ендокриноцитів свідчило виявлення клітин з різним вмістом гранул і їх наявність навколо них.

Таким чином, за голодування впродовж 8 год. (з 8 години ранку) у слизовій оболонці кишечника гусей загальна кількість ендокринних клітин у дванадцятипалій кишці зменшилась на 84,5 % ($p \leq 0,001$) – з 40,1±3,6 до

6,2±1,0, у порожній – на 85,5 % ($p \leq 0,01$) – з 37,8±4,13 до 5,5±0,8, у клубовій – на 79,0 % ($p \leq 0,001$) – з 43,3±2,0 до 9,1±1,2, у сліпих – на 83,7 % ($p \leq 0,001$) – з 26,3±1,3 до 4,3±0,6 і прямій – на 90,0 % ($p \leq 0,001$) – з 70,8±2,1 до 7,1±0,9 кл./мм².

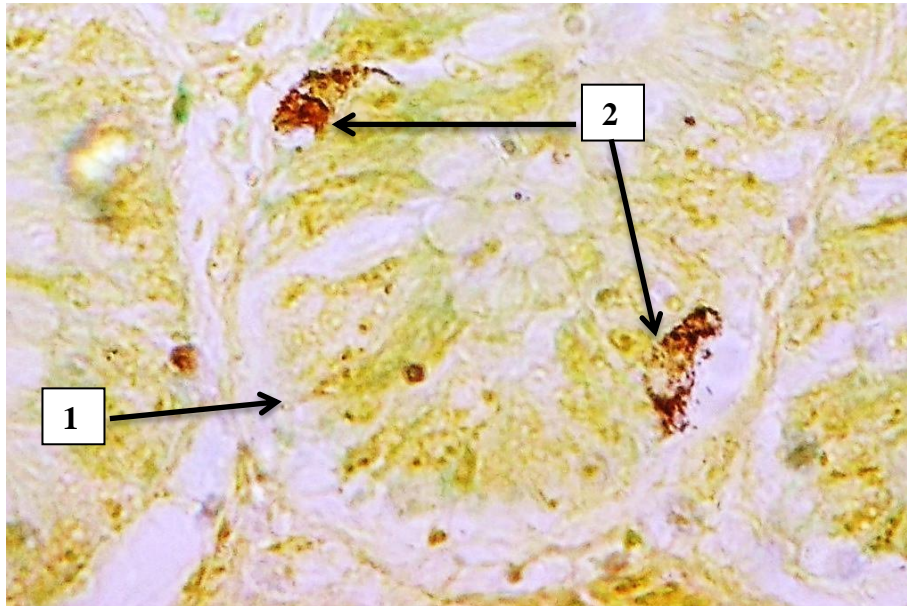


Рис. 52. Аргірофільні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся через 6 год. голодування. Гістопрепарат (забарвлення за Грімеліусом + 1% спиртовий розчин метиленового синього, $\times 1000$). 1 – крипта; 2 – аргірофільні ендокриноцити.

Серед аргентафінних ендокриноцитів, що відповідають найбільшій популяції апудоцитів – Ес-клітинам за тинкторіальними властивостями можна було виділити більш і менш насичені гранулами клітини. Навколо ендокриноцитів виявляли гранули, що свідчить про активні процеси дегрануляції (рис. 53).

За результатами першого забою гусей найбільшу кількість Ес-клітин (рис. 54) виявлено в слизовій оболонці прямої кишки (35,9±5,1).

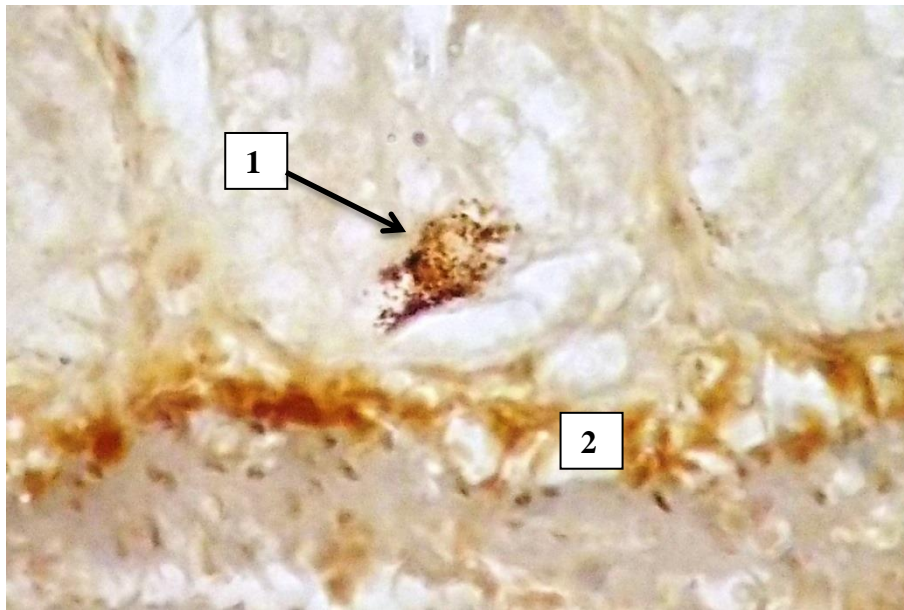


Рис. 53. Дегрануляція аргентафінного ендокриноцита дванадцятипалої кишки гуся. Гістопрепарат (зabarвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – аргентафінний ендокриноцит; 2 – м'язова пластинка слизової оболонки.

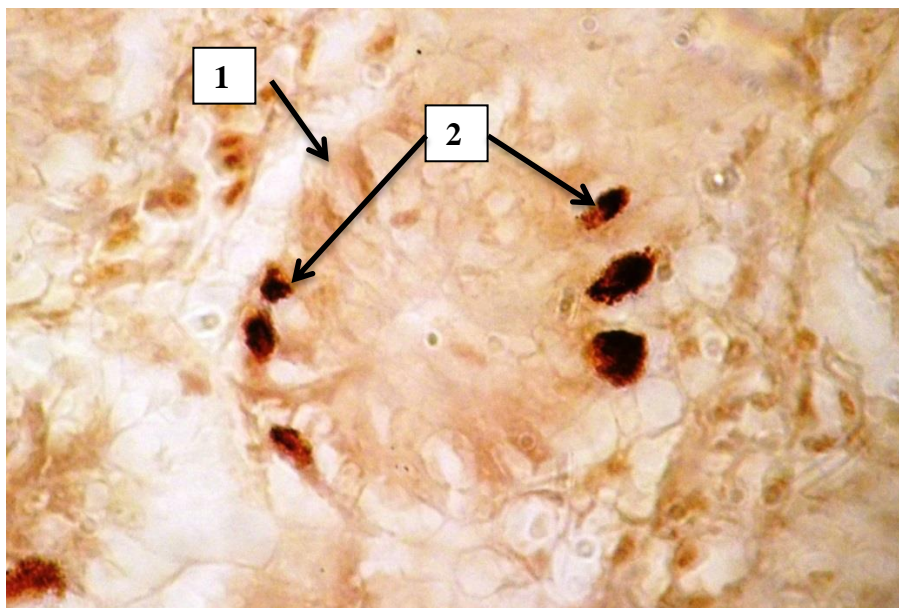


Рис. 54. Аргентафінні ендокриноцити порожньої кишки гуся на початку дослідження. Гістопрепарат (зabarвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – крипта; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

Їх найменшу кількість встановлено в сліпих кишках ($7,7 \pm 2,2$), майже однакову – у дванадцятипалій, порожній і клубовій (відповідно $15,9 \pm 1,9$, $21,8 \pm 1,2$ і $17,5 \pm 4,2$ клітин на 1 мм^2) (табл. 44).

Таблиця 44

Кількість аргентафінних ендокриноцитів у кишечнику гусей залежно від тривалості кормової депривації, кл./мм², $M \pm m$, $n=3$

Кишка	Голодна витримка до забою, год.				
	0	2	4	6	8
Дванадцятипала	$15,9 \pm 1,9$	$10,1 \pm 2,0$	$15,1 \pm 2,3$	$2,8 \pm 0,3^{**}$	$1,1 \pm 0,05^*$
Порожня	$21,8 \pm 1,2$	$13,2 \pm 0,8^{**}$	$4,7 \pm 0,4^{***}$	$1,52 \pm 0,1^{**}$	$0,96 \pm 0,06^*$
Клубова	$17,5 \pm 4,2$	$31,9 \pm 4,8$	$5,3 \pm 1,1^{**}$	$1,4 \pm 0,1^*$	$1,1 \pm 0,1$
Сліпі	$7,7 \pm 2,2$	$23,1 \pm 3,9^*$	$9,3 \pm 3,1$	$1,46 \pm 0,05^*$	$0,44 \pm 0,04^{***}$
Пряма	$35,9 \pm 5,1$	$15,0 \pm 2,6^*$	$17,7 \pm 2,1$	$2,8 \pm 0,3^{**}$	$1,61 \pm 0,1^*$

Примітка: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$ – порівняно до показників попереднього забою.

У кишечнику гусей через 2 год. голодування встановлено збільшення кількості аргентафінних клітин у клубовій і сліпих кишках відповідно на 82,3 і на 200,0 % ($p \leq 0,05$) і зменшення у дванадцятипалій, порожній і прямій кишках відповідно на 36,5; 39,5 ($p \leq 0,01$) і на 58,2 % ($p \leq 0,05$).

Порівняно з показниками попереднього забою через 4 год. голодування помічено збільшення кількості ендокриноцитів у дванадцятипалій і прямій кишках відповідно на 49,5 і 18,0 % і їх зменшення у порожній, клубовій і сліпих кишках відповідно на 64,4 ($p \leq 0,001$); 83,4 ($p \leq 0,01$) і 59,7 %.

Через 6 год. голодування кількість ентохромафінних клітин (рис. 55) була достовірно меншою в усіх кишках: у дванадцятипалій – на 81,5 % ($p \leq 0,01$), порожній – на 67,7 % ($p \leq 0,01$), клубовій – на 73,6 % ($p \leq 0,05$), сліпих – на 84,3 % ($p \leq 0,05$) і прямій – на 84,2 % ($p \leq 0,01$).

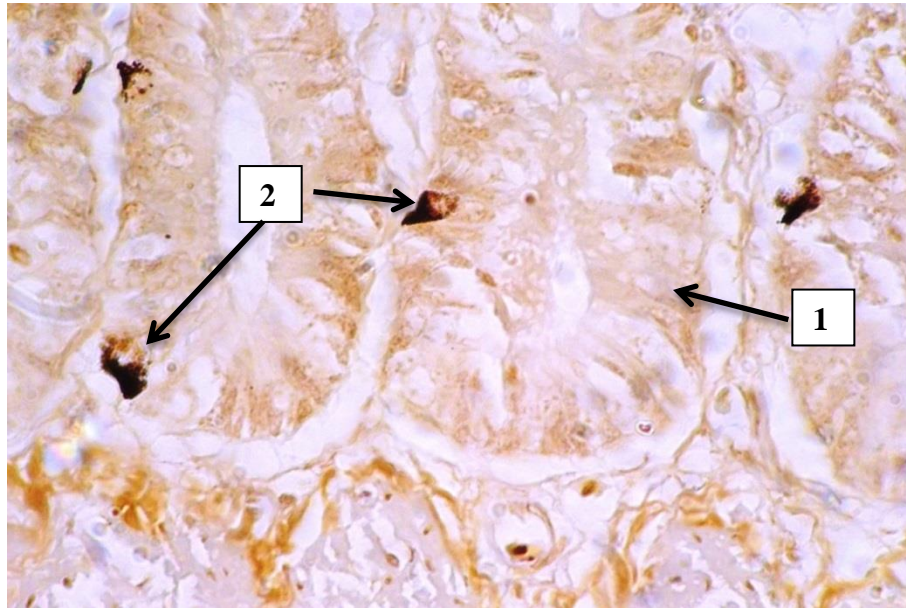


Рис. 55. Аргентафінні ендокриноцити порожньої кишки гуся через 6 год. голодування. Гістопрепарат (забарвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – клітини крипт; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

Через 8 год. голодної дієти кількість ендокриноцитів ще більш зменшилася. У дванадцятипалій кишці вона була меншою на 60,7 % ($p \leq 0,05$), порожній – на 36,8 % ($p \leq 0,05$), клубовій – на 21,4 %, сліпих – на 69,9 % ($p \leq 0,001$) і прямій – на 42,5 % ($p \leq 0,05$) (рис. 56).

Таким чином, за голодування впродовж 8 год. кількість ентерохромафінних клітин у дванадцятипалій кишці зменшилася на 93,1 %, порожній – на 95,6 %, клубовій – на 93,7 %, сліпих – на 94,3 % і прямій – на 95,5 % (усі показники $p \leq 0,001$).

Результати визначення відносної кількості клітин аргентафінної популяції серед загальної кількості апудоцитів (аргірофільних клітин) кишечника гусей свідчать про його поступове зменшення (табл. 45).

Після першого забою птиці найбільші значення цього показника помічено у порожній і прямій кишках, що становили відповідно 57,7 і 50,71 %, найменші – у сліпих (29,3 %) і середні – у дванадцятипалій і клубовій кишках, відповідно 39,7 і 40,4 %. Через 2 год. їх відносна кількість

збільшилась у клубовій і сліпих кишках на 16,0 і 14,1 % і зменшилась у дванадцятипалій, порожній і прямій кишках на 18,1; 19,4 і 11,0 % відповідно.

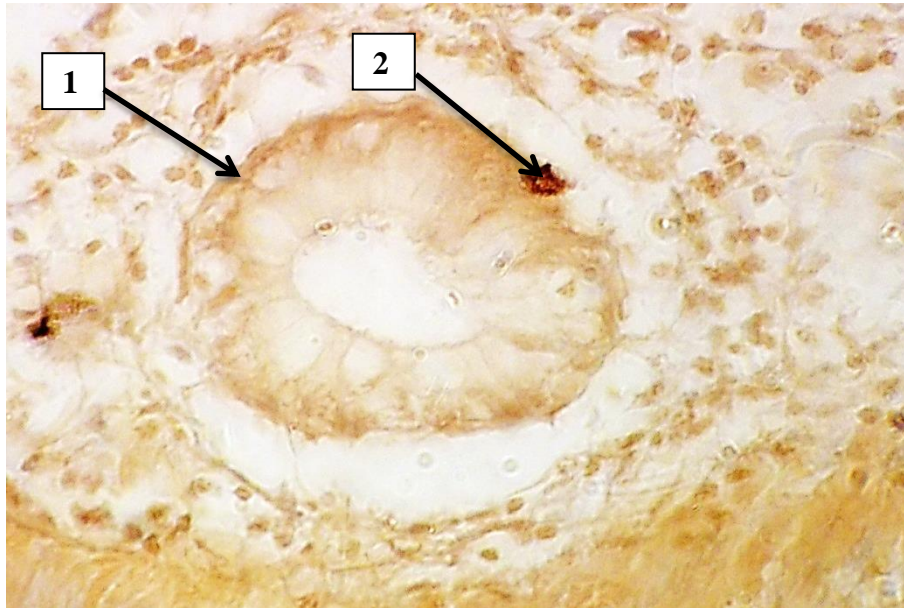


Рис. 56. Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся через 8 год. голодування. Гістопрепарат (зabarвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – крипта; 2 – аргентафінний ендокриноцит.

Таблиця 45

Відносний вміст аргентафінних ендокриноцитів в епітелії кишечника гусей залежно від терміну голодування, %, n=3

Кишка	Голодна витримка до забою, год.				
	0	2	4	6	8
Дванадцятипала	39,7	21,6	38,4	15,2	13,8
Порожня	57,7	38,3	19,3	13,1	17,5
Клубова	40,4	56,5	22,3	11,0	12,09
Сліпі	29,3	43,3	19,0	8,9	10,2
Пряма	50,7	39,7	33,2	12,4	22,5

Через 4 год. з початку досліду встановлено збільшення відносного вмісту аргентафінних клітин у дванадцятипалій кишці на 16,8 і зменшення в

інших: порожній – на 18,9 %, клубовій – на 34,2 %, сліпих – на 24,4 % і прямій – на 6,5 %.

Через 6 год. з початку дослідів відносний вміст ентохромафінних ендокриноцитів був меншим у всіх кишках: у дванадцятипалій – на 23,2 %, порожній – на 6,2 %, клубовій – на 11,3 %, сліпих – на 10,1 % і прямій – на 20,8 %.

В останній термін дослідів відносна кількість аргентафінних клітин у кишках зменшилась: у дванадцятипалій – на 1,5 % і прямій – на 3,9 % і становила відповідно 13,8 % і 22,5 % і збільшилась у порожній – на 4,3 %, клубовій – на 1,1 %, сліпих – на 3,9 % і прямій – на 10,1 % і дорівнювала відповідно 17,5 %, 12,1 % і 10,2 %.

Отже, порівняно з початковими показниками, відносний вміст популяції аргентафінних клітин за 8 год. кормової депривації зменшився у дванадцятипалій кишці на 25,9 %, порожній – на 40,2 %, клубовій – на 28,3 %, сліпих – 19,1 і прямій – на 28,2 %.

Отже, за кормової депривації гусей тривалістю 8 год. загальною закономірністю було зменшення загальної кількості апудоцитів кишечника. На тлі зміни загальної кількості ендокриноцитів у більшій мірі зменшувалась популяція аргентафінних клітин, що свідчить про їх активну участь у компенсаторно-приспосувальних реакціях, що розвиваються за голодування.

При порівнянні одержаних нами результатів з даними літератури привертає до себе увагу більш стрімке зменшення кількості аргентафінних ендокриноцитів у слизовій оболонці кишечника гусей порівняно з такими показниками білих щурів (Соболева, 1995). Ймовірно, такі відмінності обумовлені більш інтенсивними процесами травлення і метаболізму в організмі птиці (Сниткин, 2005; Стрижиков и др., 2007; Чумакова и др., 2005). Крім того, слід враховувати, що під час кормової депривації птиця знаходилася в незнайомому для неї приміщенні, що не виключає впливу на неї стресового чинника.

Зменшення кількості ендокриноцитів, що виявляються за світлової мікроскопії, ймовірно відображає процес їх дегрануляції і активну роль гормонів і біоамінів, які вони синтезують, у т.ч. серотоніну у компенсаторно-приспосувальних реакціях на вплив кормової депривації.

Так, дегрануляцію цитоплазми Ес- і Д₁-ендокриноцитів сліпої кишки мишей спостерігали за експериментального ешеріхіозу (Бархина и др., 1986).

Біогенний амін серотонін (5-гідрокситриптамін – 5-НТ) має дуже широкий спектр біологічної дії. Важко знайти іншу речовину, яка могла б порівнятися з серотоніном за широтою спектру і складності фізіологічного впливу на організм (Шестопалова и др., 1993). При його екзогенному введенні з'являється так багато відповідей, що складно визначити основний ефект (Симоненков и др., 1997; Шварева и др., 2007; Gloria et al., 1997). Серотонін є потужним регулятором кровотворення, знижує інтенсивність обміну речовин, задіяний у механізмах сну, формування поведінкових реакцій, пов'язаний із статевим дозріванням, інгібує проліферативні процеси. 5-НТ впливає на травлення, посилює рухову активність кишечника, стимулює виділення слизу і травних ферментів, гальмує всмоктування води і електролітів (Яглов и др., 1997; Ronti, 2004). В організмі серотонін необхідний для процесів регуляції та сигналізації як у мозку, так і в органах вісцеральних систем, де є важливим нейротрансмітером, гормоном і міжклітинним месенджером (Konturek et al., 2005).

Відомо, що продукція гормонів і біоамінів пов'язана з їх активною участю у діяльності шлунково-кишкового тракту – виділенні, резорбції, екскреції речовин за переходу організму на ендогенне живлення. Популяція ендокриноцитів кишечника бере активну участь у розвитку адаптивних реакцій, що розвиваються за голодування, а зміни їх кількості віддзеркалює їх активну участь у цьому процесі. Таким чином, виявлені морфологічні зміни ГЕП-системи кишечника відображають високий ступінь його функціональної активності, що забезпечує гомеостаз в умовах стресу, що

свідчить про компенсаторно-приспосувальні можливості ендокринного апарату.

Крім того, слід зазначити, що в зв'язку з виявленим впливом кормової депривації на вміст ендокриноцитів у кишечнику гусей, необхідно враховувати час відбору матеріалу для гістологічних досліджень і інтерпретації одержаних результатів.

10. КОРЕЛЯЦІЙНІ ЗВ'ЯЗКИ КІЛЬКОСТІ АРГЕНТАФІННИХ КЛІТИН У КИШЕЧНИКУ ГУСЕЙ ІЗ ЦИКЛІЧНИМИ ЗМІНАМИ ГЕЛЮГЕОМАГНІТНИХ ФАКТОРІВ

Як відомо, ритмічність різноманітних процесів є фундаментальною ознакою живої природи, що характерна для всіх рівнів її організації – від субклітинних до біосфери. Вона забезпечує адаптаційні можливості організмів до виживання в умовах середовища, що циклічно змінюються (Алякринский и др., 1985; Комаров и др., 2000).

Ритмічна активність окремих структур організму: клітин, органів і їх систем контролюється і синхронізується всім організмом. Такі зміни є особливістю обміну речовин, складовою загальних механізмів адаптації, що забезпечують динамічну рівновагу організму з довкіллям (Алякринский и др., 1985; Свечин, 1976; Сельков, 1978).

З точки зору енергетики для організму ритмічні зміни активності процесів метаболізму є найбільш доцільними, вигідними, що відповідають принципу оптимальної організації (Гриневич, 2005).

Періодичні зміни активності фізіологічних функцій організму мають важливе біологічне значення. Максимальний прояв функцій лише у певні фази періоду для організму енергетично є більш вигідним, ніж постійно високий стан. Після функціонального напруження функції повинно бути її зменшення для відпочинку і відновлення і (Гущин и др., 1997).

Методологія хронобіологічних досліджень ґрунтується на встановленні статистичних зв'язків між геліогеофізичними і біологічними параметрами. Доказом наявності таких безпосередніх зв'язків є виявлення в рядах даних часових періодів біологічних показників, що співпадають з відповідними часовими періодами індексів сонячної активності, що характеризують її прояв (Владимирский, 2000).

Слід відмітити, що проблема впливу геліогеомагнітних факторів на об'єкти живої природи одержала визнання лише в останні роки завдяки появі потужних методів математичного аналізу та інструментів кількісного автоматизованого моніторингу параметрів «космічної погоди» (Хабарова, 2002).

Ентерохромафінні клітини є найбільш численним типом ендокриноцитів кишечника, що відображає значну роль серотоніну і мелатоніну, які вони синтезують, у виконанні регуляторних реакцій, як в межах шлунково-кишкового тракту, так і в організмі в цілому (Матвеева, 21998; Ponti, 2004).

Клітинами-мішенями серотоніну в травному каналі є: ентероцити епітелію слизової оболонки, які мають рецептори до нього, нейрони екстрамуральних нервових вузлів, нейрони підслизового і сплетення м'язової оболонки, гладкі м'язові клітини кровоносних судин слизової оболонки, лейкоцити периферичної крові і лімфоцити GALT (Daniela и др., 2006; Ekblad, 2010; Gershon, 1998; Gill et al., 2005; Gordon, 2007; Li et al., 2008).

Як відомо, часову регуляцію різноманітних ритмічних процесів організму забезпечують зміни функціональної активності ендокринної і нервової систем (Дедов, 1992). Про зв'язок мелатоніну як одного з найбільш важливих факторів впливу слабких природних електромагнітних полів за деяких патологічних станів організму повідомляють (Бреус, 2003; Рапопорт и др., 1997; Комаров и др., 2000).

Враховуючи потужну регулюючу дію серотоніну і мелатоніну на функціональний стан апарату травлення, а також усього організму, метою

нашого експерименту було виявлення можливого зв'язку між активністю геліогеомагнітних факторів і ентерохромафінних клітин кишечника, що є основними продуцентами цієї біологічно активної речовини.

Матеріалом для наших досліджень були ділянки дванадцятипалої, тонкої, клубової, сліпих і прямої кишок гусей великої сірої породи, які відбирали через день вранці від 3 голів в 35-, 37-, 39-, 41-, 43-, 45-, 47-, 49 - і 51-добовому віці.

Серед параметрів геліогеомагнітної активності було обрано середньодобові показники, що найбільш часто використовують у хронобіологічних дослідженнях і котрі відповідали кожній добі вирощування гусей: геомагнітна активність за Ар- і Кр-індексами, космічне випромінювання – потік нейтронів, радіовипромінювання Сонця довжиною хвилі 10,7 см ($F_{10,7}$).

Одержані нами дані добової кількості Ес-клітин в кожній кишці свідчать про ритмічний характер їхньої активності.

Причому слід зазначити дві особливості. По-перше, в межах кожної вікової групи зміни кількості ендокриноцитів були синхронними, що вказує на ендогенні причини такого явища. По-друге, зміни кількості таких клітин у різних кишках у більшості випадків теж були синхронними, наприклад, у 37-, 45-, 47-, 49- і 51-добовому віці.

Виконана обробка добових показників активності геліогеомагнітних факторів, що діяли під час виконання досліду, засвідчила їх ритмічний характер з приблизно однаковим періодом коливань, що підтверджує відомі дані стосовно їх циклічної дії (Шноль, 2009).

Добова кількість аргентафінних клітин на площі 1 мм² поперечного зрізу слизової оболонки кишечника гусей 35-добового віку становила у дванадцятипалій кишці $12,2 \pm 3,1$, у порожній – $9,4 \pm 0,9$, клубовій – $30,1 \pm 2,2$, сліпих – $20,2 \pm 2,3$ і прямій – $26,0 \pm 1,7$ (табл. 46).

У наступні терміни (на 37-, 39-, 41-, 43-, 45-, 47-, 49- і 51-добу життя) у кишечнику птиці встановлено такі зміни кількості аргентафінних

ендокриноцитів. У 37-добових гусей кількість цих клітин збільшилася у чотирьох кишках: дванадцятипалій, порожній, сліпих і прямій, відповідно на 65,4 %, на 224,9 % ($p \leq 0,01$), 61,9 % і 51,4 % ($p \leq 0,05$) і зменшилась в клубовій на 24,15 %. У 39-добової птиці їх кількість зменшилась у чотирьох кишках: дванадцятипалій, порожній, клубовій і прямій, відповідно на 25,4 ($p \leq 0,05$); 42,2 ($p \leq 0,05$); 13,9 і 57,1 % і збільшилась у сліпих кишках на 8,2 %.

Таблиця 46

Кількість аргентафінних ендокриноцитів в епітеліальному шарі слизової оболонки кишечника гусей 35-51-добового віку, (клітин/мм²), $M \pm m$, $n=3$

Вік, діб	Кишка				
	дванадцяти- пала	порожня	клубова	сліпі	пряма
35	12,2±3,1	9,4±0,0	30,1±2,2	20,2±2,3	26,0±1,7
37	20,1±1,6	21,2±1,2**	24,4±1,3	32,8±2,6*	39,4±4,2*
39	16,1±1,2*	14,9±1,0*	21,5±2,6	35,4±3,4	25,1±3,1
41	15,3±1,5	19,0±1,1	9,5±0,9*	23,8±2,5	34,5±4,3
43	18,8±1,0	14,9±1,2	10,6±1,4	22,27±2,7	25,5±3,2
45	17,2±0,9	12,1±1,4	11,5±1,3	34,7±4,1	30,1±4,6
47	14,5±1,3	19,0±1,3*	26,9±2,1**	60,4±6,3*	40,4±4,8
49	10,47±1,9	10,5±1,0**	12,2±2,9*	29,6±3,3*	21,4±2,9*
51	18,2±0,8**	14,7±1,2	10,2±0,8	53,3±4,2*	37,2±3,2

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,001$ порівняно з попереднім віком.

На 41 добу кількість ендокриноцитів зменшилась у трьох кишках: дванадцятипалій, клубовій і сліпих кишках на 4,8; 55,9 % ($p \leq 0,05$) і на 49,2 % відповідно і збільшилась у двох: порожній – на 26,9 % і прямій – на 37,6 %.

У 43-добових гусей їх кількість зменшилась у трьох кишках: порожній – на 27,4 %, сліпих – на 6,7 % і прямій – на 35,2 %, і збільшилась у двох: дванадцятипалій – на 26,9 % і клубовій – на 12,0 %.

На 45 добу кількість ендокриноцитів збільшилась у трьох кишках: клубовій – на 8,6 %, сліпих – на 55,6 % і прямій – 17,7 % і зменшилась у двох: дванадцятипалій і порожній, відповідно на 9,4 і 23,0 % (рис. 57).

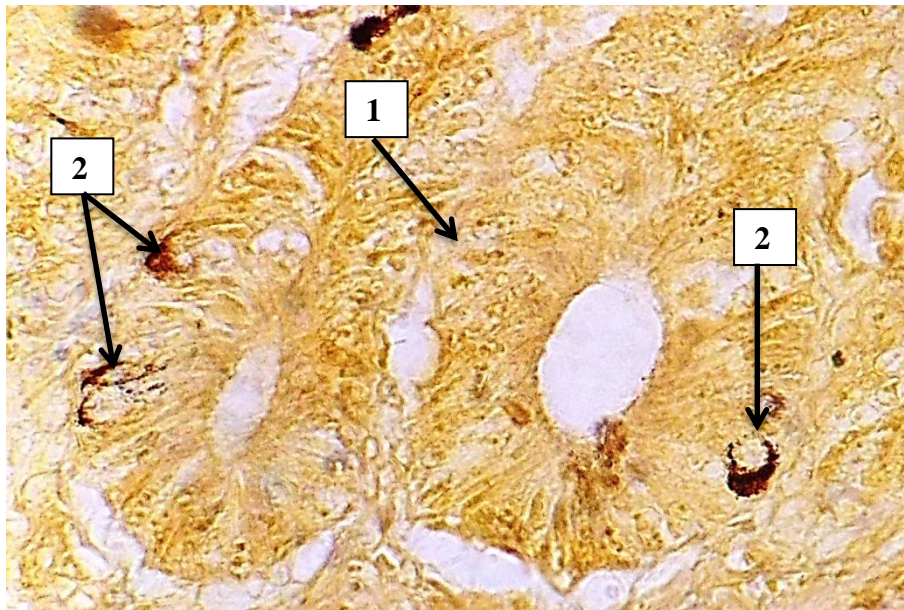


Рис. 57. Аргентафінні ендокриноцити порожньої кишки гуся на 45 добу дослідю. Гістопрепарат (зabarвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – крипта; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

На 47 добу їх кількість збільшилась у чотирьох кишках: порожній – на 56,7 % ($p \leq 0,05$), клубовій – на 233,4 % ($p \leq 0,01$), сліпих – на 74,4 % ($p \leq 0,05$) і прямій – на 34,4 % і зменшилась у дванадцятипалій на 18,4 % (рис. 58).

У 49-добової птиці кількість ендокриноцитів зменшилась у всіх п'яти кишках: у дванадцятипалій – на 38,6 %, порожній – на 80,7 % ($p \leq 0,01$), клубовій – на 54,7 % ($p \leq 0,05$), сліпих – на 51,1 % ($p \leq 0,05$) і прямій – на 89,3 % ($p \leq 0,05$).

На 51 добу їх кількість збільшилась у чотирьох кишках: у дванадцятипалій – на 73,9 % ($p \leq 0,01$), порожній – на 40,3 %, сліпих – на 80,1 % ($p \leq 0,05$) і прямій – на 74,1 % і зменшилась у клубовій – на 19,0 %.

Отже, одержані дані свідчать про суттєві коливання кількості ендокриноцитів у кишках гусей впродовж досліджуваного вікового періоду.

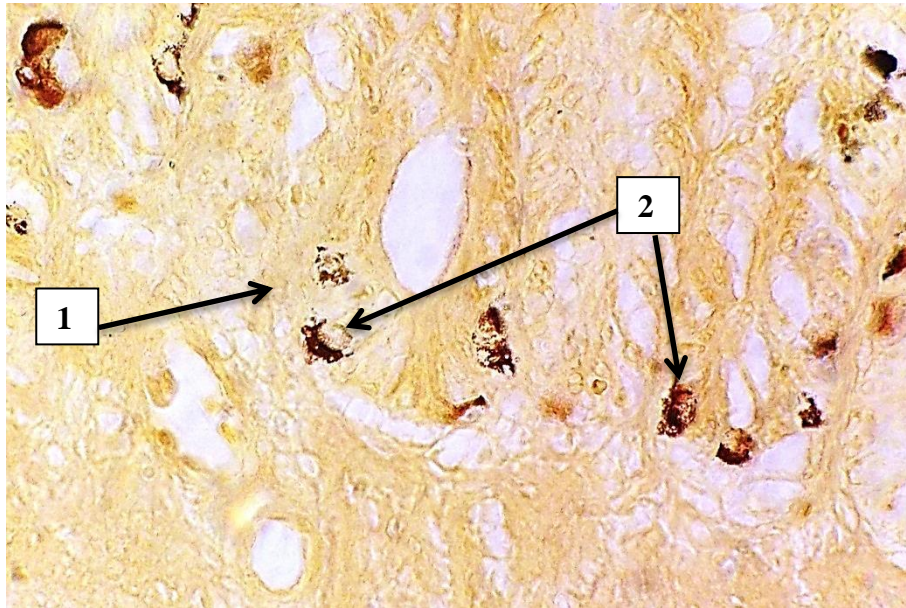


Рис. 58. Аргентафінні ендокриноцити порожньої кишки на 47 добу дослідю. Гістопрепарат (зabarвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – крипта; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

Виявлені зміни добової кількості аргентафінних клітин мали виражений ритмічний характер, що добре помітно на графіку (рис. 59).

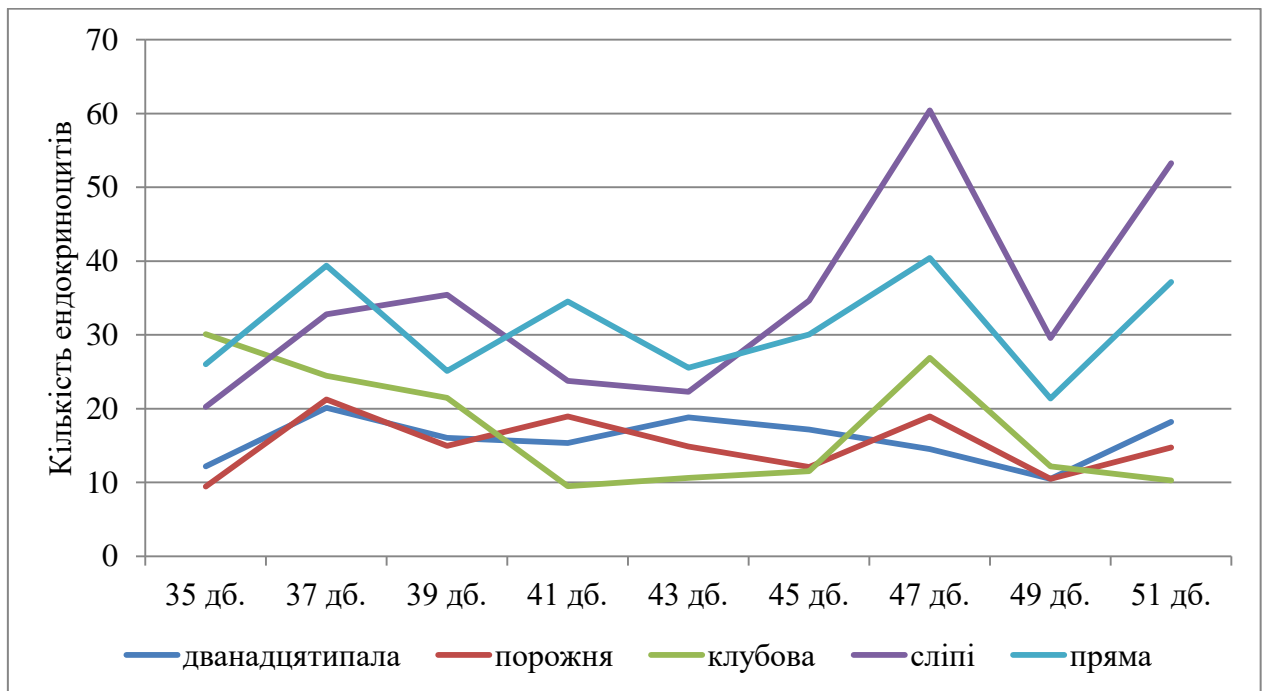


Рис. 59. Графік добових показників кількості ентерохромафінних клітин у кишечнику гусей 35-51-добового віку.

Дані показників геліогеомагнітної активності: геомагнітної активності за Кр- і Ар-індексом, радіовипромінювання сонця на довжині хвилі 10,7 см ($F_{10,7}$), потоку нейтронів, які діяли під час виконання дослідів, представлено у табл. 47.

Таблиця 47

Значення показників геліогеомагнітних факторів, які діяли під час дослідів

Доба дослідів	Кр-індекс	Ар-індекс	$F_{10,7}$	Потік нейтронів
35	17,4	6	82,2	8686
36	15	5	82,1	8708
37	13,2	6	80,9	8717
38	11,5	5	81,6	8720
39	10,9	3	81,9	8735
40	11,5	2	84,6	8755
41	13,6	4	89,6	8749
42	16,2	6	96,4	8732
43	18,8	18	107,9	8742
44	20,3	12	129,2	8660
45	21,3	14	131,6	8646
46	20,8	6	142,6	8643
47	20,2	6	150,5	8639
48	19,8	9	151,3	8575
49	19,4	21	154,1	8558
50	18,9	6	160,2	8559
51	20,2	8	175,8	8598

Як свідчать дані таблиці, величина показників геліогеомагнітної активності змінювалась з 35 по 51 добу дослідів. Криві графіків активності

геліогеомагнітних факторів, що діяли під час вирощування гусей з 1- до 60-добового віку, наведено на рис. 60 – 63.



Рис. 60. Графік геліогеомагнітної активності за Кр-індексом.

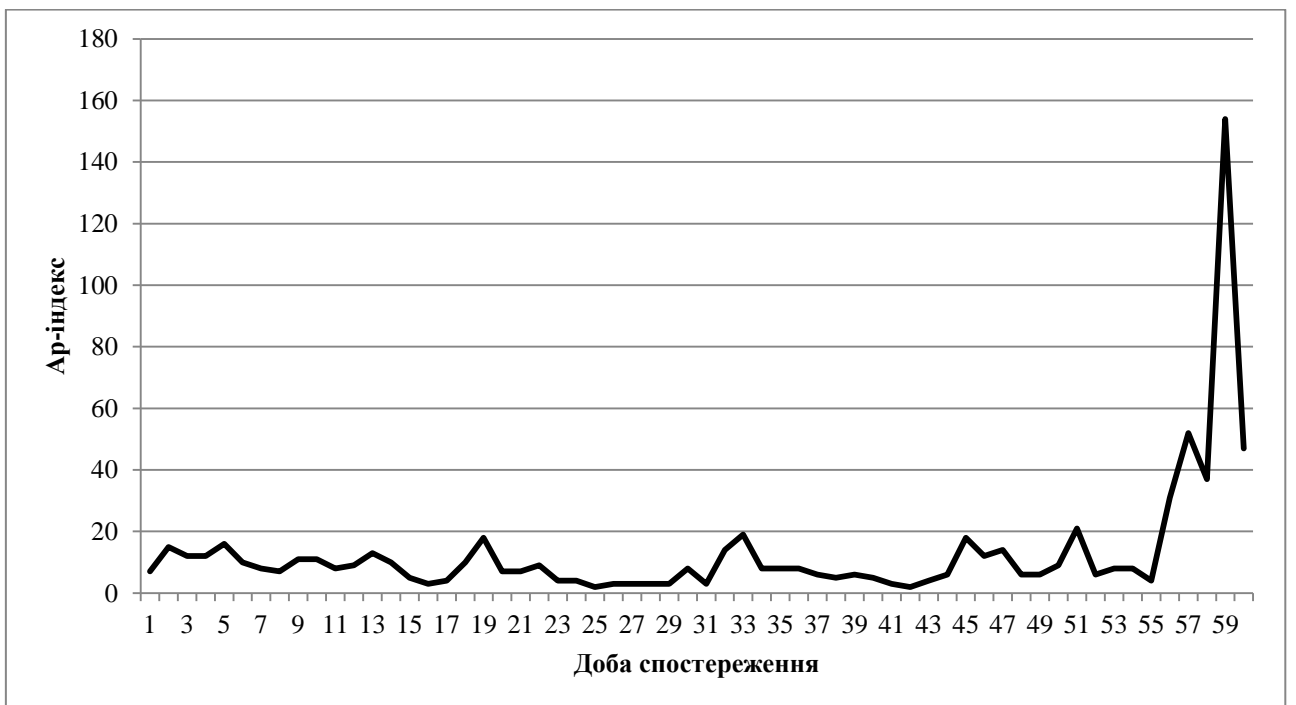


Рис. 61. Графік геліогеомагнітної активності за Ар-індексом.

Наведені графіки показників геліогеомагнітної активності, на тлі яких визначали вміст аргентафінних клітин у кишечнику гусей, показують їх ритмічний характер із приблизно однаковим періодом коливань у 10-14 діб.



Рис. 62. Графік радіовипромінювання сонця на довжині хвилі 10,7 см



Рис. 63. Графік потоку нейтронів

Одержані кількісні параметри кількості ендокриноцитів і показників геліогеомагнітної активності представляють собою часові ряди даних.

Результати виконаного нами регресійного аналізу часових рядів кількості виявлених у кожній кишці аргентафінних клітин і параметрів космофізичних активності, що діяли під час спостережень, а саме: геомагнітної активності за Кр- і Ар-індексом, радіовипромінювання сонця на довжині хвилі 10,7 см ($F_{10,7}$), потоку нейтронів дозволили виявити в їх складі тренд (основну тенденцію) і кілька періодичних компонент.

Отримані моделі часових рядів кількості ентерохромафінних клітин кишечника, моделі змін дії геліогеофакторів характеризувалися високими значеннями коефіцієнта детермінації R^2 , що свідчить про їх надійність і відповідність отриманим емпіричним даним.

Було визначено, що облік трьох циклічних компонент (1, 2, 3) забезпечував значення відповідних коефіцієнтів детермінації $R^2 > 0,95$ для часового ряду показників вмісту ентерохромафінних клітин в кишечнику в такому вигляді:

$$X = a + bt + \sum_{i=1}^3 a_i \sin(2\pi t/T_i + c_i) \quad (1)$$

За результатами розрахунків визначено, що облік чотирьох циклічних компонент (1, 2, 3, 4) забезпечував значення відповідних коефіцієнтів детермінації $R^2 > 0,95$ для геліогеофізичних факторів у той же період спостережень (1), які описувалися за допомогою часового ряду:

$$X = a + bt + \sum_{i=1}^4 a_i \sin(2\pi t/T_i + c_i) \quad (2)$$

Знайдені значення всіх коефіцієнтів і параметрів ряду (1) наведено в табл. 48.

**Значення коефіцієнтів і параметрів часового ряду показників вмісту
ентерохромафінних клітин у кишечнику гусей**

Лінійний тренд $a + bt$	№ п/п	Період T , діб	Амплітуда a	Фаза c , радіан	Коефіцієнт детермінації R^2
Дванадцятипала кишка					
$18,034 - 0,050t$	1	7,2	3,27	0,20	0,953
	2	4,9	-1,73	1,20	
	3	12,5	1,55	-0,50	
Порожня кишка					
$18,629 - 0,083t$	1	3,4	4,48	1,35	0,957
	2	7,9	-1,64	-1,10	
	3	14,5	-1,47	-0,20	
Клубова кишка					
$54,408 - 0,860t$	1	11,6	7,25	0,90	0,954
	2	4,3	-4,37	-0,60	
	3	6,8	-2,63	-1,30	
Сліпи кишки					
$-30,977 + 1,528t$	1	7,5	9,68	0,80	0,950
	2	4,1	14,03	0,05	
	3	13,0	-5,64	0,10	
Пряма кишка					
$25,082 + 0,139t$	1	4,9	8,16	-1,10	0,987
	2	8,1	-2,78	0,40	
	3	5,2	-1,12	0,50	

Графічне зображення визначення тренду і періодичних компонент часового ряду кількості аргентафінних клітин у кишечнику гусей 35-51-добового віку представлено на рис. 64-68.

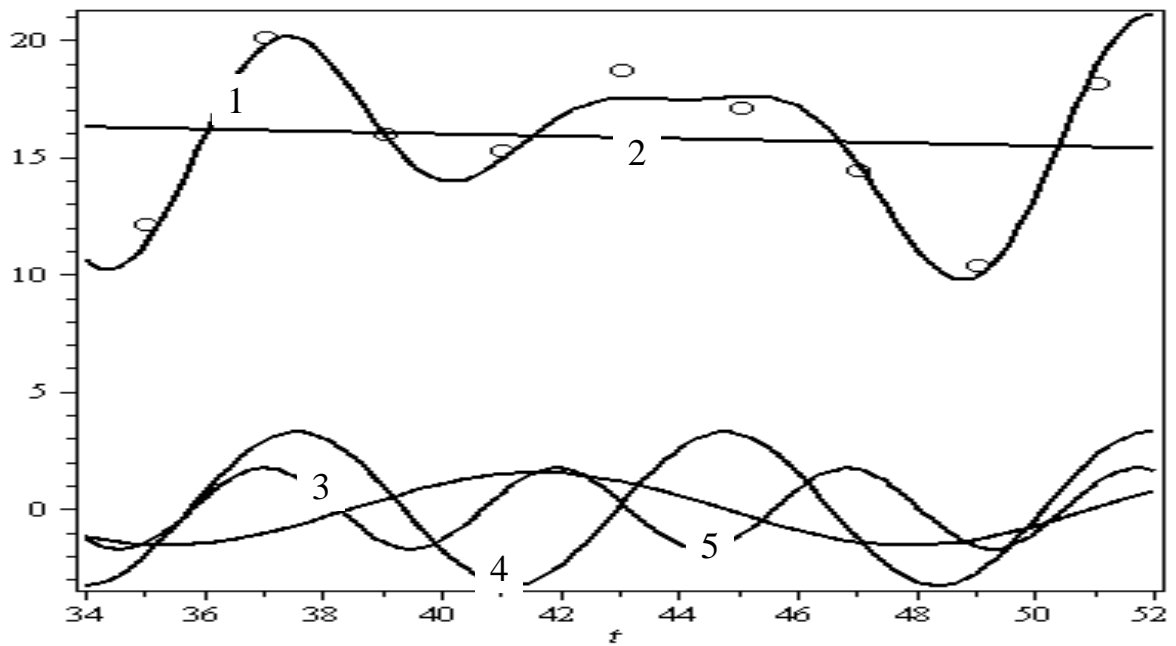


Рис. 64. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти кількості аргентафінних ендокриноцитів дванадцятипалої кишки гусей 35-51-добового віку. Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5 – періодичні компоненти.

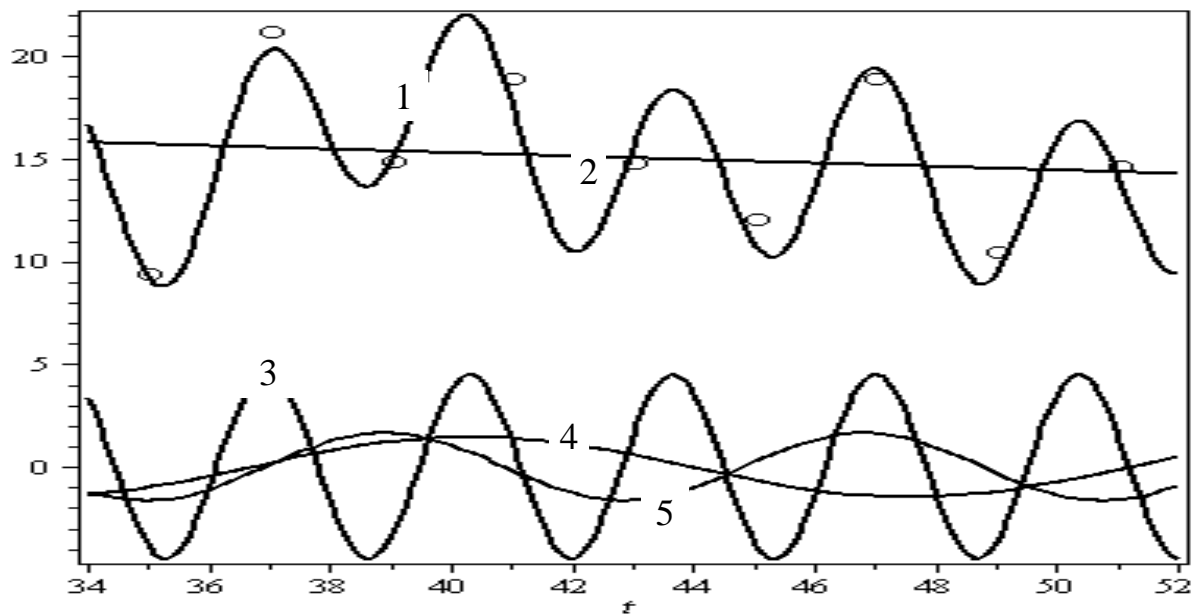


Рис. 65. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти кількості аргентафінних ендокриноцитів порожньої кишки гусей 35-51-добового віку. Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5 – періодичні компоненти.

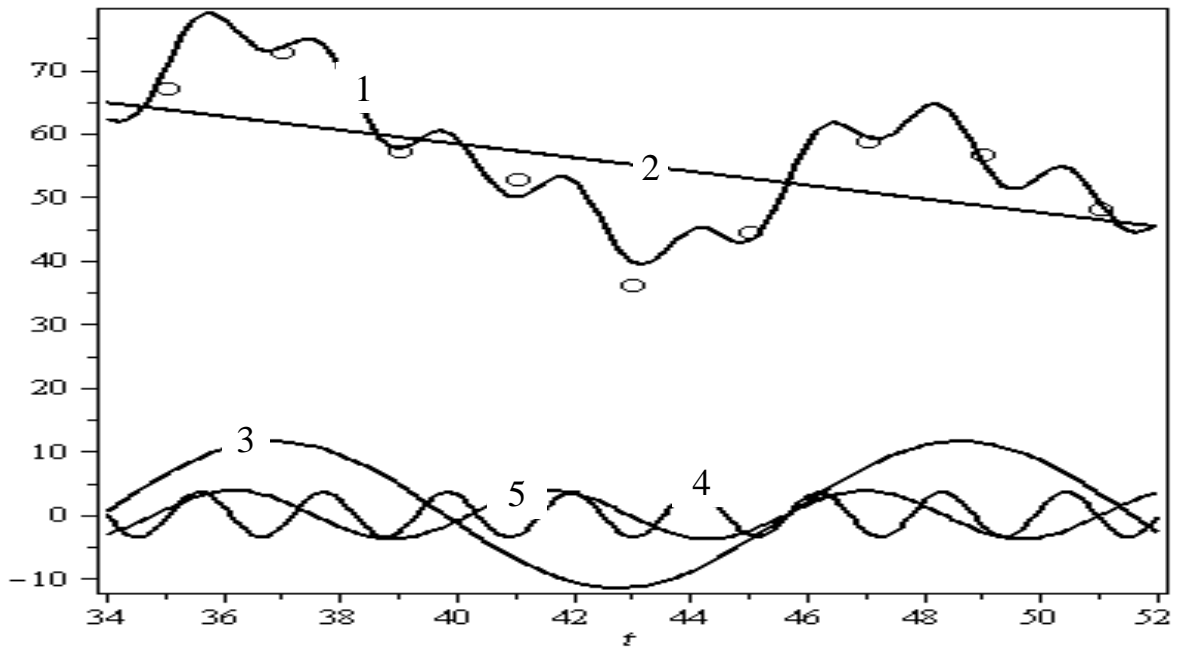


Рис. 66 Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти кількості аргентафінних ендокриноцитів клубової кишки гусей 35-51-добового віку. Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5 – періодичні компоненти.

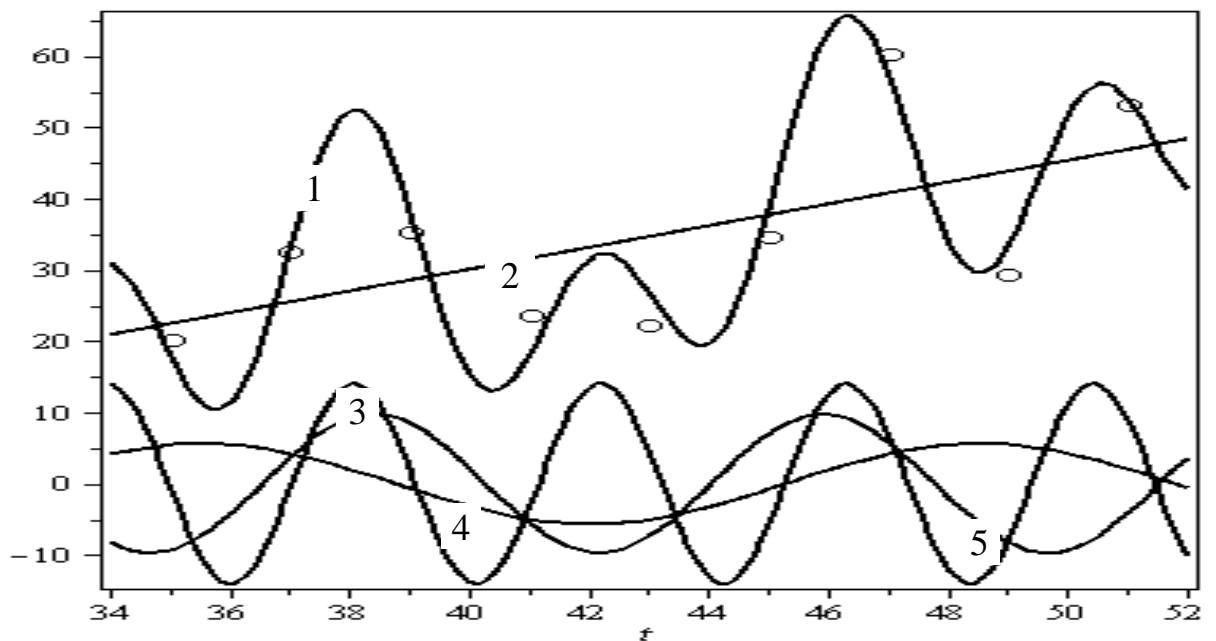


Рис. 67. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти кількості аргентафінних ендокриноцитів сліпих кишок гусей 35-51-добового віку. Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5 – періодичні компоненти.

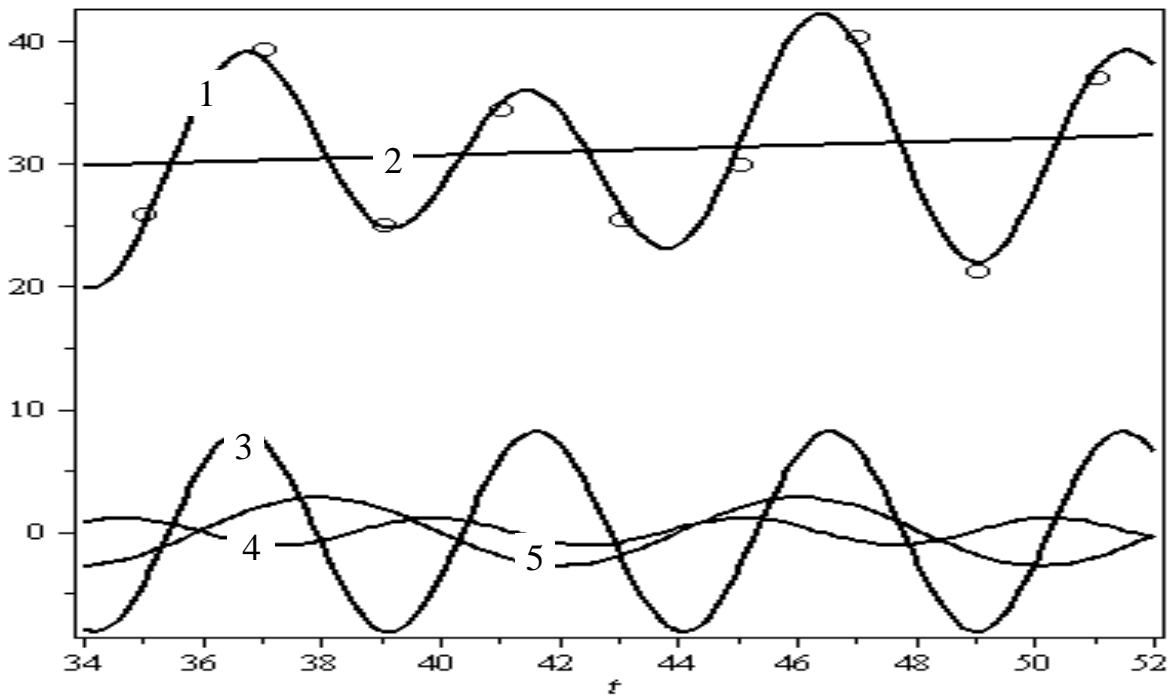


Рис. 68. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти кількості аргентафінних ендокриноцитів прямої кишки гусей 35-51-добового віку. Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5 – періодичні компоненти.

Значення всіх коефіцієнтів і параметрів ряду геліогеомагнітних факторів (2), які діяли під час дослідження, наведено в табл. 49.

Графічне зображення визначення тренду і періодичних компонент часового ряду геліогеомагнітних факторів, які діяли під час досліду на гусях, представлено на рис. 69-72.

Наступний аналіз одержаних часових рядів кількості виявлених Ес-клітин у кожній кишці і активності космофізичних факторів, що діяли під час спостережень, дозволили побудувати математичну модель цих явищ і виявити в їх складі тренд (основну тенденцію) і кілька періодичних факторів. Для всіх рядів знаходили максимальні показники амплітуди, відповідні періоди і початкові фази.

Одержані моделі часових рядів кількості клітин кишечника, моделі змін дії геліогеофакторів характеризувалися високими значеннями

коефіцієнта детермінації R^2 , що свідчило про їх надійність і відповідність емпіричним даним.

Враховуючи біотропний характер дії космофізичних чинників, отримані дані періодичних компонент часових рядів добових показників кількості ендокриноцитів і геліогеофізичних факторів порівнювали між собою з метою знаходження коефіцієнтів кореляції і часу запізнення між «сигналом» і «відгуком».

Виконаний кореляційний аналіз дозволив встановити тісні зв'язки між окремими періодами коливань кількості Ес-клітин у кожній кишці тонкого і товстого відділів кишечника і періодами коливань геліогеофізичних факторів, що діяли на час спостережень (табл. 50 – 53). Це вказує на істотний вплив досліджуваних абіотичних факторів на біоритми активності ендокриноцитів. Лише в деяких випадках періоди коливань між дією абіотичних чинників і вмістом апудоцитів характеризувалися низькими значеннями коефіцієнта кореляції.

У таблицях не наведено коефіцієнти кореляції, абсолютне значення яких нижче 0,3, коли статистична помилка істотно перевершує їх значення.

Високу і дуже високу кореляцію періодів коливань кількості ентерохромафінних клітин з показниками геліогеофізичної активності спостерігали в кожній кишці.

Результати аналізу вказують на істотний вплив досліджуваних абіотичних факторів на біоритми активності ендокриноцитів. Лише в деяких випадках періоди коливань дії абіотичних чинників і вмісту апудоцитів характеризувалися низькими значеннями коефіцієнта кореляції.

Найбільш тісний зв'язок ритмів добової геліогеомагнітної активності за Ар- і Кр-індексами, $F_{10,7}$, потоком нейтронів з біоритмами активності досліджуваних ендокриноцитів кишечника гусенят встановлено в порожній, клубовій і сліпих кишках.

**Значення коефіцієнтів і параметрів часових рядів параметрів
геліогеомагнітної активності**

Лінійний тренд $a + bt$	№ п/п	Період T , діб	Амплітуда a	Фаза c , радіан	Коефіцієнт детермінації R^2
1. Індекс Кр					
$16,734 + 0,038t$	1	55,0	-4,3	-1,8	0,958
	2	32,5	-1,0	-0,9	
	3	20,0	3,5	-2,3	
	4	12,4	3,5	-1,8	
2. Індекс Ар					
$4,989 + 0,135t$	1	55,0	4,3	1,1	0,966
	2	29,5	-2,0	-1,0	
	3	20,0	2,6	-2,6	
	4	11,9	2,6	-2,1	
3. Потік нейтронів					
$8726,857 - 1,945t$	1	80,0	17,6	0,1	0,964
	2	41,0	-46,1	-1,0	
	3	23,5	-40,2	0,1	
	4	10,6	18,8	-0,1	
4. $F_{10,7}$					
$75,862 + 1,156t$	1	82,0	-7,1	-0,4	0,993
	2	38,0	26,3	-1,3	
	3	22,5	-12,5	-2,6	
	4	16,1	4,0	0,01	

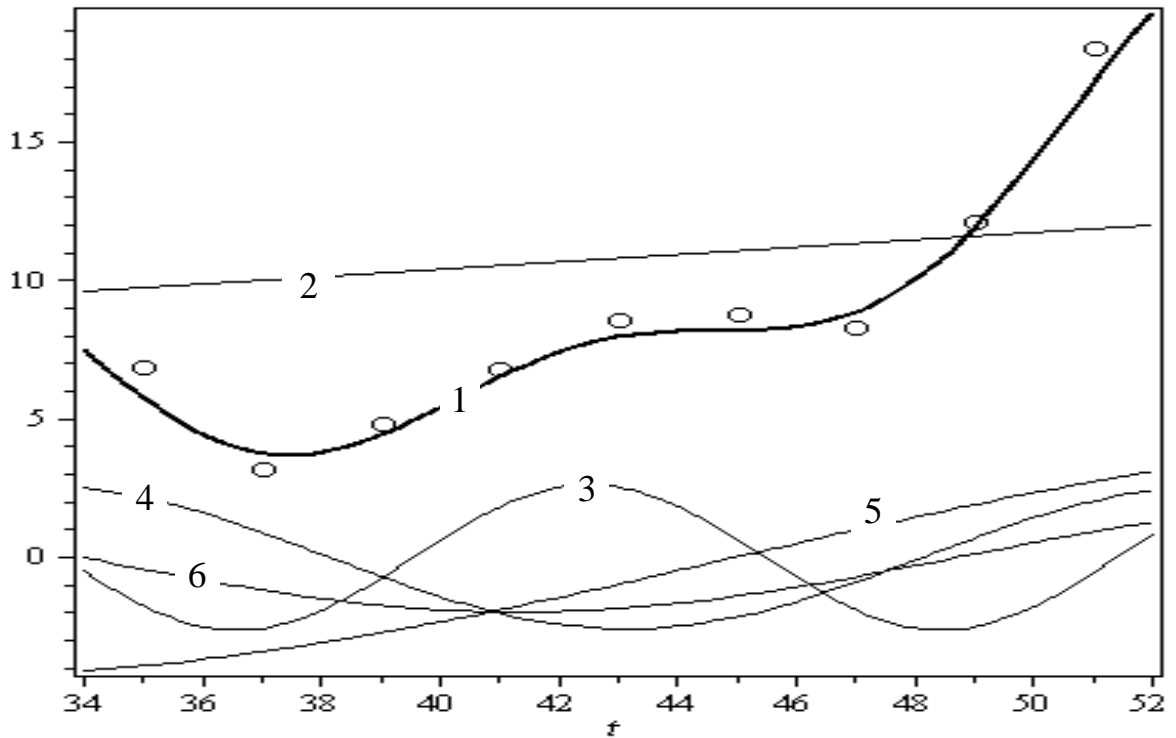


Рис. 69. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти Ар-індексу.
Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5 – періодичні компоненти.

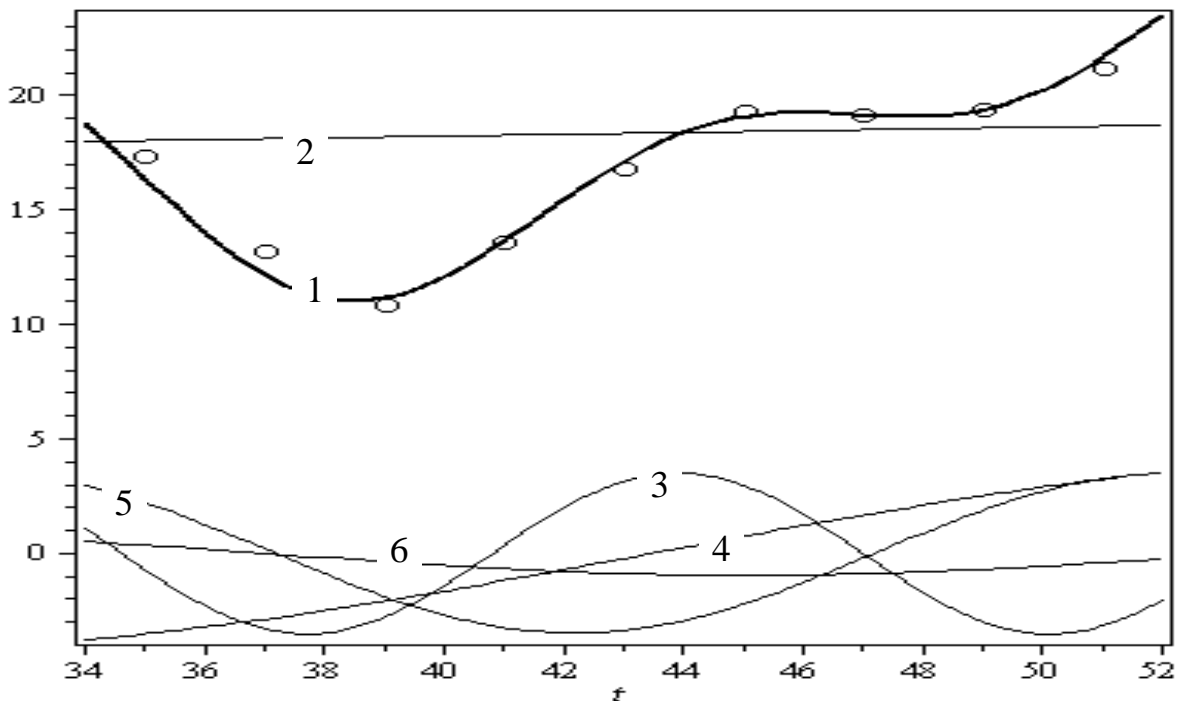


Рис. 70. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти Кр-індексу.
Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5, 6 – періодичні компоненти.

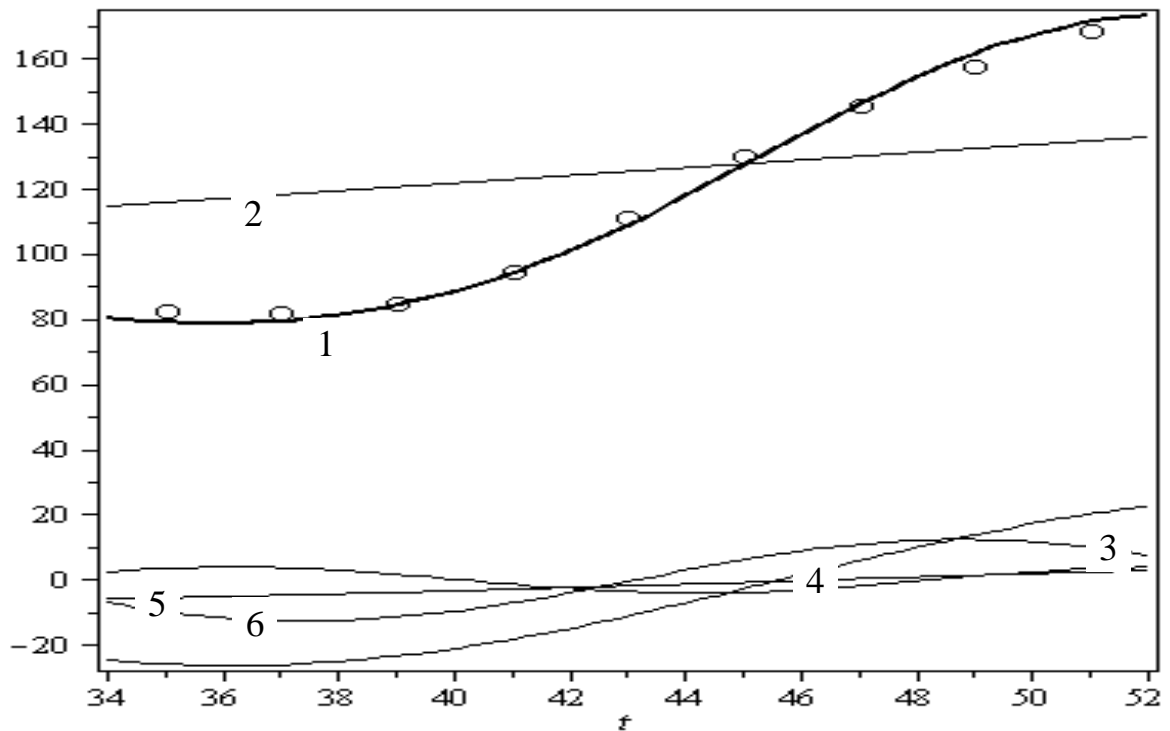


Рис. 71. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти $F_{10,7}$.
Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5, 6 – періодичні компоненти.

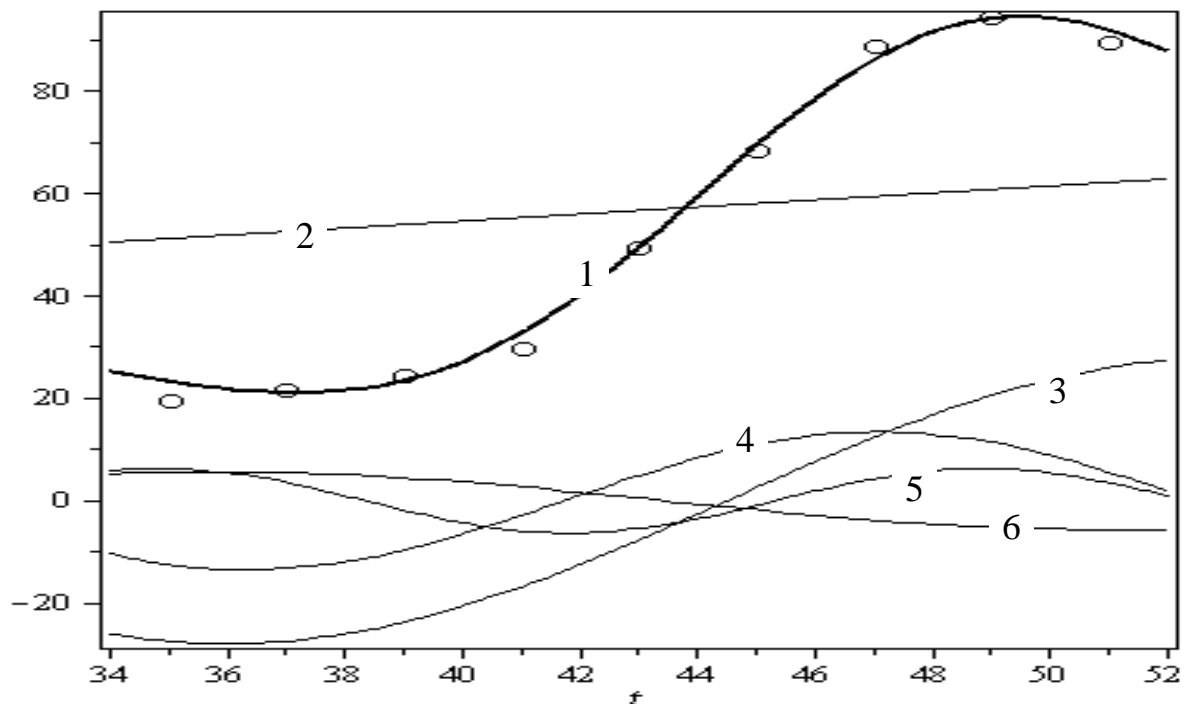


Рис. 72. Часовий ряд, лінійний тренд і періодичні компоненти потоку нейтронів. Позначення: 1 – часовий ряд; 2 – лінійний тренд; 3, 4, 5, 6 – періодичні компоненти.

**Параметри статистичного зв'язку між періодами змін кількості
аргентафінних ендокриноцитів тонкого відділу кишечника і періодами
Кр- та Ар-індексів**

Кількість Ес-клітин	Геомагнітний Кр-індекс			Геомагнітний Ар-індекс		
	період, діб	період, діб	коефіцієнт кореляції r	час τ , діб	період, діб	коефіцієнт кореляції r
Дванадцятипала кишка						
7,2	-	-	-	-	-	-
4,9	-	-	-	-	-	-
12,5	32,5	0,32±0,34	15,0	29,5	0,35±0,33	17,5
	20,0	0,53±0,27	3,5	20,0	0,53±0,27	2,5
	12,4	0,99±0,01	7,5	11,9	-0,99±0,01	2,4
Порожня кишка						
37,0	55,0	1,00±0,00	8,3	55,0	-1,00±0,00	6,6
	32,5	-1,00±0,00	9,6	29,5	-1,00±0,00	12,1
	20,0	0,94±0,04	7,2	20,0	0,94±0,04	6,3
16,0	55,0	-0,66±0,21	23,5	55,0	0,66±0,21	22,1
	32,5	-0,73±0,18	4,9	29,5	-0,75±0,17	8,2
	20,0	0,91±0,06	5,5	20,0	0,91±0,06	4,6
	12,4	-0,76±0,16	2,0	11,9	-0,68±0,20	3,1
12,5	55,0	0,42±0,31	13,2	55,0	-0,42±0,31	11,6
	32,5	-0,45±0,30	13,5	29,5	0,46±0,30	0,9
	20,0	0,61±0,24	8,9	20,0	0,60±0,24	7,9
	12,4	-1,00±0,00	3,3	11,9	-0,99±0,01	4,4
Клубова кишка						
11,6	55,0	-0,49±0,29	13,8	55,0	0,49±0,29	12,2
	32,5	0,50±0,28	14,5	29,5	0,51±0,22	16,5
	20,0	0,60±0,24	0	20,0	-0,60±0,24	9,0
	12,4	1,00±0,00	4,0	11,9	-1,00±0,00	11,0
4,3	-	-	-	-	-	-
6,8	-	-	-	-	-	-

Параметри статистичного зв'язку між періодами змін кількості аргентафінних ендокриноцитів товстого відділу кишечника і періодами Кр- та Ар-індексів

Кількість Ес-клітин	Геомагнітний Кр-індекс			Геомагнітний Ар-індекс		
	період, діб	період, діб	коефіцієнт кореляції r	час τ , діб	період, діб	коефіцієнт кореляції r
Сліпі кишки						
7,5	55,0	0,38±0,32	13,2	55,0	-0,38±0,32	11,4
	32,5	-0,36±0,33	13,7	29,5	-0,36±0,33	15,9
4,1	-	-	-	-	-	-
13,0	55,0	0,74±0,17	13,2	55,0	-0,74±0,17	11,5
	32,5	0,76±0,16	13,8	29,5	0,77±0,16	1,3
	20,0	0,85±0,10	10,1	20,0	0,85±0,10	9,1
	12,4	-0,99±0,01	4,4	11,9	-0,97±0,02	5,4
Пряма кишка						
4,9	-	-	-	-	-	-
8,1	55,0	0,37±0,33	12,1	55,0	0,37±0,33	10,5
				11,9	-0,38±0,32	4,6
5,2	-	-	-	-	-	-

Причому в порожній кишці виявлено корелятивні зв'язки з трьома періодами коливань кількості Ес-клітин, у сліпих – з двома, у дванадцятипалій, клубовій і прямій – з одним. І лише в прямій кишці коливання кількості Ес-клітин дуже слабо або слабо корелювало з періодами геліогеомагнітної індексів. Слід зазначити наявність різного часу запізнення між «сигналом» і «відгуком» від 0 до 30,0 діб.

**Параметри статистичного зв'язку між періодами змін кількості
аргентафінних ендокриноцитів тонкого відділу кишечника і періодами
F_{10,7} та потоку нейтронів**

Кількість Ес-клітин	F _{10,7}			Потік нейтронів			
	період, діб	коefficient кореляції <i>r</i>	час τ , діб	період, діб	коefficient кореляції <i>r</i>	час τ , діб	
Дванадцятипала кишка							
7,2	-	-	-	-	-	-	
4,9	-	-	-	-	-	-	
12,5	38,0	0,32±0,34	7,5	23,5	0,32±0,34	4,3	
	22,5	-0,45±0,30	7,5		10,6	0,91±0,06	5,1
	16,1	0,78±0,15	1,5				
Порожня кишка							
37,0	82,0	1,00±0,00	11,8	80,0	1,00±0,00	18,9	
	38,0	-1,00±0,00	2,2		41,0	1,00±0,00	0,8
	22,5	0,97±0,02	1,6		23,5	0,98±0,02	10,2
	16,1	0,75±0,17	3,9				
16,0	82,0	-0,64±0,22	30,0	80,0	0,64±0,22	0,0	
	38,0	0,70±0,19	14,8		41,0	0,69±0,20	14,1
	22,5	-0,85±0,10	10,7		23,5	0,83±0,12	7,8
	16,1	1,00±0,00	2,6		10,6	0,48±0,29	0,3
12,5	82,0	0,42±0,31	17,1	80,0	0,42±0,31	24,2	
	38,0	-0,43±0,31	6,4		41,0	0,43±0,31	5,3
	22,5	0,53±0,27	4,0		23,5	0,52±0,28	1,0
	16,1	0,81±0,13	4,4		10,6	0,91±0,06	1,6
Клубова кишка							
11,6	82,0	-0,49±0,29	17,6	80,0	0,49±0,29	24,5	
	38,0	0,50±0,28	7,1		41,0	0,50±0,28	6,0
	22,5	-0,56±0,26	5,0		23,5	0,55±0,26	2,0
	16,1	-0,75±0,17	5,3		10,6	0,96±0,03	2,1
4,3	-	-	-	-	-	-	
6,8	-	-	-	-	-	-	

Параметри статистичного зв'язку між періодами змін кількості аргентафінних ендокриноцитів товстого відділу кишечника і періодами $F_{10,7}$ та потоку нейтронів

Кількість Ес-клітин	$F_{10,7}$			Потік нейтронів		
	період, діб	коefficient кореляції r	час τ , діб	період, діб	коefficient кореляції r	час τ , діб
Сліпі кишки						
7,5	82,0	$0,38 \pm 0,32$	16,8	80,0	$0,38 \pm 0,32$	23,8
	38,0	$-0,37 \pm 0,33$	6,5	41,0	$0,37 \pm 0,33$	5,3
				10,6	$0,43 \pm 0,31$	2,5
4,1	-	-	-	-	-	-
13,0	82,0	$0,73 \pm 0,18$	17,0	80,0	$0,73 \pm 0,18$	24,0
	38,0	$-0,75 \pm 0,17$	6,6	41,0	$0,75 \pm 0,17$	5,4
	22,5	$0,82 \pm 0,12$	4,9	23,5	$0,81 \pm 0,13$	1,8
	16,1	$0,93 \pm 0,05$	5,7	10,6	$0,83 \pm 0,12$	2,5
Пряма кишка						
4,9	-	-	-	-	-	-
8,1	82,0	$-0,37 \pm 0,33$	15,8	80,0	$0,37 \pm 0,33$	22,8
	38,0	$-0,35 \pm 0,33$	5,5	41,0	$0,36 \pm 0,33$	0,6
				10,6	$4 \pm 0,22$	2,1
5,2	-	-	-	-	-	-

Так, в дванадцятипалій кишці висока і дуже висока кореляція встановлена для періоду коливань кількості ентерохромафінних клітин 12,5 діб з Кр-індексом із періодом 12,4 доби; з Ар-індексом із періодом 11,9 доби (від'ємна); з $F_{10,7}$ із періодом 16,1 доби; з потоком нейтронів із періодом 10,6 доби. Час запізнення між «сигналом» і «відгуком» становив від 15,5 до 17,5 діб.

У порожній кишці висока і дуже висока кореляція встановлена з показниками геліогеофізичної активності для трьох періодів коливань кількості Ес-клітин: 37,0; 16,0 і 12,5 діб.

Для періоду 37,0 діб встановлена кореляція з Кр-індексом з періодами 55,0 (від'ємна); 32,5 (від'ємна) і 20,0 діб; з Ар-індексом із періодами 55,0; 29,5 (від'ємна) і 20,0 діб; із $F_{10,7}$ із періодами 82,0; 38,0 (від'ємна); 22,5 і 16,1 діб; із потоком нейтронів із періодами 80,0; 41,0 (від'ємна) і 23,5 діб.

Для періоду 16,0 діб встановлена кореляція із Кр-індексом із періодами 32,5 (від'ємна); 12,4 (від'ємна) і 20,0 діб; із Ар-індексом – із періодами 29,5 (від'ємна) і 20,0 діб; із $F_{10,7}$ – із періодами 22,5 і 16,1 діб; для потоку нейтронів – із періодом 23,5 доби.

Для періоду 12,5 діб встановлена кореляція із Кр-індексом із періодом 12,4 доби; з Ар-індексом – із періодом 11,9 доби (від'ємна); із $F_{10,7}$ – з періодом 16,1 доби; з потоком нейтронів – із періодом 10,6 доби (від'ємна). Час запізнення між «сигналом» і «відгуком» становив від 0,0 до 30,0 діб.

У клубовій кишці висока і дуже висока кореляція встановлена для періоду коливань кількості Ес-клітин 11,6 діб із Кр-індексом з періодом 12,4 доби; з Ар-індексом – із періодом 11,9 доби (від'ємна); з $F_{10,7}$ – із періодом 16,1 доби; з потоком нейтронів – із періодами 10,6; 21,5 і 14,0 діб. Час запізнення між «сигналом» і «відгуком» становив від 0,0 до 24,5 діб.

У сліпих кишках висока і дуже висока кореляція встановлена для періоду коливань кількості Ес-клітин 13,0 діб з Кр-індексом із періодами 55,04; 32,5 (від'ємна); 20,0 і 12,4 (від'ємна) діб; з Ар-індексом – із періодами 55,0; 29,5; 20,0 і 11,9 діб; з $F_{10,7}$ – із періодами 82,0; 22,5; 38,0 (від'ємна) і 16,1 діб; з потоком нейтронів – для всіх чотирьох періодів: 80,0; 41,0 (від'ємна); 23,5 (від'ємна) і 10,6 (від'ємна) діб. Час запізнення між «сигналом» і «відгуком» становив від 1,3 до 24,0 діб.

У прямій кишці коливання кількості Ес-клітин з періодами 4,9; 8,1 і 5,2 доби дуже слабо або слабо корелювало з періодами геліогеомагнітної

індексів. Час запізнення між «сигналом» і «відгуком» становив від 2,1 до 22,8 діб.

Отже, найбільш тісний зв'язок ритмів добової геліогеомагнітної активності за Ар- і Кр-індексами, $F_{10,7}$, потоком нейтронів з біоритмами активності досліджуваних ендокриноцитів кишечника гусей встановлено в порожній, клубовій і сліпих кишках. Причому в порожній кишці виявлено корелятивні зв'язки з трьома періодами коливань кількості Ес-клітин, в сліпих – з двома, в дванадцятипалій, клубовій і прямій – з одним. Слід зазначити наявність часу запізнення між «сигналом» і «відгуком».

Як свідчать дані літератури, немає єдиної думки стосовно того, який з геліогеофізичних чинників є найбільш важливим щодо впливу на живі організми. В одних роботах вказують на Ар-індекс і полярність міжпланетного поля (Жвирблис, 1989), в других – на Ар- і Кр-індекси, сонячну активність ($F_{10,7}$) і знак міжпланетного магнітного поля (Владимирский и др., 2000), у третіх – на той канал (іоносферний або магнітосферний), активність якого є найбільшою в даний момент (Григорьев и др., 2005).

Встановлений нами ізоморфізм спектрів періодів коливань кількості Ес-клітин може бути пояснений синхронізуючим впливом циклічних змін факторів зовнішнього середовища на власні автоколивання організму, одним із яких є функціональна активність ентерохромафінних клітин кишечника.

Про синхронізуючий вплив зовнішніх генераторів часу на власні біоритми організму, що мають ендогенну природу, повідомляє низка дослідників (Бреус и др., 2003; Зидермане, 1988; Мартынюк, 1992; Моисеева, 1986; Семененя, 2004).

Вважається, що власні біологічні ритми повинні безперервно активізуватися імпульсами зовнішнього середовища. Вони є важелем, що змінює ритмічну активність власного «годинника», тим самим забезпечуючи пристосування організму до умов довкілля (Алякринский, 1985; Зидермане, 1988).

За впливу магнітних полів низьких частот не тільки змінюються параметри біологічних ритмів, але й нівелюються відмінності часової організації процесів метаболізму, що вказує про їх синхронізуючу дію на ритмічність процесів організму (Мартынюк и др., 2007). Про зв'язок між змінами магнітного поля Землі і параметрами біоритмів вказує низка робіт (Авзалов, 1993; Агулова и др., 1995; Бреус и др., 2003; Мартинюк и др., 2004; Афанасьев и др., 2006; Тягун, 1995; Delgado, 1985; Wever, 1973). Про провідне значення часової координації різноманітних ритмічних процесів в організмі нервової і гуморальної систем повідомляє Дедов, 1992.

Отже, добова активність аргентафінних клітин кишок гусей має ритмічний і синхронний характер. Між періодичними компонентами часових рядів добових показників кількості аргентафінних клітин кишечника гусей і геліогеомагнітних факторів встановлено тісну кореляцію, що свідчить про їх суттєвий вплив на функціональний стан ендокриноцитів і є проявом часової організації ГЕП-системи.

11. КОРЕЛЯЦІЙНІ ЗВ'ЯЗКИ МІЖ МОРФОМЕТРИЧНИМИ ПОКАЗНИКАМИ ДИВЕРТИКУЛУ МЕККЕЛЯ

Використання аналізу кореляцій дозволило отримати кореляційну матрицю взаємозв'язків структурних компонентів периферичного органа імуногенезу гусей – дивертикулу Меккеля, що є випином стінки тонкого відділу кишечника. Одержані нові дані щодо наявності тісних статистичних відношень між його морфометричними показниками, що свідчить про наявність між ними функціональних взаємозв'язків.

Кореляційний аналіз морфометричних показників ДМ гусей у віці від 1 доби до 1 року дозволив виявити різну ступінь функціональної залежності між його мікроструктурами. Результати виконаних розрахунків представлені в кореляційній матриці (табл. 54).

Кореляційна матриця морфометричних показників дивертикулу Меккеля гусей 1-добового – 1-річного віку

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
1	1																									
2	0,86	1																								
3	0,13	0,20	1																							
4	0,06	0,29	0,77	1																						
5	0,01	0,27	0,85	0,93	1																					
6	0,04	0,25	0,76	0,95	0,94	1																				
7	0,51	0,68	0,41	0,60	0,55	0,67	1																			
8	0,07	0,23	0,74	0,94	0,92	0,99	0,66	1																		
9	0,14	0,37	0,65	0,80	0,87	0,93	0,75	0,92	1																	
10	0,27	0,22	0,45	0,30	0,46	0,16	0,01	0,11	0,11	1																
11	0,43	0,70	0,73	0,86	0,86	0,77	0,56	0,75	0,71	0,45	1															
12	0,09	0,45	0,07	0,47	0,30	0,31	0,32	0,31	0,27	0,03	0,58	1														
13	0,20	0,57	0,61	0,90	0,85	0,89	0,66	0,88	0,85	0,16	0,90	0,63	1													
14	0,32	0,48	0,01	0,37	0,21	0,16	0,25	0,16	0,09	0,11	0,57	0,85	0,44	1												
15	0,18	0,45	0,57	0,68	0,67	0,51	0,14	0,49	0,39	0,57	0,88	0,60	0,73	0,57	1											
16	0,42	0,55	0,12	0,31	0,27	0,11	0,14	0,10	0,08	0,35	0,64	0,73	0,41	0,93	0,71	1										
17	0,23	0,02	0,75	0,92	0,91	0,96	0,45	0,97	0,84	0,13	0,71	0,27	0,83	0,11	0,54	0,07	1									
18	0,02	0,23	0,77	0,88	0,92	0,94	0,51	0,94	0,91	0,18	0,81	0,31	0,90	0,16	0,61	0,17	0,95	1								
19	-	-	0,53	0,84	0,60	0,78	0,27	0,80	0,38	0,34	0,64	0,44	0,06	0,32	0,72	0,71	0,74	0,44	1							
20	-	-	0,14	0,93	0,59	0,72	0,09	0,75	0,18	0,25	0,71	0,08	0,11	0,19	0,30	0,54	0,87	0,42	0,77	1						
21	-	-	0,08	0,83	0,69	0,72	0,16	0,73	0,28	0,16	0,80	0,08	0,12	0,33	0,26	0,58	0,88	0,49	0,65	0,96	1					
22	-	-	0,17	0,95	0,53	0,70	0,06	0,74	0,13	0,29	0,65	0,08	0,10	0,11	0,31	0,50	0,84	0,37	0,81	0,99	0,91	1				
23	0,47	0,60	0,66	0,71	0,71	0,77	0,92	0,75	0,79	0,21	0,64	0,17	0,66	0,21	0,24	0,15	0,59	0,63	0,53	0,06	0,02	0,09	1			
24	0,42	0,44	0,44	0,49	0,52	0,58	0,85	0,57	0,64	0,07	0,42	0,06	0,41	0,22	0,02	0,14	0,39	0,40	0,56	0,13	0,06	0,17	0,89	1		
25	0,45	0,56	0,71	0,74	0,74	0,78	0,88	0,77	0,80	0,21	0,68	0,19	0,67	0,27	0,28	0,21	0,62	0,67	0,58	0,05	0,04	0,11	0,99	0,88	1	

Примітка: 1 – кількість аргірофільних апудоцитів; 2 – кількість аргентафінних апудоцитів; 3 – маса тіла, г; 4 – довжина ДМ, мм; 5 – діаметр ДМ, мм; 6 – площа стінки ДМ, мм²; 7 – площа крипт ДМ, мм²; 8 – площа слизової оболонки ДМ, мм²; 9 – площа м'язової оболонки ДМ, мм²; 10 – площа серозної оболонки ДМ, мм²; 11 – висота великих складок, мкм; 12 – ширина великих складок, мкм; 13 – висота середніх складок, мкм; 14 – ширина середніх складок, мкм; 15 – висота малих складок, мкм; 16 – ширина малих складок, мкм; 17 – пл.оца лімфоїдної тканини, мм²; 18 – площа дифузної лімфоїдної тканини, мм²; 19 – кількість лімфоїдних вузликів, мм²; 20 – площа лімфоїдних вузликів, мм²; 21 – пл.оца первинних лімфоїдних вузликів, мм²; 22 – пл.оца вторинних лімфоїдних вузликів, мм²; 23 – кількість лімфоцитів CD4+; 24 – кількість лімфоцитів CD8+; 25 – кількість лімфоцитів CD45RA+.

Отримані результати свідчать, що такі лінійні показники, як довжина і діаметр ДМ мають дуже високий ступінь кореляції з площею слизової оболонки ($r = 0,94$ і $0,92$), високий ступінь з площею м'язової оболонки ($r = 0,80$ і $0,87$), з висотою великих і середніх складок слизової оболонки ($r = 0,86$ і $0,86$; $0,90$ і $0,85$) і середню – з висотою малих складок ($r = 0,68$ і $0,67$) і площею крипт ($r = 0,60$ і $0,55$).

Виявлено тісний статистичний зв'язок довжини та діаметру ДМ з показниками лімфоїдної тканини його слизової оболонки: дуже висока з площею всієї лімфоїдної тканини ($r = 0,92$ і $0,91$), висока і дуже висока – з площею дифузної лімфоїдної тканини ($r = 0,88$ і $0,92$), високий та середній – з кількістю лімфоїдних вузликів ($r = 0,84$ і $0,60$), високий та середній – з площею первинних ($r = 0,83$ і $0,69$), дуже висока і висока – з площею вторинних вузликів ($r = 0,95$ і $0,72$).

У той же час, площа лімфоїдної тканини має слабку кореляцію з площею крипт ($r = 0,45$), шириною великих складок ($r = 0,27$) і не має – з площею

серозної оболонки ($r = 0,13$), шириною середніх і малих складок ($r = 0,11$ і $0,07$).

З іншого боку, площа лімфоїдної тканини ДМ має високу кореляцію з масою тіла ($r = 0,75$), лінійними показниками ДМ – його довжиною і діаметром ($r = 0,92$ і $0,91$ відповідно), площею всієї стінки ($r = 0,96$) і його оболонок: слизової ($r = 0,97$), м'язової ($r = 0,84$), висотою великих і середніх складок ($r = 0,71$; $0,83$ відповідно). Крім того, встановлена кореляція між довжиною і діаметром ДМ і кількістю лімфоцитів популяцій в складі лімфоїдних утворень: середня – з кластерами CD4+ і CD45RA+ (відповідно $r = 0,71$ і $0,71$ і $0,74$ і $0,74$) і слабка – з CD8+ ($r = 0,49$ і $0,52$).

Зміст лімфоцитів популяцій CD4+, CD8+ і CD45RA+ в складі лімфоїдної тканини слизової оболонки ДМ має середні, слабкі і високі кореляції з віком і масою тіла гусей ($r = 0,66$; $0,44$ і $0,71$). Виявлені тісні кореляції між кількістю лімфоцитів популяцій CD4+, CD8+ і CD45RA+ і показниками мікроструктур ДМ: високі і середні – з площею його стінки ($r = 0,77$; $0,58$ і $0,78$), площею слизової оболонки ($r = 0,75$; $0,57$ і $0,77$), площею м'язової оболонки ($r = 0,79$; $0,64$ і $0,80$), високі і дуже високі з – площею крипт слизової оболонки ($r = 0,92$; $0,85$ і $0,88$). Установлено кореляцію між кількістю лімфоцитів кластерів CD4+, CD8+ і CD45RA+ і висотою складок слизової оболонки: середня і слабка – з висотою великих ($r = 0,64$; $0,42$ і $0,68$) і середніх складок ($r = 0,66$; $0,41$ і $0,67$). З висотою малих складок і шириною всіх трьох видів складок вона була відсутня ($r = - 0,02$ – $0,28$). Привертає до себе увагу наявність кореляцій між кількістю лімфоцитів популяцій CD4+, CD8+ і CD45RA+ і площею дифузної лімфоїдної тканини ($r = 0,63$; $0,40$ і $0,67$) і її відсутність з площею лімфоїдних вузликів ($r = 0,06$; $0,14$ і $0,05$), в т.ч., первинних і вторинних.

Кількість аргірофільних ендокринних клітин слизової оболонки ДМ має високу зворотну корелятивну зв'язок з показником загальної площі лімфоїдних вузликів, в т.ч., первинних і вторинних, ($r = - 0,78$; $- 0,84$ і $- 0,72$ відповідно). У той же час, встановлено дуже низькі кореляції і їх відсутність

між кількістю аргірофільних ендокриноцитів і загальною площею всієї і дифузної лімфоїдної тканини ДМ ($r = - 0,27$ і $- 0,02$). Незважаючи на те, що відносний вміст дифузної в складі всієї лімфоїдної тканини в різні вікові періоди є значним і дорівнює 80,2-100,0 %.

Порівняно з аргірофільних, кількість аргентафінних ендокриноцитів ДМ має більший ступінь кореляції з площею крипт ($r = 0,68$ проти $r = 0,51$), висотою великих, середніх і малих складок слизової оболонки ($r = 0,70$ проти $0,43$; $r = 0,57$ проти $0,20$ і $r = 0,45$ проти $0,18$ відповідно). Крім того, на відміну від аргірофільних, кількість аргентафінних клітин прямо корелює з шириною таких складок ($r = 0,45$; $0,48$ і $0,55$ проти $r = 0,09$; $0,32$ і $0,2$

Як і аргірофільні клітини, кількість аргентафінних ендокринних клітин слизової оболонки ДМ має зворотну корелятивну зв'язок з показником загальної площі лімфоїдних вузликів, в т.ч., первинних і вторинних ($r = - 0,73$; $- 0,76$ і $- 0,69$ відповідно). У той же час, була відсутня кореляція між кількістю аргірофільних ендокриноцитів і загальною площею всієї і дифузної лімфоїдної тканини слизової оболонки ДМ ($r = - 0,02$ і $- 0,22$ відповідно).

Установлено слабка корелятивний зв'язок між вмістом аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів і кількістю трьох досліджених популяцій лімфоцитів: CD4+, CD8+, CD45RA+ ($r = 0,47$ і $0,60$; $0,42$ і $0,44$; $0,45$ і $0,56$ відповідно).

Отже, завдяки використанню кореляційного аналізу встановлено наявність статистичних зв'язків між морфометричними показниками ДМ, що дозволило виявити функціональні взаємозв'язки між його мікроструктурами.

Так, нами встановлено, що довжина і діаметр ДМ гусей мали високий коефіцієнт кореляції з площею його слизової і м'язової оболонок, висотою складок і площею крипт. Виявлено пряму залежність довжини і діаметру ДМ з деякими показниками його лімфоїдної тканини: площею всієї лімфоїдної тканини, в т.ч. дифузної, кількістю лімфоїдних вузликів, в т.ч. первинних і вторинних. Кількість лімфоцитів популяцій CD4+, CD8+ і CD45RA+ в складі лімфоїдної тканини ДМ мала прямий статистичний зв'язок з масою тіла,

площею його стінки, в т.ч. слизової і м'язової оболонок, площею крипт, висотою великих і середніх складок, площею дифузної лімфоїдної тканини. Кореляції кластерів лімфоцитів з площею лімфоїдних вузликів не встановлено.

Про зв'язок механізмів нейрогуморальної і імунної регуляції організму, а також про прямі і зворотні кореляції між апудоцитами і Т- і В-лімфоцитами за виразкової хвороби дванадцятипалої кишки повідомляють багато дослідників (Кравцова, 2000; Солдатов и др., 1997; Яглов и др., 2012; Атеки et al., 2020; Liddle et al., 2019). У наших дослідженнях кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів слизової оболонки ДМ гусей мала високий зворотній зв'язок із загальною площею лімфоїдних вузликів, у т.ч., первинних і вторинних. Не встановлено кореляції між кількістю ендокриноцитів і загальною площею всієї і дифузної лімфоїдної тканини. Порівняно з аргірофільними, кількість аргентафінних ендокриноцитів ДМ мала високий ступінь зв'язку з площею крипт, висотою великих, середніх і малих складок і прямо корелювала з шириною таких складок. Крім того, було підтверджено високу пряму кореляційну залежність між кількістю лімфоцитів з маркерами CD4+ і CD45RA+ і зворотну – між лімфоцитами з маркерами CD4 +, CD45RA+ і CD8+.

12. ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ КИШЕЧНИКУ І ДВНАДЦЯТИПАЛОЇ КИШКИ ГУСЕЙ СЕРЕДНЬОЇ І ВАЖКОЇ ПОРІД

Один з основних напрямків розвитку промислового птахівництва є підвищення ефективності використання кормів тваринами. Ця задача вирішується цілеспрямованою селекційною роботою з виведення порід тварин з здатністю більш ефективно засвоювати поживні речовини раціону. Відомо, що дана ознака організму є спадковою (Mignon-Grasteau et al., 2004). Визнано, що відмінності в більш ефективному перетравлюванні речовин пов'язані з анатомічними і фізіологічними особливостями органів шлунково-

кишкового тракту (Chichlowski et al., Kadhim, 2012; Incharoen et al., 2009; Lu et al., 2021). У той же час, склад раціону є визначальним фактором впливу на будову органів травлення (Wen et al., 2022; Zhang et al., 2022).

У зв'язку з цим, актуальним є пошук відповідних генетичних і морфологічних маркерів високої продуктивності стосовно органів апарату травлення, що дозволить підвищити ефективність селекційної роботи (Ducatelle et al., 2018). Наші дослідження з цього приводу були проведено на гусях горьківської породи і легарт.

Горьківських гусей відносять до середніх порід з високою яєчною продуктивністю, маса тіла дорослих гусок дорівнює 5,5-6,0 кг, гусаків – 6,5-7,0 кг (Эрнст и др., 1994; Хвостик, 2008). Порода легарт належить до важких порід, маса тіла дорослих самок становить 6,5-7,0 кг, самців – 7,5-8,0 кг (Рябокоть и др., 2005; Хвостик, 2008).

Згідно результатів наших досліджень, маса тіла гусей середньої породи – горьківської і важкої – легарт у 1-добовому віці становила $108,0 \pm 4,0$ г і $133,0 \pm 2,7$ г (табл. 55).

Різниця маси тіла між гусьми середньої і важкої породи найбільшою була у 1- і 2-місячному віці, коли вона становила 161,7 % ($p \leq 0,001$) і 133,6 % ($p \leq 0,001$). У 3-6-місячному віці така різниця була майже однаковою, коливаючись у межах 15,2-13,7 % (в усіх випадках $p \leq 0,05$). Величина середньодобових приростів за весь період вирощування у птиці породи легарт становила 26,3 г, горьківської – 23,2 г. У 6-місячному віці маса тіла горьківських гусей становила $4285,0 \pm 62,4$ г, легарт – $4870,0 \pm 137,0$ г, що було більше на 13,7 %. Одержані нами дані узгоджуються з інформацією (Lilja et al., 1985) про більшу відносну масу органів травлення у перепелів з більшою швидкістю росту, а також (Mitchell et al., 1991) про більшу відносну масу тонкого відділу кишечника у більш крупних курчат-бройлерів.

Абсолютна маса кишечника гусей горьківської породи у 6-місячному віці становила $142,3 \pm 9,6$ г, легарт – $177,2 \pm 17,8$ г, що було більше на 24,5 %

($p \leq 0,05$). Відповідно відносна маса кишечника дорівнювала $3,3 \pm 0,2$ і $3,7 \pm 0,4$ %, що було більше на 0,3 %.

Таблиця 55

**Показники маси тіла гусей горьківської породи і легарт, г,
M±m, n=8**

Вік	Порода		
	горьківська	легарт	легарт до горьківської, %
1 доба	108,0±4,0	133,0±2,7	123,2***
1 міс.	1339,0±50,3	2165,0±40,9	161,7***
2 міс.	2762,0±62,7	3691,3±134,4	133,6***
3 міс.	3927,5±60,5	4525,5±117,7	115,2***
4 міс.	4067,5±79,7	4645,0±184,2	114,2*
5 міс.	4190,0±72,3	4790,0±188,8	114,3*
6 міс.	4870,0±137,0	4285,0±62,4	113,7**

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – показники породи легарт до горьківської.

Довжина кишечника гусей горьківської породи становила $293,0 \pm 8,0$ см, легарт – $313,8 \pm 10,2$ см, що було більше на 7,1 % ($p \leq 0,05$) (табл. 56). Про пряму кореляцію між загальною довжиною кишечника і масою тіла бройлерів повідомляють Marchini et al., 2011 і Maneewan et al., 2003.

Більшою на 6,5 і на 7,8 % ($p > 0,05$) відповідно була довжина його тонкого і товстого відділів. При цьому, довжина дванадцятипалої кишки була меншою на 3,3 %, порожньої, клубової, сліпих і прямої – більшою відповідно на 8,3 ($p \leq 0,05$); 10,9 ($p \leq 0,05$), 9,8 ($p \leq 0,05$) і 8,4 %.

У той же час, відносна довжина тонкого кишечника була меншою на 0,50 %, у т.ч. дванадцятипалої кишки – на 1,4 %, але більшими були відносна довжина порожньої і клубової кишок, відповідно на 0,5 і 0,4 %. Відносна довжина сліпих і прямої кишок була більшою відповідно на 0,5 і 0,03 %.

**Лінійні показники кишечника гусей горьківської породи і легарт, см,
M±m, n=5**

Структура кишечнику	Порода			
	горьківська		легарт	
	довжина			
	абсолютна, г	відносна, %	абсолютна, г	відносна, %
Кишечник весь	293,0±8,0	100,0	313,8±10,2*	100,0
Дванадцятипала кишка	42,0±2,1	14,3±0,7	40,7±0,7	13,0±0,2
Порожня кишка	161,7±4,2	55,2±0,1	175,0±3,3*	55,6±0,4
Клубова кишка	26,0±1,2	8,9±0,2	28,8±0,2*	9,3±0,1
Тонкий відділ	229,7±6,1	78,4±1,1	244,5±9,7	77,9±0,6
Сліпі кишки	51,2±2,3	17,4±0,4	56,2±0,2*	17,9±0,1
Пряма кишка	12,1±1,2	4,2±0,4	13,2±0,4	4,3±0,1
Товстий відділ	63,3±2,9	21,6±0,6	68,3±1,1*	22,1±0,5

*Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – показники породи легарт до горьківської.*

Як відомо, дванадцятипала кишка займає центральне положення в кишечнику і відрізняється від інших унікальними і складними функціями. Саме ця кишка є зоною з найбільш високою пейсмеркерною активністю, з найбільшим вмістом різних апудоцитів, що організує секреторну, моторну функцію всього травного тракту, і характеризується високою щільністю сітки нервових клітин ентеросимпатичної нервової системи, складністю організації нервового апарату (Маев и др., 2005; Ward et al., 1999; Nara et al., 1986).

Як свідчать результати наших досліджень, порівняно з гусьми середньої породи, у птиці породи легарт діаметр дванадцятипалої кишки є більшим на 1,8 %, товщина стінки – на 3,0 % ($p > 0,05$) (табл. 57). Таким

чином, діаметр і товщина стінки дванадцятипалої кишки не мали достовірних породних відмінностей.

Товщина стінки дванадцятипалої кишки у птиці горьківської породи становила $1275,3 \pm 13,7$ мкм, у породи легарт – $1313,3 \pm 15,6$ мкм, що було більше на 3,0 %.

Площа слизової оболонки тонкої кишки визначає здатність усього кишечнику до абсорбції поживних речовин (Fan et al., 1997; Lewis et al., 1975; Mitjans et al., 1997). У наших дослідженнях встановлено, що у молодняка гусей важкої породи абсолютна товщина слизової оболонки дванадцятипалої кишки була більшою на 10,7 % ($p \leq 0,01$), відносна – на 5,4 %. У гусей важкої породи площа поверхні слизової оболонки цієї кишки становила $14,8 \pm 0,6$ мкм², що було більше на 13,3 % ($p \leq 0,05$). Про більшу площу поверхні слизової оболонки тонкого кишечнику важкої лінії м'ясних курчат порівняно з легкою повідомляють Mitchell et al., 1991, про зменшення площі слизової оболонки курчат за дії теплового стресу (Marchini et al., 2011).

Основною структурно-функціональною одиницею слизової оболонки кишечнику є комплекс крипта-ворсинка (Маев и др., 2005). Згідно наших досліджень, порівняно з показниками птиці горьківської породи (рис. 73), у гусей породи легарт висота ворсинок кишки (рис. 74) була більшою на 12,7 % ($p \leq 0,01$), площа їх поверхні – на 15,6 % ($p \leq 0,05$), їх щільність – на 6,0 %, висота їх епітелію – на 26,3 %, а також більшою на 7,9 % ($p \leq 0,01$) глибина крипт. У той же час, на 26,0 % ($p \leq 0,001$) були меншими значення щільності і на 6,0 % – ширини крипт.

**Морфометричні показники дванадцятипалої кишки гусей горьківської
породи і породи легарт, $M \pm m$, $n=5$**

Показник	Порода		
	горьківська (Г)	легарт (Л)	Л до Г, %
Діаметр кишки, мм	7,1±0,2	7,2±0,2	101,8
Товщина стінки кишки, мкм	1275,3±13,7	1313,3±15,6	103,0
Товщина слизової оболонки, мкм	917,4±15,9	1015,7±13,9**	110,7
Площа слизової оболонки, мкм ²	13,0±0,4	14,77±0,6*	113,3
Висота ворсинки, мкм	588,9±14,2	663,7±16,3**	112,7
Ширина ворсинки, мкм	115,3±5,2	118,3±4,2	102,0
Щільність ворсинок, на 1 мм ²	33,2±1,7	35,2±1,0	106,0
Площа ворсинки, $\times 10^3$, мкм ²	67,9±3,3	78,5±2,2*	115,6
Висота епітелію ворсинки, мкм	20,2±1,9	26,1±2,4	129,3
Глибина крипти, мкм	286,9±3,8	309,6±2,6**	107,9
Щільність крипт, на 1 мм ²	440,2±16,7	325,8±11,1***	74,0
Ширина крипти, мкм	31,2±1,1	29,29±2,9	94,0
Висота ворсинок до глибини крипт	2,1±0,1	2,1±0,1	104,4
Товщина м'язової пластинки, мкм	23,7±1,5	22,7±0,06	95,5
Товщина м'язової оболонки, мкм	349,3±9,8	287,8±16,4*	82,4
у т.ч. внутрішній шар, мкм	279,8±9,8	254,8±16,5	91,1
у т.ч. зовнішній шар, мкм	69,7±1,6	33,0±0,5***	47,4
Кількість вузлів м'язової оболонки	0,67±0,04	1,0±0,07**	144,8
Кількість підслизових гангліїв	0,9±0,1	1,1±0,04*	118,5
Площа вузлів м'язової оболонки	3,0±0,2	6,2±0,4***	204,3
Площа підслизових гангліїв	2,6±0,17	3,29±0,11*	126,1
Кількість аргірофільних клітин	42,0±2,38	56,7±5,7*	134,9
Кількість аргентафінних клітин	18,6±1,2	27,1±2,0**	145,5

*Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – показники породи легарт до горьківської.*

Вважається, що збільшення висоти і ширини ворсинок посилює інтенсивність процесів травлення і всмоктування через більшу площу поверхні ферментативної обробки компонентів хімусу і абсорбції нутрієнтів на мікрворсинках щіткоподібної облямівки ентероцитів (Zhang et al., 2022; Wei et al., 2021; Lu et al., 2021). Збільшення висоти ворсинок є показником активізації функції кишечника (Swatson*, 2002; Franco*, 2006; Jacquier, 2019). Дані показники пов'язані з змінами функції кишечника і можуть бути використані для оцінки його стану (Maneewan et al., 2003; Yamauchi, 2002).

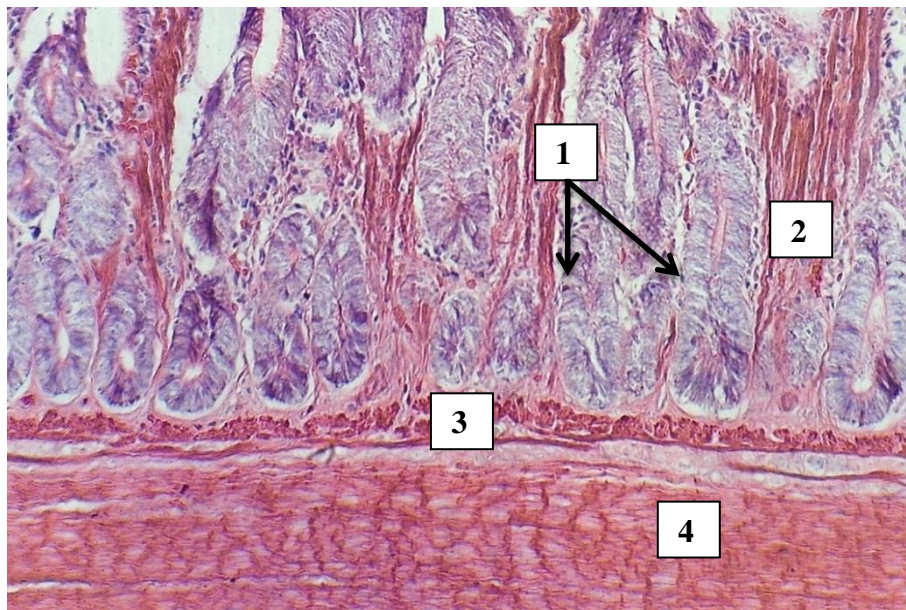


Рис. 73. **Фрагмент стінки дванадцятипалої кишки гуся горьківської породи.** Гістопрепарат (азур II – еозин, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – пучки гладких м'язових клітин; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Про більші показники висоти і площі ворсинок дванадцятипалої кишки ембріонів м'ясних курчат важкої лінії порівняно з легкою повідомляють Schaefer et al., 2006. Про зменшення маси курчат-бройлерів і відповідне зменшення глибини крипт і висоти ворсинок дванадцятипалої кишки за дії теплового стресу повідомляють Marchini et al., 2011, про зменшення висоти ворсинок дванадцятипалої кишки гусей – Liu et al., 2022. Умови утримання, а

са́ме збільшення щільності утримання гусей викликало зменшення висоти ворсинок і збільшення висоти ворсинок до глибини крипт порожньої кишки у гусей (Liu et al., 2021).

Порівняно з птицею горьківської породи, у гусей породи легарт товщина м'язової оболонки кишки була менш. на 17,6 % ($p \leq 0,05$), у т.ч. більш товстого внутрішнього шару на 8,9 % і менш товстого зовнішнього – на 52,7 % ($p \leq 0,001$). Меншою була і відносна товщина м'язової оболонки. Одержані нами дані суперечать інформації (de Verdal et al., 2010; Rougiere et al., 2012), згідно якої у стінці тонкої кишки курчат легкої лінії м'ясних курчат, порівняно з важкою, м'язова оболонка було значно товща.

Провідну роль у нервовій регуляції функцій кишечнику відіграє автономна нервова система, яка представлена сплетенням м'язової оболонки і підслизовим нервовим сплетенням, в складі яких виділяють нервові вузли – вузли і нервові тяжі, що їх сполучають. Серед нейронів вузлів сплетень дванадцятипалої кишки виділяють так звані водії ритму першого порядку, які керують не тільки власної моторикою, але й дистально розташованих відділів тонкої кишки (Маев и др., 2005).

У молодняка птиці породи легарт на одиницю площі м'язової оболонки дванадцятипалої визначено на 44,8 % ($p \leq 0,01$) більше вузлів сплетення м'язової оболонки (*plexus myentericus*) і на 18,5 % ($p \leq 0,05$) – підслизового нервового сплетення (*plexus submucosus*). Відповідно, площа вузлів сплетення м'язової оболонки була більшою, ніж у 2 рази – на 104,3 % ($p \leq 0,001$), а підслизового – на 26,1 % ($p \leq 0,05$).

Дванадцятипала, порівняно з іншими кишками, в епітеліальному шарі слизової оболонки містить значно більшу кількість різних видів ендокринних клітин ГЕП-системи. ГЕП-систему вважають найбільшим і найскладнішим ендокринним органом в тілі тварин, яка поряд з регуляцією травних функцій, бере активну участь у підтриманні гомеостазу всього організму (Sjolund et al., 1983).

Як відомо, активний функціональний стан ендокринного апарату виражається у збільшенні кількості ендокриноцитів, їх дегрануляції, збільшенні кількості малодиференційованих клітин (Костюкевич, 1996).

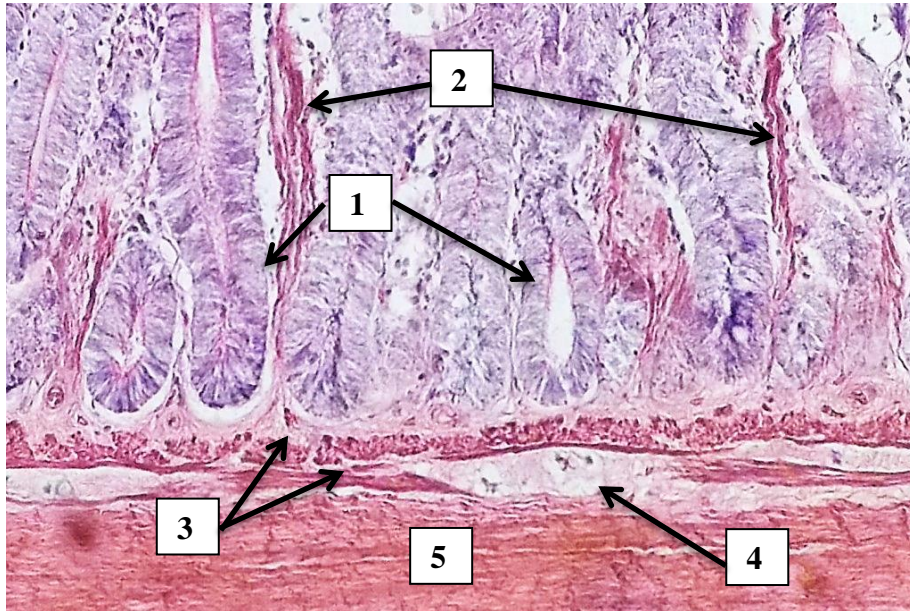


Рис. 74. Фрагмент стінки дванадцятипалої кишки гуся породи легарт. Гістопрепарат (азур II – еозин, $\times 200$). 1 – крипти; 2 – пучки гладких м'язових клітин; 3 – м'язова пластинка; 4 – вузол підслизового нервового сплетення; 5 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Порівняно з показниками гусей горьківської породи (рис. 75) у птиці породи легарт (рис. 76) кількість аргірофільних і аргентафінних клітин у дванадцятипалій кишці була більшою на 34,9 ($p \leq 0,05$) і 45,5 % ($p \leq 0,01$) і становила відповідно $42,0 \pm 2,4$ і $56,7 \pm 5,7$ кл./мм² та $18,6 \pm 1,2$ і $27,1 \pm 2,0$ кл./мм².

Відповідно відносний вміст аргентафінних клітин у кишечнику гусей важкої породи був більшим і становив $47,8 \pm 2,4$ проти $44,3 \pm 2,1$ %.

Отже більші показники маси тіла гусей важкої породи корелюють з більш високими мікроскопічними показниками дванадцятипалої кишки. У кишечнику гусей породи легарт були більшими були такі його показники: абсолютна і відносна маса, загальна довжина і, в т.ч. довжина його тонкого і товстого відділів.

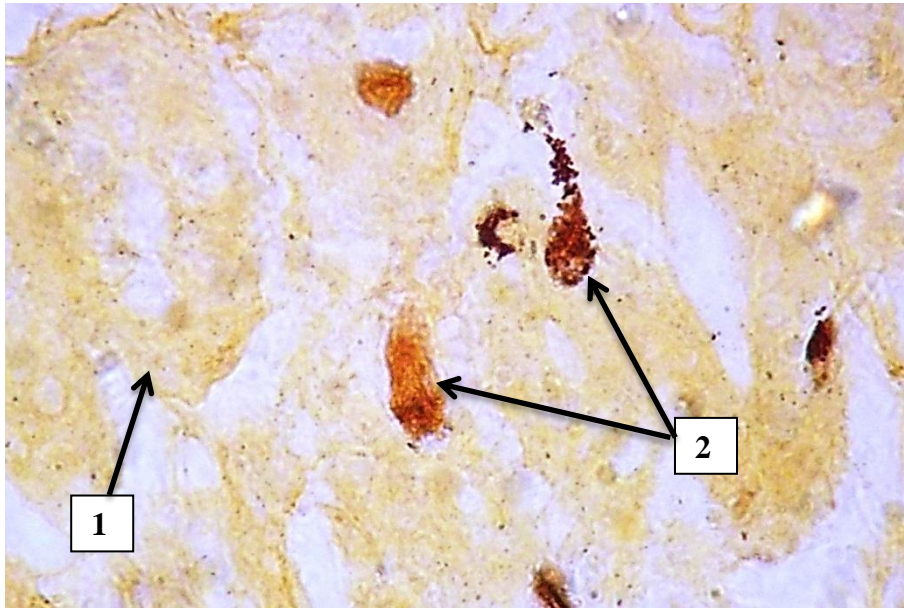


Рис. 75. Аргірофільні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся горьківської породи. Гістопрепарат (зabarвлення за Грімеліусом, $\times 1000$). 1 – клітини крипти; 2 – аргірофільні ендокриноцити.

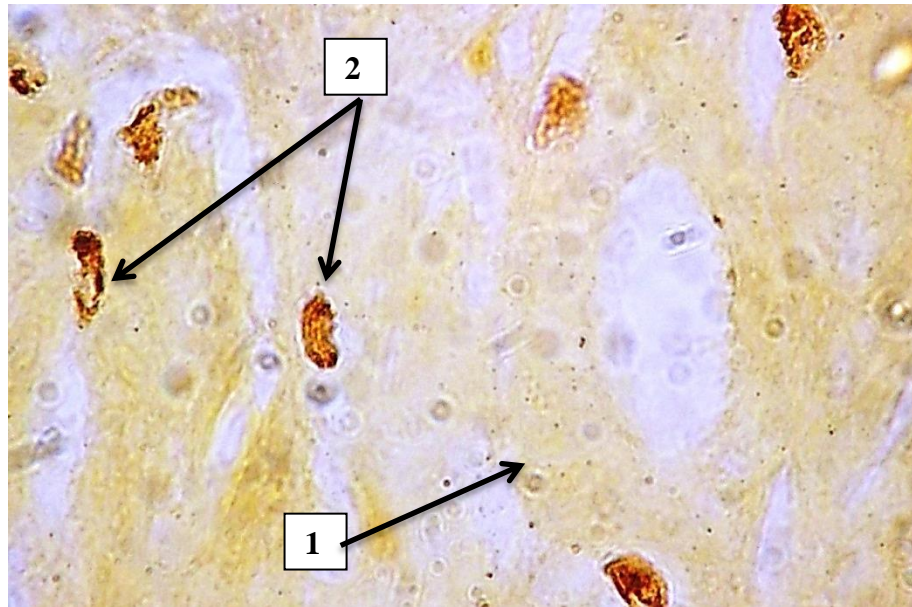


Рис. 3.76. Аргірофільні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся породи легарт. Гістопрепарат (зabarвлення за Грімеліусом, $\times 1000$). 1 – клітини крипти; 2 – аргірофільні ендокриноцити.

У дванадцятипалій кишці гусей породи легарт встановлено більші значення таких морфометричних показників: висота і площа поверхні

ворсинок, глибина крипт, площа поверхні слизової оболонки, кількість і площа вузлів підслизового і мієнтерального нервових сплетень, а також кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів, що свідчить про більш високу функціональну здатність їх кишечника.

13. БУДОВА КИШЕЧНИКУ І ДВАНАДЦЯТИПАЛОЇ КИШКИ ГУСЕЙ ЗА ВПЛИВУ КОРМОВОЇ ДОБАВКИ ГУМІЛІД

Будь-який компонент раціону, який може покращити стан неспецифічного імунітету і апарату травлення птиці, є надзвичайно цінним (328). У птахівничій галузі в останні кілька десятиліть з метою профілактики інфекційних захворювань і одержання більшої кількості м'яса і яєць широко використовують антибіотики. Проте, з неминучим поширенням бактеріальної і перехресної резистентності їх застосування є небезпечним (Adil et al., 2010; Incharoen et al., 2009;). Широкого обговорення отримала можливість використання їх альтернативи: пробіотиків, пребіотиків, рослинних сполук і органічних кислот (Solis et al., 2005; Xing et al., 2015; Parsaie et al., 2007; Navidshad et al., 2010). Більшість з цих речовин здійснюють свою дію шляхом впливу на шлунково-кишкову мікрофлору і процеси травлення. Такою альтернативою можуть бути речовини гумінової природи, які мають позитивний вплив на ріст молодняку тварин, зменшують споживання корму (Степченко, 2005; Yorguk et al., 2004). Похідні гумінових кислот визначають як клас сполук, які утворилися в результаті розкладання органічних речовин рослинної природи і є природними складовими питної води, ґрунту і вугілля. Установлено, що речовини гумінової природи пригнічують бактеріальний і грибовий ріст, зменшуючи, таким чином, вміст мікотоксинів у кормах (Riede et al., 1991). Описано їх позитивний вплив за стресу, на стан імунної системи (Hooge, 2004). Гумінові кислоти володіють протизапальною активністю, противірусними властивостями (Huck et al., 1991). За результатами експериментального дослідження встановлено, що

використання гумінової кислоти викликає значне зменшення вмісту гліфосфату – найбільш поширеного у світі гербіциду у внутрішніх органах курчат-бройлерів, що може захистити споживача від його залишків у м'ясі (Wang et al., 2016).

До механізмів дії гумінових речовин в травному каналі тварин відносять: 1) можливість утворення надепітеліального захисного шару, що перешкоджає всмоктуванню токсичних і бактеріальних речовин; 2) можливість посилення метаболізму мікробних білків і вуглеводів завдяки зниженню рН, оптимізації травних екосистем кишечника; 3) детоксикаційну дію за рахунок зменшення поглинання нітратів, флюориту і важких металів; 4) активізацію імунних рецепторів завдяки збереженню корисних мікроорганізмів (Rath et al., 2006). Завдяки унікальному хімічному складу, в т.ч. антибактеріальним речовинам гумінові кислоти активізують травні ферменти, імунну систему, здатні змінювати мікрофлору кишечника за рахунок збільшення концентрації корисних бактерій (Shermer et al., 1998).

Про ріст стимулюючий ефект речовин гумінової природи (гумат натрію (гумінат), гідрогумат, оксигумат) на організм сільськогосподарської птиці вказує низка дослідників (Демина и др., 1977; Жорина, 1990; Степченко и др., 2011, 2013, 2014).

Одним з нових препаратів гумінової природи є гумілід, що отримують шляхом двоступеневого кислотного-лужного гідролізу торфу. Цей препарат запропонований співробітниками Проблемної лабораторії вивчення гумінових речовин імені професора Л.А. Христевої Дніпропетровського ДАЕУ.

Як встановлено у низці робіт, в органах травлення птиці за дії гуміліду збільшується протео-, аміло-, целюлозо- і ліполітична активність травних ферментів (Коляда и др., 2014, 2015), підвищується фізіологічна регенерація дванадцятипалої і інших кишок, а також підшлункової залози і печінки (Степченко, 2014). Встановлено позитивний вплив гуміліду на стан мікробіоценозу сліпих кишок молодняку курей і страусів, що проявляється

збільшенням кількості представників облигатної мікрофлори, а саме — біфідо- і лактобактерій (Коляда и др., 2015).

Згідно результатів наших досліджень, на початку досліду середня маса тіла гусей італійської білої породи 1-добового віку дорівнювала $112,9 \pm 1,2$ г. Згодовування гуміліду з 5 по 40 добу вирощування позитивно вплинуло на продуктивні показники птиці. У 60-добовому віці маса тіла гусей контрольної групи становила $3044,0 \pm 105,7$ г, дослідної – $3329,0 \pm 58,7$ г, що було більше на 9,4 % ($p \leq 0,01$).

Як свідчать дані табл. 58, у гусей контрольної групи абсолютна маса кишечника становила $121,9 \pm 4,7$ г, дослідної – $149,0 \pm 7,1$ г, його довжина – $273,6 \pm 6,3$ і $293,0 \pm 5,1$ см відповідно.

Таблиця 58

**Макроскопічні показники кишечника гусей італійської породи
контрольної і дослідної груп, $M \pm m$, $n=5$**

Показники	Група		Дослід до контролю, %
	контрольна	дослідна	
Довжина			
Дванадцятипала кишка, см	$35,3 \pm 1,0$	$38,0 \pm 0,6^*$	107,6
Порожня кишка, см	$156,2 \pm 6,7$	$165,2 \pm 2,9$	105,8
Клубова кишка, см	$24,5 \pm 0,5$	$26,8 \pm 0,4^{**}$	109,5
Сліпі кишки, см	$46,3 \pm 0,7$	$51,7 \pm 0,8^{**}$	111,7
Пряма кишка, см	$11,3 \pm 0,4$	$11,3 \pm 0,2$	100,5
Кишечник, см	$273,6 \pm 6,3$	$293,0 \pm 5,1^*$	107,1
Маса			
Кишечник, абсолютна, г	$121,9 \pm 4,7$	$149,0 \pm 7,1^*$	122,3
Кишечник, відносна, %	$4,0 \pm 0,2$	$4,5 \pm 0,1$	

*Примітка: * - $p \leq 0,05$; ** - $p \leq 0,001$.*

Таким чином, у гусей, яким згодовували кормову добавку, спостерігали збільшення абсолютної маси і довжини кишечника, відповідно на 22,3 $p \leq 0,05$) і 7,1 % ($p \leq 0,05$).

При цьому, ріст довжини кишечника відбувся внаслідок збільшення довжини дванадцятипалої кишки на 7,6 % ($p \leq 0,05$), порожньої – на 5,8, клубової – на 9,5 ($p \leq 0,01$) і сліпих кишок – на 11,7 % ($p \leq 0,01$). Довжина прямої кишки залишилась незмінною і становила $11,3 \pm 0,4$ см у гусей контрольної групи і $11,3 \pm 0,2$ см – дослідної.

Відносна маса кишечника гусей контрольної групи становила $4,0 \pm 0,2$ %, дослідної – $4,5 \pm 0,1$ %, що було більше на 0,5 %.

Отже, згодовування гуміліду з 6 до 40 доби життя сприяло збільшенню маси тіла гусей білої італійської породи 60-добового віку на 9,4 % ($p \leq 0,01$). Одержані дані узгоджуються з відомим рістстимулюючим ефектом даного препарату на організм сільськогосподарських тварин (Коляда и др., 2015).

За результатами дослідження впливу гуміліду на стан органів травлення було встановлено, що в гусей, яким згодовували кормову добавку, абсолютна маса і довжина кишечника були більшими, відповідно на 22,3 % ($p \leq 0,05$) і 7,1 % ($p \leq 0,05$). Таким чином, порівняно з збільшенням кишечника у довжину, збільшення його маси було більш значним.

При цьому, ріст довжини кишечника відбувся внаслідок збільшення довжини всіх кишок, за винятком прямої: дванадцятипалої кишки на 7,6 % ($p \leq 0,05$), порожньої – на 5,8 %, клубової – на 9,5 % ($p \leq 0,01$) і сліпих кишок – на 11,7 % ($p \leq 0,01$). Подовження у найбільшому ступені сліпих кишок гусей, де як відомо, відбувається перетравлення клітковини рослинного корму (Redig, 1989), узгоджується з даними (Коляда и др., 2015) про позитивний вплив гуміліду на стан мікробоценозу сліпих кишок молодняку курей і страусів.

Слід відмітити, що збільшення абсолютної маси кишечника за дії гуміліду відбулося у більшій мірі, ніж маси тіла гусей, про що свідчить

більша відносна маса досліджуваного органа: $4,5 \pm 0,1$ % у птиці дослідної групи і $4,0 \pm 0,2$ % – у контрольної.

Порівняно з контролем, діаметр і товщина стінки дванадцятипалої кишки гусей дослідної групи були більшими відповідно на 6,9 % і 10,1 % ($p > 0,05$) і становили $7,6 \pm 0,2$ та $7,1 \pm 0,1$ мм і $1323,0 \pm 102,0$ та $1201,6 \pm 85,1$ мкм (табл. 59).

Товщина слизової оболонки кишки птиці контрольної групи (рис. 77) дорівнювала $919,0 \pm 25,1$ мкм, дослідної – $1017,2 \pm 32,8$ мкм, що було більшим на 10,7 % ($p \leq 0,05$).

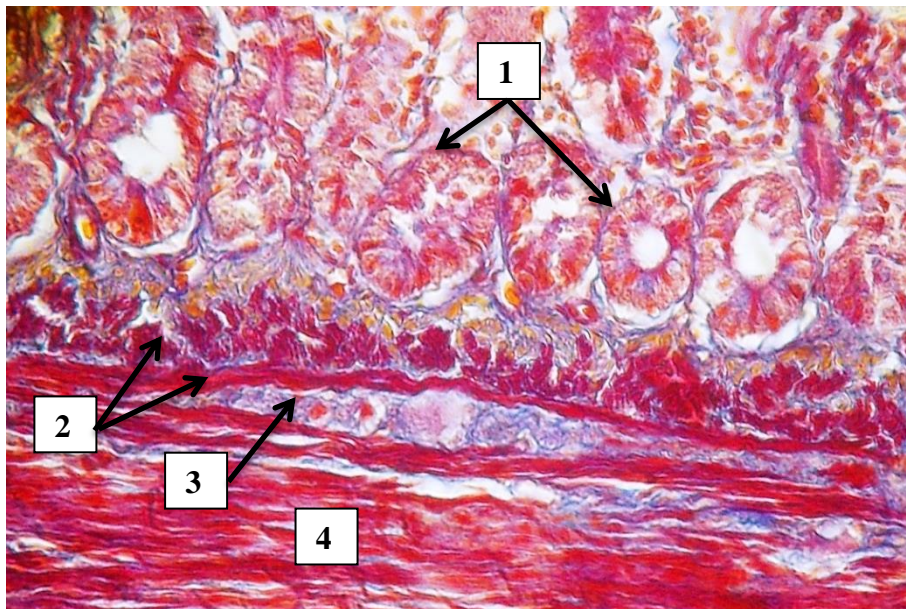


Рис. 77. Крипти дванадцятипалої кишки гуся контрольної групи. Гістопрепарат (зabarвлення за Малорі, $\times 400$). 1 – крипти; 2 – м'язова пластинка; 3 – вузол підслизового нервового сплетення; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

Причому її збільшення відбулося саме за рахунок висоти ворсинок, яка дорівнювала у гусей контрольної групи $629,3 \pm 13,5$ мкм, а за дії гуміліду – $728,0 \pm 28,8$ мкм, що було більшим на 15,7 % ($p \leq 0,05$).

Більшою (на 19,6 %) була і ширина ворсинок. Відповідно площа поверхні ворсинок дванадцятипалої кишки птиці дослідної групи була

більшою на 38,4 % ($p \leq 0,001$) і становила $103,4 \pm 4,49 \times 10^3$ проти $74,7 \pm 3,4 \times 10^3$ мкм² у контролі.

Таблиця 59

Морфометричні показники дванадцятипалої кишки гусей італійської породи 60-добового віку контрольної і дослідної груп, $M \pm m$, $n=5$

Показник	Група		
	контрольна (К)	дослідна (Д)	Д до К,%
Діаметр кишки, мм	7,1±0,1	7,6±0,2	106,9
Товщина стінки кишки	1201,6±85,1	1323,0±102,0	110,1
Товщина слизової оболонки, мкм	919,0±25,1	1017,2±32,8*	110,7
Площа слизової оболонки, мкм ²	12,3±0,6	12,1±0,7	98,2
Висота ворсинок, мкм	629,3±13,5	728,0±28,8*	115,7
Щільність ворсинок, на 1 мм	6,8±0,1	6,6±0,3	97,8
Ширина ворсинок, мкм	118,8±11,8	142,0±18,3	119,6
Площа поверхні ворсинок, $\times 10^3$, мкм ²	74,7±3,4	103,4±4,5***	138,4
Висота епітелію ворсинок, мкм	20,3±1,1	23,1±1,0	114,1
Глибина крипт, мкм	280,5±2,8	266,8±5,0*	95,1
Щільність крипт, на 1 мм	19,1±1,8	18,0±0,68	94,0
Ширина крипт, мкм	40,2±3,7	46,7±3,3	116,0
Висота епітелію крипт, мкм	18,9±1,6	22,2±1,3	117,2
Висота ворсинок до глибини крипт	2,2±0,19	2,7±0,28	121,9
Товщина м'язової пластинки, мкм	17,5±0,7	17,3±0,7	98,6
Товщина м'язової оболонки, мкм	273,3±10,3	295,6±14,9	108,2
у т.ч. внутрішній шар, мкм	250,8±17,5	259,5±9,0	103,5
у т.ч. зовнішній шар, мкм	22,5±2,05	36,1±2,3**	160,4
Товщина серозної оболонки, мкм	9,3±0,2	10,2±0,3	117,0
Кількість аргірофільних клітин	29,8±0,5	28,0±0,6	94,1
Кількість аргентафінних клітин	17,9±0,6	12,4±0,7***	69,3

Примітка: * - $p \leq 0,05$, ** - $p \leq 0,01$, *** - $p \leq 0,001$ – показники гусей дослідної групи до контролю.

Поряд із збільшенням висоти ворсинок дванадцятипалої кишки, у гусей дослідної групи глибина крипт (рис. 78) на 4,9 % ($p \leq 0,05$) була меншою, і становила $280,5 \pm 2,8$ проти $266,8 \pm 5,0$ мкм.

На тлі достовірного збільшення висоти ворсинок і незначного зменшення їх ширини площа всмоктувальної поверхні слизової оболонки у птиці дослідної групи була на 1,8 % ($p > 0,05$) меншою, ніж у контролі і становила $12,1 \pm 0,7$ проти $12,3 \pm 0,6$ мкм².

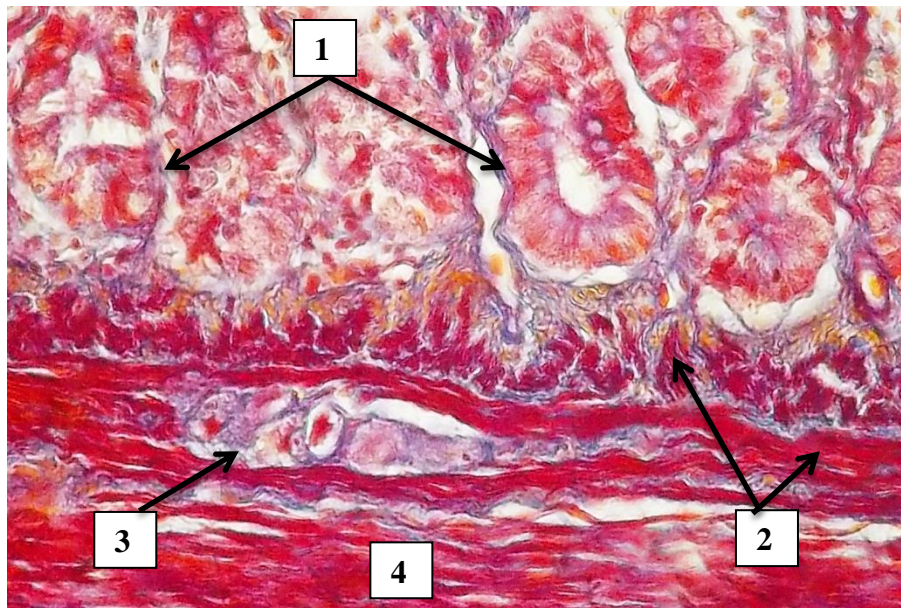


Рис. 78. Крипти дванадцятипалої кишки гуся дослідної групи. Гістопрепарат (забарвлення за Малорі, $\times 400$). 1 – крипти; 2 – м'язова пластинка; 3 – вузол підслизового нервового сплетення; 4 – внутрішній шар м'язової оболонки.

У гусей дослідної групи із збільшенням ширини крипт на 16,0 % ($p > 0,05$) їх щільність зменшилася на 6,0 % ($p > 0,05$) і становила $18,0 \pm 0,7$ проти $19,1 \pm 1,8$ на 1 мм слизової оболонки у контролі.

За використання гуміліду спостерігали тенденцію до збільшення висоти епітеліального шару як ворсинок, так і крипт, відповідно на 14,1 і 17,2 % ($p > 0,05$).

У птиці дослідної групи привертає до себе увагу значне – на 60,4 % ($p \leq 0,01$) збільшення товщини зовнішнього шару м'язової оболонки дванадцятипалої кишки у птиці дослідної групи, що призвело до збільшення товщини всієї оболонки на 8,2 % ($p > 0,05$), яка становила $295,6 \pm 14,9$ мкм проти $250,8 \pm 17,5$ мкм.

За дії гуміліду у дванадцятипалій кишці відбулося зменшення на 5,9 % ($p > 0,05$) кількості аргірофільних ендокриноцитів. Значно – на 30,7 % ($p \leq 0,001$) зменшилась кількість Ес-клітин, яка становила відповідно $12,4 \pm 0,7$ проти $17,9 \pm 0,6$ у контролі (рис. 79 і 80).

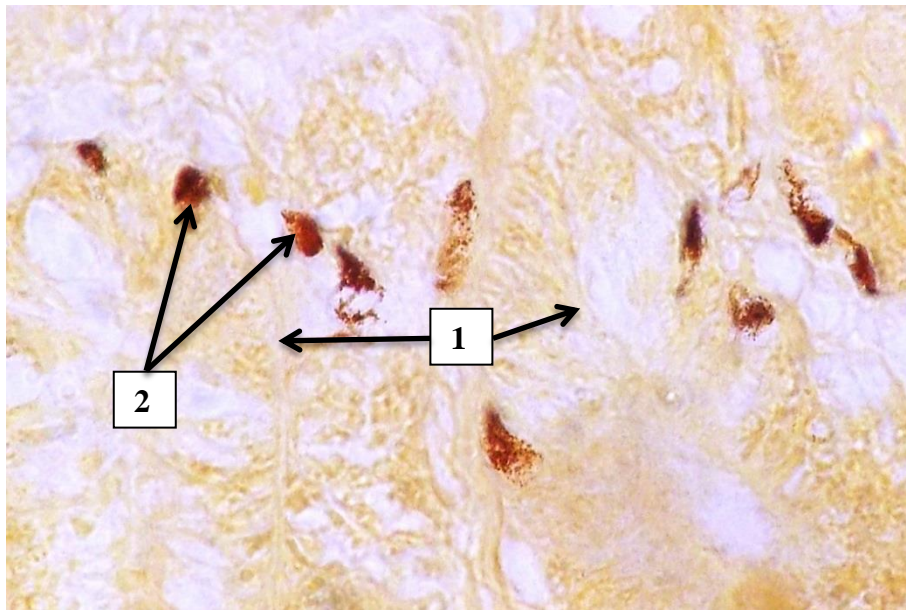


Рис. 79. Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гуся контрольної групи. Гістопрепарат (забарвлення за Масоном, $\times 1000$). 1 – крипти; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

Відносна кількість останніх у дванадцятипалій кишці птиці контрольної групи дорівнювала $60,2 \pm 2,9$ %, дослідної – $44,4 \pm 2,6$ %.

Таким чином, як свідчать результати наших досліджень, порівняно з контролем, діаметр і товщина стінки дванадцятипалої кишки гусей дослідної групи були більшими на 6,9 і 10,1 % ($p > 0,05$). Однак, достовірно більшою – на 10,7 % була товщина слизової оболонки ($p \leq 0,05$). Причому її потовщення відбулось за рахунок перш за все більшої на 15,7 % висоти ворсинок ($p \leq 0,05$).

Більшою на 19,6 % була і їх ширина. Відповідно площа поверхні ворсинок дванадцятипалої кишки гусей дослідної групи була більшою на 38,4 % ($p \leq 0,001$). Поряд з збільшенням висоти ворсинок, меншими були глибина крипт – на 4,9 % ($p \leq 0,05$), а також товщина м'язової пластинки – на 1,4 % ($p > 0,05$). Відповідно до змін висоти ворсинок і глибини крипт показник їх відношення збільшився на 21,9 % – з $2,2 \pm 0,2$ до $2,7 \pm 0,3$.

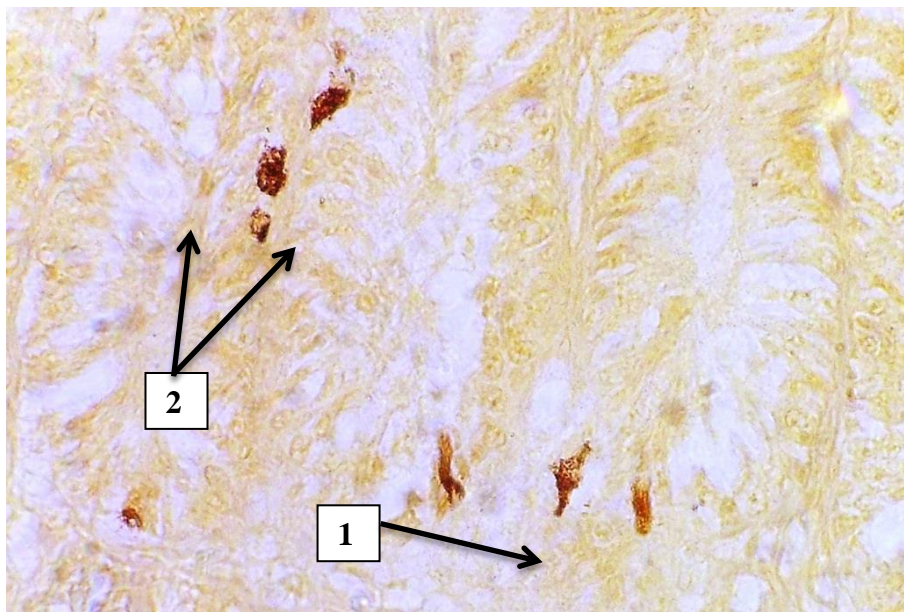


Рис. 80. Аргентафінні ендокриноцити дванадцятипалої кишки гусей дослідної групи. Гістопрепарат (зabarвлення за Грімеліусом, $\times 1000$). 1 – клітини крипт; 2 – аргентафінні ендокриноцити.

Як відомо, площа слизової оболонки тонкої кишки визначає здатність усього кишечника до абсорбції поживних речовин (Rougiere et al., 2010). Збільшення висоти і ширини ворсинок збільшує площу поверхні поглинання поживних речовин, збільшує інтенсивність росту і продуктивність птиці (Wali et al., 2014).

Про більш високі значення мікроскопічних показників дванадцятипалої кишки: площі слизової оболонки, висоти ворсинок, глибини крипт у птахів з більшою масою тіла за дії породного або якогось іншого чинника повідомляє

низка дослідників (Marchini et al., 2011; Incharoen et al., 2010; Wali et al., 2014; Xiang et al., 2019).

Крипти розглядаються як «фабрики» ворсинок, є місцем утворення їх епітелію (Franco et al., 2006). Глибина крипт корелює з швидкістю оновлення клітин епітелію кишечника і їх збільшення є індикатором потреби у заміні ентероцитів і інтенсивного тканинного обміну (Oliveira et al., 2008).

Як вказують Uni et al., 1998, стан будови кишечника віддзеркалює стан здоров'я апарату травлення тварин. У більшості публікацій менша глибина крипт тонкого відділу кишечника асоціюється з найбільш сприятливими умовами його функціонування. Так, на тлі більшої маси тіла менш глибокі крипти у птиці спостерігали за використання у раціоні маннанолігосахаридів, симбіотиків, пробіотиків і пробіотиків (Awad et al., 2008; Chichlowski et al., 2007; Abdel-Raheem et al., 2012; Yang*, 2009). У той же час, збільшення глибини крипт кишечника спостерігали за дії антибіотиків (Sayrafi et al., 2011), теплового стресу (Marchini et al., 2011).

Така потреба в оновленні клітин виникає через збільшення розмірів ворсинок або підтримання кількості ентероцитів через зменшення їх кількості. Так, збільшення глибини дуоденальних крипт за дії антибіотика дослідники пояснюють зменшенням кількості корисної кишкової мікрофлори, збільшенням висоти ворсинок, і, відповідно, посиленням утворенням нових клітин. З іншого боку, збільшення популяції корисної кишкової мікрофлори забезпечує кращі умови для тривалого функціонування ентероцитів і зменшує потребу в нових клітинах. Проліферація ентероцитів вимагає велику кількість енергії і білка, що обмежує ріст і розвиток інших тканин. Таким чином, зменшення глибини крипт є свідченням меншої потреби в заміні ентероцитів, що згодом збільшує швидкість росту тварин (Markovicva et al., 2009).

У нашому дослідженні збільшення висоти і ширини ворсинок, площі їх поверхні, зменшення глибини крипт дванадцятипалої кишки гусей за дії гуміліду узгоджується з даними (Yoruk et al., 2004), згідно яким за введення

до раціону курчат-бройлерів гумінової кислоти відбуваються дозозалежні зміни лінійних параметрів мікроструктур порожньої кишки: подовження висоти ворсинки і зменшення глибини крипт. Як вказують автори дослідження, висота ворсинок залежить від рН, складу мікрофлори і вмісту токсичних речовин у кишечнику. Це цілком узгоджується з інформацією щодо зменшення величини рН и концентрації шкідливих бактерій у кишечнику за дії гумінових кислот. Більші за розміром ворсинки забезпечують посилення процесів перетравлення і поглинання поживних речовин корму. Як вказують (Marchini et al., 2011; Maneewan et al., 2003), більш товста слизова оболонка, більш високі ворсинки, більша площа їх поверхні мають пряму кореляцію з функціональною активністю кишечнику і відповідно більш високою продуктивністю тварин.

Крипти представляють собою трубкоподібні занурення епітелію у власну пластинку слизової оболонки, де у відносно захищених умовах є місцем утворення всіх видів нових клітин епітелію ворсинок (Трифонов и др., 2010; Geura et al., 2001). Ймовірно, зменшення їх глибини за дії речовин гумінової природи свідчить про меншу небезпечність кишкового вмісту для клітин епітелію кишечнику і меншу потребу в його оновленні.

Підтвердженням цього припущення може бути тенденція до збільшення висоти епітеліального шару як ворсинок, так і крипт кишечнику гусей, відповідно на 14,1 і 17,2 % ($p > 0,05$), що також свідчить про підвищення його функціонально стану.

У складі епітеліального шару дванадцятипалої кишки гусей дослідної групи відбулося зменшення на 5,9 % кількості аргірофільних ендокриноцитів, що відповідають загальній популяції всіх клітин APUD-системи. У той же час, у більшій мірі – на 30,7 % ($p \leq 0,001$) зменшилася кількість ендокриноцитів, що виявлялися в аргентафінній реакції. Як відомо, аргентафінні клітини є найбільш чисельною групою клітин ендокринного апарату кишечнику і являються основними продуцентами ендогенного серотоніну в організмі.

Звертає на себе увагу значне – на 60,4 % ($p \leq 0,01$) збільшення товщини зовнішнього (поздовжнього) шару м'язової оболонки, що призвело до збільшення товщини всієї м'язової оболонки на 8,2 % ($p > 0,05$).

Таким чином, гумілід виявив високу ефективність в якості стимулятора росту гусей і може бути використаний як альтернатива кормовим антибіотикам. Більші значення товщини слизової оболонки, висоти і площі поверхні ворсинок свідчать про підвищення функціональної активності дванадцятипалої кишки за дії біологічно активних речовин гумінової природи.

ВИСНОВКИ

У монографії представлено отримані нові теоретично та експериментально обґрунтовані результати комплексних морфологічних досліджень стосовно особливостей морфогенезу, структурно-функціональної організації кишечника свійських гусей різних порід у постнатальному періоді онтогенезу, а також за дії кормової депривації, геліогеомагнітних факторів і кормової добавки гумілід.

1. Абсолютна маса тіла гусей великої сірої породи у постнатальному періоді онтогенезу збільшується до 2-річного віку, сягаючи $5500,0 \pm 251,7$ г. У старшої птиці вона дещо зменшується і в 5-річному віці становить $4966,7 \pm 101,4$ г. Найбільш інтенсивно збільшення цього показника відбувається впродовж першого місяця (у 26,4 рази): за перший тиждень вона збільшується у 3,8 рази, за другий – у 2,4, за третій – у 2,0 і за четвертий – у 1,5 рази (усі показники $p \leq 0,001$).

2. Макроскопічні морфометричні показники кишечника гусей великої сірої породи за перші 5 років життя змінюються асинхронно. Максимальної абсолютної маси ($176,0 \pm 17,2$ г) кишечник набуває у 2-місячному віці, а довжини ($308,6 \pm 5,7$ см) – у 6-місячному. У гусей старшого віку ці показники зменшуються і в 5-річних становлять відповідно $121,1 \pm 4,3$ г і $273,6 \pm 9,4$ см. Найбільш інтенсивно абсолютна маса (у 5,7 рази, $p \leq 0,001$) і довжина (у 2,3 рази, $p \leq 0,001$) кишечника збільшуються у перший тиждень життя цієї птиці. Максимальна відносна маса (9,8 %) кишечника властива 3-добовій птиці. У старшої птиці вона нерівномірно зменшується і в 5-річній птиці становить $2,4 \pm 0,3$ %.

3. Довжина тонкого і товстого відділів кишечника гусей неоднакова. Вона, як і довжина їх відділів асинхронно змінюється із збільшенням віку птиці. При цьому довжина тонкого відділу за 5 років життя

гусей збільшується в 3,6 рази (у добових – $58,1 \pm 4,2$ см і 5-річних – $209,3 \pm 3,5$ см), а товстого – у 4,6 рази (у добових – $13,9 \pm 0,3$ см і 5-річних – $64,2 \pm 3,8$ см). За цей період життя найбільше зростає довжина клубової (у 5,2 раза) і сліпих кишок (у 5,3 раза) та значно менше дванадцятипалої (у 3,3 раза), порожньої (у 3,6 раза) і прямої (у 3,1 раза) кишок.

4. Морфогенез кишечнику гусей найбільш інтенсивно відбувається на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу (до 2-місячного віку). Він характеризується перебудовою і збільшенням параметрів його макро- і мікроструктур. До останніх, які були досліджені, належать товщина стінки, абсолютна товщина її слизової оболонки, висота, ширина, площа поверхні й щільність ворсинок, висота їх епітелію і глибина крипт. Морфометричними показниками мікроструктур кишечнику, які з віком найменш змінюються, є відносна товщина його оболонок та їх шарів, на які більш суттєвий вплив справляє чинник кишки.

5. Для порівняльної оцінки розвитку макро- і мікроструктур кишечнику в онтогенезі доцільно застосовувати дисперсійний аналіз, використовуючи середній віковий показник (середнє арифметичне) з величин показників вікових груп певної структури кожної кишки і середній віковий показник усього кишечнику (середнє арифметичне певної структури усіх кишок з величин вікових груп) із використанням критеріїв Фішера і Пірсона.

6. Мікроструктура кишечнику гусей до 5-річного віку має такі характеристики:

- дванадцятипала кишка має найбільші показники щільності розташування ворсинок і крипт та глибини останніх, найменші показники ширини і площі поверхні ворсинок, відношення висоти ворсинок до глибини крипт, висоти епітелію крипт;
- для порожньої кишки характерні максимальні показники товщини слизової оболонки, висоти ворсинок, щільності крипт (разом з дванадцятипалою кишкою), відношення висоти ворсинок до глибини крипт,

найменші показники товщини м'язової оболонки, висоти епітелію крипт (разом з дванадцятипалою кишкою), висоти епітелію ворсинок;

- у клубовій кишці встановлені найбільші показники відносної товщини м'язової пластинки слизової оболонки;

- для сліпих кишок властиві найбільші показники відносної товщини внутрішнього шару м'язової оболонки, найменші показники діаметра, товщини стінки, товщини слизової оболонки, висоти ворсинок, щільності і глибини крипт, ширини крипт, абсолютної і відносної товщини м'язової пластинки слизової оболонки;

- пряма кишка має найбільші показники діаметра, товщини всієї стінки і м'язової оболонки, абсолютної та відносної товщини м'язової пластинки слизової оболонки, ширини і площі поверхні ворсинок, ширини крипт, висоти епітелію ворсинок та крипт, найменші – щільності ворсинок.

7. У слизовій оболонці кишечника гусей постійно виявляється м'язова пластинка. У тонкому відділі вона утворена двома шарами гладкої м'язової тканини: внутрішнім поздовжнім і зовнішнім коловим, а в товстому – одним поздовжнім шаром. Підслизова основа слизової оболонки кишечника гусей виражена тільки у ділянках розташування підслизового нервового сплетення.

8. Ентеросимпатична нервова система гусей представлена двома сплетеннями – м'язової оболонки і підслизовим. Сплетення м'язової оболонки розташоване тільки у зовнішньому шарі м'язової оболонки. Підслизове сплетення в тонкому відділі кишечника знаходиться між шарами м'язової пластинки слизової оболонки, у товстому відділі – під нею. Кількість нервових вузлів у сплетеннях не змінюється з збільшенням віку гусей.

9. Найбільша кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів у кишечника властива гусям 1-3-добового віку. До 6-місячного віку вона поступово зменшується, потім до 3-річного віку збільшується, а в старшій птиці знову зменшується. Загальною закономірністю розташування

ендокриноцитів є збільшення їх кількості в напрямку від дванадцятипалої кишки до прямої. Кількість апудоцитів у проксимальному, середньому і дистальному відділах окремих кишок гусей неоднакова. Від дванадцятипалої до прямої кишки кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів хвилеподібно змінюється, виявляючи дві вершини з максимальними значеннями в середньому відділі клубової і проксимальному відділі прямої кишки.

10. За кормової депривації гусей тривалістю 8 год. у слизовій оболонці кишечника загальна кількість ендокринних клітин зменшується: у дванадцятипалій кишці на 84,5 %, у порожній – на 85,5 %, у клубовій – на 79,0 %, у сліпих – на 83,7 % і у прямій – на 90,0 % (усі показники $p \leq 0,001$). На тлі зменшення загальної кількості ендокриноцитів кишечника, найбільше зменшується популяція Ес-клітин: у дванадцятипалій кишці на 93,1 %, у порожній – на 95,6 %, у клубовій – на 93,7 %, у сліпих – на 94,3 % і у прямій – 95,5 % (усі показники $p \leq 0,001$), що свідчить про їх активну участь у компенсаторно-приспосувальних реакціях, які розвиваються за голодування.

11. Добова активність аргентафінних клітин кишечника гусей 35-51-добового віку має ритмічний і синхронний характер як в межах вікової групи, так і між різними кишками. Між періодичними компонентами часових рядів добових показників кількості аргентафінних клітин кишечника гусей і геліогеомагнітними факторами існує тісна кореляція, що свідчить про їх суттєвий вплив на функціональний стан ендокриноцитів.

12. Довжина і діаметр дивертикулу Меккеля гусей мають пряму тісну кореляцію з площею його слизової і м'язової оболонок, висотою складок, площею крипт, площею лімфоїдної тканини і кількістю лімфоїдних вузликів. Кількість лімфоцитів популяцій CD4+, CD8+ і CD45RA+ ДМ має пряму кореляцію з масою тіла, площею слизової і м'язової оболонок, крипт, дифузної лімфоїдної тканини, висотою складок. Кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів слизової оболонки ДМ має високий зворотній

корелятивний зв'язок із загальною площею лімфоїдних вузликів, аргентафінних – з площею крипт, висотою і шириною складок.

13. Порівняно з гусьми горьківської породи, гуси породи легарт у 6-місячному віці досягають більшої на 13,7 % ($p \leq 0,01$) маси тіла. Кишечник гусей породи легарт має більші показники: абсолютна маса – на 24,5 % ($p \leq 0,05$), відносна маса – на 0,3 %, загальна довжина – на 7,1 % ($p \leq 0,05$), у тому числі довжина його тонкого і товстого відділів – на 6,5 і 7,8 % ($p > 0,05$).

14. Для дванадцятипалої кишки гусей породи легарт характерні більші морфометричні показники, такі як: висота і площа поверхні ворсинок – на 12,7 ($p \leq 0,01$) і 15,6 % ($p \leq 0,05$), глибина крипт – на 7,9 % ($p \leq 0,01$), площа поверхні слизової оболонки – на 13,3 % ($p \leq 0,01$), кількість і площа підслизових нервових вузлів – на 18,5 ($p \leq 0,05$) і 26,1 % ($p \leq 0,05$), кількість і площа вузлів сплетення м'язової оболонки – на 44,8 ($p \leq 0,01$) і 104,3 % ($p \leq 0,001$), а також кількість аргірофільних і аргентафінних ендокриноцитів – на 34,9 ($p \leq 0,05$) і 45,5 % ($p \leq 0,01$) відповідно, що свідчить про більш високу функціональну здатність кишечника.

15. Згодовування гусям гуміліду з 5 до 40 доби вирощування сприяло збільшенню маси їх тіла у 60-добовому віці на 9,4 % ($p \leq 0,01$), а також довжини і абсолютної маси кишечника, відповідно на 7,1 ($p \leq 0,05$) і 22,3 % ($p \leq 0,05$). При цьому у дванадцятипалій кишці збільшуються висота і площа поверхні ворсинок на 15,7 ($p \leq 0,05$) і 38,4 % ($p \leq 0,001$) відповідно, товщина зовнішнього шару м'язової оболонки – на 60,4 % ($p \leq 0,01$), та зменшується на 4,9 % ($p \leq 0,05$) глибина крипт.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Авзалов Р. Х. Связь суточных ритмов желчеотделения с колебаниями гелиогеомагнитной активности. *Тезисы докладов 102-й научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов*. Уфа, 1993. С. 48-49.
2. Автандилов Г. Г. Медицинская морфометрия : руководство. Москва : Медицина, 1990. 384 с.
3. Агаджанян Н. А., Тель Л. З., Циркин В. И., Чеснокова С. А. Физиология человека; под ред. Н. А. Агаджаняна и Н. А. Циркина. Москва : Медицинская книга; Н. Новгород : Изд. НГМА, 2003. С. 63.
4. Агулова Л. П., Голованова И. С., Байко И. Ю. Связь многодневных ритмов некоторых показателей системной и мозговой гемодинамики и вегетатики с космофизическими ритмами у больных эссенциальной гипертензией. *Биофизика*. 1995. Т. 40, № 4. С. 848-855.
5. Альперт Я. Л. Распространение электромагнитных волн и ионосфера. Москва : Наука, 1972. 563 с.
6. Алякринский Б. С., Степанова С. И. По закону ритма. Москва : Наука, 1985. 176 с.
7. Аруин Л. И., Зверков И. В., Виноградов В. А. Эндокринные клетки желудочно-кишечного тракта. *Клиническая медицина*. Москва : Медицина. 1975. Т. 53, № 1. С. 18-26.
8. Афанасьев А., Соломаха Н., Шитиков А., Лучкина Н. Оплодотворяемость коров из «Петровское» при разной космофизической активности. *Зоогигиена, ветеринарная санитария и экология – основы профилактики заболеваний животных : материалы межд. научно-практической конференции, посвящ. 100-летию со дня рождения Даниловой А. К.* Москва, 2006. С. 260-262.

9. Барбара Л., Биаско Т., Салера М. ЖГ-клетки антрального отдела желудка и концентрация гастрин в слизистой оболочке у здоровых лиц и больных язвой двенадцатиперстной кишки. *Желудочно-кишечные гормоны и патология пищеварительной системы*. Москва : Медицина. 1981. С. 94-100.
10. Баринов Э. Ф., Сулаева О. Н. Роль серотонина в физиологии и патологии желудочно-кишечного тракта. *Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии*. 2012. № 2. С. 4-13.
11. Бархина Т. Г., Пархоменко Ю. Г., Салахов И. М., Богатырева О. Е. Морфологическая характеристика эндокринных клеток кишечника мышей. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 1991. № 3. С. 314-317.
12. Бархина Т. Г., Шахламов В. А. Ультраструктура эпителиальных клеток кишечника в эмбриогенезе человека. *Вестник АМН*. 1986. № 1. С. 48-51.
13. Батоев Ц. Ж. Пищеварительная функция поджелудочной железы у кур, уток и гусей. Улан-Удэ : Бурятское книжное издательство, 1993. 121 с.
14. Батоев Ц. Ж. Физиология пищеварения у сельскохозяйственных птиц. Благовещенск, 1992. 35 с.
15. Белишева Н. К., Меркушев И. А. Влияние геомагнитной активности на здоровье подростков. *Жизнь и безопасность*. 1999. № 3-4. С. 112-125.
16. Биологические ритмы / под ред. Ю. Ашофф. Москва : Мир, 1984. Т. 1. 414 с.
17. Бирка О. В. Імуногістохімічна характеристика популяції лімфоцитів слизової оболонки дивертикула Меккеля гусей великої сірої породи. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини : Збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії*. Х., 2010. Т. 1, вип. 22, ч. 2. С. 13-20.
18. Бирка О. В. Морфологічна характеристика дивертикулу Меккеля у гусей. *Науковий вісник Львівського національного університету*

ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2008. Т. 10, № 2 (37), ч. 2. С. 14-17.

19. Бирка О. В. Морфофункціональні особливості дивертикулу Меккеля гусей великої сірої породи : дис. ... канд. вет. наук : спец. 16.00.02 «патологія, онкологія і морфологія тварин». Харків, 2012. 208 с.

20. Бирка О. В., Куш М. М. Морфогенез дивертикула Меккеля гусенят у ранній постнатальний період онтогенезу. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України до ІХ міжнародної наукової конференції «Морфологія на межі тисячоліть», присвяченій 110-річчю з дня народження академіка В. Г. Касьяненка, 17-18 листопада 2011 р., м. Київ. К., 2011. Вип. 167, ч. 2. С. 29-35.*

21. Бобылев А. К., Глотов А., Батоев Ц., Аюрзанаева М. Возможности пищеварительной системы птицы. *Птицеводство. 2002. № 5. С. 14-17.*

22. Бобылев А. К., Глотов А., Батоев Ц., Аюрзанаева М., Бердников А., Шпилева Г. Возможности пищеварительной системы птицы. *Птицеводство. 2002. № 5 С. 14-17.*

23. Бобылев А. К., Урюпина Г. М. Гистологическое строение толстых кишок гусей в раннем возрасте. *Труды Костромского сельскохозяйственного института. 1969. Вып. 18. С. 287-301.*

24. Бобылев А. К., Урюпина Г. М. Гистологическое строение тонких кишок гусей в возрасте года. *Труды Костромского СХИ. 1970. Т. 26. С. 37-41.*

25. Богенфюрст Ф. Значение разведения водоплавающей птицы в мировой экономике и Венгрии. *Міжвідомчий тематичний науковий збірник. Борки, 2001. № 51. С. 486-502.*

26. Бойко В. П., Наумова Г. В., Овчинникова Т. Ф. Влияние биологически активных препаратов «Гидрогумат» и «Оксигумат» на иммунитет и обменные процессы у животных. *Природопользование. 1998. Вып. 4. С. 82-86.*

27. Бреус Т. К., Рапопорт С. И. Магнитные бури. Медико-биологические аспекты. Москва : Советский спорт, 2003. 193 с.
28. Бреус Т. К., Халберг Ф., Корнелиссен С. Ж. Влияние солнечной активности на физиологические ритмы биологических систем. *Биофизика*. 1995. Т. 40, № 4. С. 737-747.
29. Бреус Т. К., Чибисов С. М., Баевский Р. Н., Шебзухов К. В. Хроноструктура ритмов сердца и факторы внешней среды. Москва : Издательство РУДН, Полиграф сервис, 2002. 232 с.
30. Бузлама В. С., Шабунин С. В. Структура и биологическая активность гуминовых веществ. *Ветеринария*. 2008. № 2. С. 48-50.
31. Бучко О. М., Салига Н. О., Сварчевская О. З., Максимович И. Я., Сенькив О. М. Иммунологические и гематологические показатели крови поросят при действии гуминовой добавки. *Вісник ОНУ*. 2013. Т. 18, вип. 3 (32). С. 73-81.
32. Бучко О. М., Степченко Л. М. Влияние добавки гуминовой природы на гематологические и иммунологические показатели крови свиноматок. *Материалы XIX международной научно-практической конференции*. Горки, 2012. С. 266-271.
33. Бучко О. М., Степченко Л. М. Влияние кормовой добавки гуминовой природы на обмен веществ в организме поросят. *Повышение интенсивности и конкурентоспособности отраслей животноводства : тезисы докладов Международной научно-практической конференции*. Жодино, 2011. Ч. 2. С. 20-21.
34. Бучко О., Степченко Л. Вільнорадикальні процеси й антиоксидантна система організму свиней за дії гумінової добавки. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2014. Вип. 64. С. 90-96.
35. Быков В. Л. Клетки Панета: история открытия, структурно-функциональные характеристики и роль в поддержании гомеостаза в тонкой кишке. *Морфология*. 2014. № 1. С. 67-80.

36. Бырка Е. В., Кушн. Н., Бырка В. С. Иммуногистохимическая характеристика популяции лимфоцитов слизистой оболочки желточного стебелька эмбрионов гусей. Материалы XV международной научно-производственной конференции «Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения», 23-26 мая 2011 г., г. Белгород. Белгород, 2011. С. 106.

37. Васильев К. К., Павлычева С. В. Гистолог профессор Н.К. Кульчицкий (1856-1925). *Морфология*. 2004. Т. 125, № 4. С. 91-92.

38. Виноградова М. С., Шмидт В. Д., Сухова Т. В. Клетки Панета каролинской белки и краснощекого суслика. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 1996. Т. 121, № 2. С. 210-213.

39. Витинский Ю. И. Цикличность и прогнозы солнечной активности. Ленинград : Наука, 1973. 256 с.

40. Владимирский Б. М., Темурьянц Н. А. Влияние солнечной активности на биосферу – ноосферу. Гелиобиология от А.Л. Чижевского до наших дней. Москва : МНЭПУ, 2000. 374 с.

41. Воробьева О. Б., Ноздрачев А. Д., Румянцева Т. А., Шилкин В. В. Энзимохимическая характеристика метасимпатических нейроцитов желудка и двенадцатиперстной кишки у десимпатизированной белой крысы. *Вестник Санкт-Петербургского университета*. 2003. № 3. С. 103-106.

42. Воронов Н. П. Динамика роста кишечника у цыплят и цесарят в онтогенезе. *Труды Чувашского СХИ*. 1969. Т. 5. Вып. 11. С. 170-183.

43. Гаврилін П. М., Барсукова В. В. Особливості структурно-функціональної організації та морфогенезу лімфоїдних структур слизової оболонки тонкої кишки в мускусних качок. *Науково-технічний бюлетень НДЦ біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК*. 2012. Т. 1. № 1. С. 28-33.

44. Гадючко О. Т., Рябоконт Ю. О., Катеринич О. О. Генетичні ресурси гусей. *Сучасне птахівництво*. 2006. № 2. С. 10-15.

45. Газдиев И. Д., Шитиков А. Ю., Чибисов С. М., Афанасьев В. А., Соломаха Н. А. Продуктивность коров при разном уровне космофизической активности в Краснодарском крае. *Болезни человечества в аспекте учения В.И. Вернадского : материалы Третьей международной конференции, 10-12 октября 2005 г.* Москва, 2005. С. 360-363.
46. Гаращук М. І., Степченко Л. М. Використання гуміліду для профілактики після відлучного стресу у поросят. *Науковий вісник ветеринарної медицини.* Біла Церква, 2010. Вип. 6. С. 51-54.
47. Гетманец О. М., Гордиенко В. Г., Стешенко И. И., Штагер Г. Н. Некоторые алгоритмы анализа временных рядов. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини : збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії.* Харків, 2010. Вип. 21 (46), ч. 2, т. 3. С. 335–342.
48. Гмурман В. Е. Теория вероятностей и математическая статистика. Москва : Высшая школа, 2004. 479 с.
49. Гневышев М. Н. Гелиофизические основы солнечно-биологических связей. *Влияние геофизических и метеорологических факторов на жизнедеятельность организма.* Новосибирск, 1978. С. 15-24.
50. Головин Н. И., Курик М. В., Гарнага Н. М. Магнитное поле Земли и здоровье человека. *Биомедицинские технологии и радиоэлектроника.* 2002. № 5-6. С. 41-45.
51. Горальський Л. П., Троянчук О. В. Особливості динаміки морфометричних параметрів стравоходу та шлунка курей різних вікових груп. *Біологічні дослідження 2012 : матеріали науково-практичної конференції // Житомирський державний університет імені Івана Франка.* Житомир, 2012. С. 154-155.
52. Горальський Л. П., Хомич В. Т., Кононський О. І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи досліджень у нормі та при патології : навчальний посібник. Житомир : Полісся, 2005. 288 с.
53. Горовая А. И., Орлов Д. С., Щербенко О. В. Гуминовые вещества. Киев : Наукова думка, 1995. 304 с.

54. Грибан В. Г., Милостива Д. Ф., Печений Є. А. Вплив мікроелементів та гуміліду на відтворну функцію телиць української м'ясної породи. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького*. 2016. Т. 18, № 2 (66). С. 44-47.

55. Грибан В. Г., Павленко С. Н. Медведенко А. С. Физиологическое состояние молодняка крупного рогатого скота в зависимости от дозы «гумилида». *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького*. 2014. Т. 16, № 3 (60). С. 74-79.

56. Григорьев П. Е., Мартынюк В. С. Вариации индексов космической погоды и инфраниантные ритмы физиологических процессов у животных. *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2003. Т. 16 (55), № 4. С. 43-49.

57. Григорьев П. Е., Темурыянц Н. А., Мартынюк В. С. Биологическая значимость индексов космической погоды в разные фазы цикла солнечной активности. *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2005. Т. 18 (57), № 1. С. 88-92.

58. Григорьев П. Е., Мартынюк В. С., Шехоткин А. В., Темурыянц Н. А. Особенности согласования ритмики физиологических процессов у крыс с эпифизэктомией с ритмикой гелиогеофизических показателей. *Ученые записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2004. Т. 17 (56), № 1. С. 24-29.

59. Гриневич В. Биологические ритмы здоровья. *Наука и жизнь*. 2005. N 1. С. 28-34.

60. Грищенко А. И. Гистоструктурные особенности кишечника в онтогенезе индеек. *Материалы к микроскопической анатомии*. Киев : Здоровье, 1965. Т. 3. С. 458-465.

61. Гущин П. Я., Авзалов Р. Х., Лукманов И. Ф. Физиологические основы применения биологически активных веществ. *Современные проблемы физиологии и медицины*. Уфа, 1997. С. 97-100.
62. Данилов В. И., Федоренко Б. С., Говорун Г. Д. Влияние медленно меняющегося во времени магнитного поля на организм животных. *Магнитное поле и медицина*. Фрунзе, 1971. С. 84-89.
63. Дашиева Ц. О. О некоторых закономерностях роста органов пищеварения домашней утки. *Болезни сельскохозяйственных животных в Забайкалье и на Дальнем Востоке : сборник научных трудов*. Благовещенск. 1980. С. 89-95.
64. Деблик А. Г., Маликова А. Р., Ижбулатова Д. А., Сковородин Е. Н. Влияние пробиотиков на функциональную морфологию органов цыплят. *Нива Поволжья*. № 1. 2006. С. 45-48.
65. Дедов И. И. Биоритмы гормонов. Москва : Медицина. 1992. 256 с.
66. Демина М. А., Вульф Л. Н. Опыт применения физиологически активных гумусовых веществ в птицеводстве. *Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения : сборник научных трудов*. Днепропетровск, 1977. Т. 6. С. 119-125.
67. Дерижанова И. С. Клинико-анатомическая характеристика карциноидных опухолей тонкой кишки. *Хирургия*. 1985. № 3. С. 30-35.
68. Дерижанова И. С. Опухоли диффузной эндокринной системы – карциноиды. Ростов-на-Дону, 1991. 285 с.
69. Дорман Л. И., Смирнов В. С., Тясто М. И. Космические лучи в магнитном поле Земли. Москва : Наука. 1971. 309 с.
70. Дорофеев В. М., Подсосов В. М. Сравнительные данные по содержанию серотонина в тканях межлинейных животных. *Биология лабораторных животных*. Москва : Наука, 1971. С. 28-30.
71. ДСТУ 4120-2002. Комбікорми повнораціонні для сільськогосподарської птиці. Технічні умови. Чинний від 2003-04-01. Київ :

Державний комітет України з питань технічного регулювання та споживчої політики, 2003. 11 с.

72. Дубров А. П. Геомагнитное поле и жизнь. Ленинград : Гидрометеиздат, 1974. 175 с.

73. Дюмин М. С., Пронин В. В., Гришина Д. С., Фролова Л. В. Анатомо-топографическая характеристика и динамика морфометрических показателей кишечника гусей переяславской породы с возрастом. *Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины имени Н.Э. Баумана*. 2012. Т. 209. С. 105-110.

74. Жарова Е. Ю., Ткачев А. А. Морфология толстого кишечника кур кросса «Иза Браун». *Птицеводство*. 2007. № 10. С. 38-39.

75. Жвирблис В. Е. О воспроизводимости гелиобиологических экспериментов. *Проблемы космической биологии. Биофизические и клинические аспекты гелиобиологии : сборник научных трудов*. Ленинград, 1989. Т. 65. С. 75-82.

76. Жорина Л. В. Регуляция азотистого обмена при применении гумата натрия в качестве кормовой добавки для цыплят-бройлеров. *Актуальные проблемы птицеводства Украины : тезисы докладов республиканской конференции молодых ученых и аспирантов по птицеводству*. Борки, 1990. С. 23-24.

77. Заславская Р. М. Хронодиагностика и хронотерапия сердечно-сосудистой системы. Москва : Медицина, 1997. 320 с.

78. Зедгенизова С. Н., Павлова Е. Р. Изменение массы и длины тонкой кишки у цыплят в возрастном аспекте. *Материалы международной конференции, посв. 100-летию со дня рождения профессора П.И. Акаевского и 70-летию кафедры анатомии и гистологии*. Троицк, 1999. С. 26-27.

79. Зидермане А. А. Некоторые вопросы хронобиологии и хрономедицины. Рига : Зинатне, 1988. 214 с.

80. Зубрицкий А. И. Корреляционный анализ микрометрических параметров легочного сердца при хронических заболеваниях легких. *Архив патологии*. 1982. № 8. С. 38-43.
81. Зуфаров К.А., Юлдашев А.Ю. Тонкая кишка. Руководство по гистологии. В 2 т. Т. 2. Санкт-Петербург : СпецЛит, 2001. С. 115-140.
82. Иванова В. Ф., Пузырев А. А., Соколова М. И. Эндокринный аппарат эпителия двенадцатиперстной кишки при хроническом гастродуодените у детей. *Архив патологии*. 1987. Т. 49, № 5. С. 29-34.
83. Иванова О. В. Гистотопография и количественное содержание эндокринных клеток в эпителии толстой кишки кур в онтогенезе. *Морфология*. 1993. Т. 108, вып. 1. С. 76-78.
84. Иванова О. В. Гистотопография эндокриноцитов в эпителии прямой кишки кур в онтогенезе. *Морфология*. 1995. Т. 108, № 1. С. 76-78.
85. Иванова О. В., Пузырев А. А. Дифференцировка эндокриноцитов толстой кишки некоторых позвоночных животных и человека. *Морфология*. 1998. Т. 114, № 4. С. 107-111.
86. Иванова О. В., Пузырев А. А. Цитогенез и дифференцировка эндокриноцитов эпителия толстой кишки кур и крыс в онтогенезе. *Морфология*. 1996. Т. 110, № 6. С.106-111.
87. Иванов-Холодный Г. С. Солнечная активность и геофизические процессы. *Земля и Вселенная*. 2000. № 1. С. 30-36.
88. Ижбулатова Д. А. Динамика роста и развития кишечника цыплят при применении пробиотиков. *Актуальные проблемы патологии животных : материалы международного съезда терапевтов, диагностов*. Барнаул, 2005. С. 69-70.
89. Исаенков Е. А., Довбня Ю. С., Волкова М. В., Козлов А. Б., Тимофеева Г. С. Возрастные морфометрические изменения кишечника кур. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2010. № 1 (22). С. 115-117.

90. Исембергенова С. К. Морфология птиц : курс лекций. Алматы, 2006. 141 с.
91. Исупова Н. В., Ежкова М. С. Микроморфологические особенности строения железистого отдела желудка кур. *Молодые ученые в XXI веке : материалы всероссийской научно-практической конференции молодых ученых и специалистов*. Ижевск, 2005. С. 242-244.
92. Казначеев В. П., Михайлова Л. П. Биоинформационная функция естественных электромагнитных полей. Новосибирск : Наука, 1985. 182 с.
93. Касаткина Н. Е. Возрастная морфология желудочно-кишечного тракта цыплят породы Кросс-288. *Вопросы морфологии домашних животных : сборник научных трудов*. Ульяновск, 1979. С. 40-43.
94. Кветной И. М. APUD-система (вопросы структурно-функциональной организации, гистогенеза, патологии). *Архив патологии*. 1981. Т. 43. С. 81-87.
95. Кветной И. М., Райхлин Н. Т., Южаков В. В., Ингель И. Э. Экстрапинеальный мелатонин: место и роль в нейроэндокринной регуляции гомеостаза. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 1999. Т. 127, № 4. С. 364-370.
96. Кветной И. М., Южаков В. В. Диффузная эндокринная система. *Руководство по гистологии*. В 2 т. Санкт-Петербург : СпецЛит. 2001. Т. 2. С. 509-541.
97. Кветной И. М., Южаков В. В. Окрасивание ткани эндокринных желез и элементов АПУД-системы. *Микроскопическая техника : руководство* / Под ред. Д.С. Саркисова и Ю.Л. Перова. Москва : Медицина. 1996. С. 375-419.
98. Ковальчук А. В. Космически обусловленные многодневные ритмы физиологических процессов. *Космос и эволюция организмов*. Москва, 1974. С. 133-149.
99. Колосов А. Г. Нервная система пищеварительного тракта позвоночных и человека. Ленинград : Наука, 1968. 171 с.

100. Коляда С. Г., Степченко Л. М. Динаміка загальної протеолітичної активності у різних локаціях травного каналу страусенят за дії гуміліду. *Біологія тварин*. 2014. Т. 16, № 3. С. 53-59.

101. Коляда С. Г., Степченко Л. М. Общая целлюлозолитическая активность и состав микрофлоры в содержимом слепых кишок у страусят при воздействии гумилида. *Ученые записки учреждения образования «Витебская ордена «Знак почета» государственная академия ветеринарной медицины»*. 2015. Т. 51. № 1. С. 59-62.

102. Комаров Ф. И., Рапапорт С. И., Бреус Т. К. Медицинские эффекты геомагнитных бурь. *Клиническая медицина*. 2005. № 3. С. 4-12.

103. Комаров Ф. И., Рапопорт С. И. Хронобиология и хрономедицина. Москва : Триада-Х, 2000. 488 с.

104. Кононский А. И. Гистохимия. Київ : Вища школа, 1976. 280 с.

105. Копанев В. И., Ефименко Г. Д., Шакула А. В. О биологическом действии на организм гипогеомагнитной среды. *Известия АН СССР*. 1979. № 3. С. 342-346.

106. Костюк В. К., Волощук О. В., Кирилюк А. М., Костюк В. В. Будова органів травного та дихального апаратів свійської гуски. *Тваринництво України*. 2014. № 5 (138). С. 23-26.

107. Костюкевич С. В. Гистотопография и плотность расположения эндокринных клеток эпителия слизистой оболочки толстой кишки плода человека. *Морфология*. 2004. Т. 126, № 5. С. 52-55.

108. Костюкевич С. В. Гистотопография эндокринных клеток эпителия слизистой оболочки толстой кишки у млекопитающих животных и человека. *Цитология*. 2004. Т. 46, № 8. С. 714-718.

109. Костюкевич С. В. Дифференцировка эндокриноцитов эпителия слизистой оболочки червеобразного отростка человека. *Цитология*. 1996. Т. 38, № 10. С. 1069-1074.

110. Костюкевич С. В. Распределение эндокриноцитов слизистой оболочки червеобразного отростка плода человека в норме и при воспалении. *Морфология*. 1993. Т. 105, вып. 7-8. С. 144-150.

111. Костюкевич С. В. Ультраструктура эндокриноцитов эпителия слизистой оболочки червеобразного отростка больных аппендицитом. *Цитология*. 1996. Т. 38, № 2. С. 187-192.

112. Костюкевич С. В. Эндокринные клетки эпителия слизистой оболочки каудальной части кишечника сизого голубя. *Морфология*. 2003. Т. 123, № 3. С. 74-78.

113. Костюкевич С. В. Эндокриноциты эпителия слизистой оболочки толстой кишки крупного рогатого скота. *Морфология*. 2003. Т. 123, № 2. С. 72-76.

114. Коцюмбас І. Я., Малик О. Г., Патерега І. П. Доклінічні дослідження ветеринарних лікарських засобів; за ред. І. Я. Коцюмбаса. Львів : Тріада плюс, 2006. 360 с.

115. Кравців Р. Й., Коритко О. О. Перспективи застосування торфу у біотехнології та сільському господарстві. *Досягнення та перспективи застосування гумінових речовин у сільському господарстві : матеріали міжнародної науково-практичної конференції, присв. 100-річчю від дня народження професора Л.А. Христевої, 20-22 лютого 2008 р.* Дніпропетровськ, 2008. С. 214-215.

116. Кравцова И. Л. Эндокриноциты тонкой кишки зародышей человека. *Морфология*. 1996. Т. 109, вып. 2. С. 62.

117. Кравцова Т. Ю. Механизмы дизрегуляции при обострении язвенной болезни двенадцатиперстной кишки. *Российский гастроэнтерологический журнал*. 2000. Т. 1. № 1. С. 21-24.

118. Крок Г. С. Микроскопическое строение органов сельскохозяйственных птиц с основами эмбриологии. Киев : издательство Украинской академии с.-х. наук, 1962. 187 с.

119. Крыгин А. В. Сравнительная морфология пищеварительного аппарата домашних птиц. *Материалы науч. конф.* Троицк, 1960. С. 183-199.
120. Крыгин А. В., Смолина Г. А. Анатомические особенности желудочно-кишечного тракта домашних и диких гусеобразных. *Состояние и развитие морфологических исследований домашних и диких птиц : тезисы докладов зональной научной конференции, посв. 90-летию со дня рождения Н.И. Акаевского.* Троицк, 1990. С. 34-40.
121. Куклин Г. В. О связи чисел Вольфа и потока радиоизлучения Солнца на частоте 2800 МГц. *Солнечные данные.* 1984. № 1. С. 87-95.
122. Кулешов К. А. Постнатальный морфогенез органов желудочно-кишечного тракта кур при применении селенсодержащих препаратов. *Ветеринарная патология.* 2010. № 1. С. 57-66.
123. Кухаренко О. И. Гистоморфологическая характеристика слепой кишки бройлеров на применение пробиотического и антибактериального препаратов. *Птицеводство,* 2005. С. 43-45.
124. Ледяева Е. М. Исследования по микроскопической анатомии домашней курицы. Гистологическое строение кишечника курицы. Переход мышечного желудка в двенадцатиперстную кишку. *Сборник научных трудов Ленинградского ветеринарного института.* Ленинград, 1962. Вып. 24. С. 396-402.
125. Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия; под ред. В. В. Португалова; пер. с англ. Москва : Мир, 1969. 645 с.
126. Лютиц Х. Гуси и утки. Москва : ООО «Издательство Астрель», 2003. 183 с.
127. Маев И. В., Самсонов А. А. Болезни двенадцатиперстной кишки. Москва : МЕДпресс-информ, 2005. 512 с.
128. Макарова Е. А., Харитонов А. В., Казачевская Т. В. Поток солнечного излучения. Москва : Наука, 1991. 396 с.

129. Мартынюк В. С. К вопросу о синхронизирующем действии магнитных полей инфранизких частот на биологические системы. *Биофизика*. 1992. Т. 37, № 4 С. 669-673.

130. Мартынюк В. С., Владимирский Б. М., Темурьянц Н. А. Биологические ритмы и электромагнитные поля среды обитания. *Таврический медико-биологический вестник*. 2004. С. 3-19. URL : <http://www.Science-center.net/mavis/Articles/30%20%Geophys&Biosphere.pdf>.

131. Мартынюк В. С., Темурьянц Н. А. Магнитные поля крайне низкой частоты как фактор модуляции и синхронизации инфранизких биоритмов у животных. *Геофизические процессы и биосфера*. 2009. Т. 8, № 1. С. 36-50.

132. Мартынюк В. С., Темурьянц Н. А. Экспериментальная верификация электромагнитной гипотезы солнечно-биосферных связей. *Ученые записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия»*. 2007. Т. 20 (59), № 1. С. 8-27.

133. Мартынюк В. С., Темурьянц Н. А., Московчук О. Б. Корреляции биофизических параметров биологически активных точек и вариаций гелиогеофизических факторов. *Биофизика*. 2001. Т. 46, вып. 5. С. 905-909.

134. Матвеева О. Н. Эндокринный аппарат эпителия слизистой оболочки тонкой кишки летней травяной лягушки. *Морфология*. 1998. Т. 113, № 2. С. 88-94.

135. Мельман Е. П. Функциональная морфология иннервации органов пищеварения. Москва : Медицина, 1970. 280 с.

136. Меркулов Г. А. Курс патологогистологической техники. Ленинград : Медицина, 1969. 422 с.

137. Микроскопическая техника : Руководство / Под ред. Д. С. Саркисова и Ю. Л. Перова. Москва : Медицина, 1996. 544 с.

138. Мильто И. В., Суходоло И. В., Геренг Е. А., Шамардина Л. А. Дисперсная эндокринная система и концепция APUD. *Морфология*. 2011. Т. 139. № 2. С. 80-88.

139. Михайленко Є. О., Дьомшина О. О., Ушакова Г. О., Грибан В. Г., Степченко Л. М.. Вплив кормової добавки «гумілід» на показники протеїнового й амінокислотного обмінів у курчат-бройлерів кросу «Кобб 500». *Біологія тварин*. 2016. Т. 18, № 4. С. 66-71.
140. Моисеева Н. И., Любичкий Р. Е. Воздействие гелиогеофизических факторов на организм человека. Ленинград : Наука, 1986. 136 с.
141. Моисеева Н. И., Сысуев В. М. Временная среда и биологические ритмы. Ленинград : Наука, 1981. 127 с.
142. Морозов И. А., Лысиков Ю. А., Питран В. В., Хвыля С. И. Всасывание и секреция в тонкой кишке: субмикроскопические аспекты. Москва : Медицина, 1988. 224 с.
143. Мурылева Т. А., Дюжева Л. С. Возрастная динамика роста внутренних органов цесарок в постнатальный период. *Биологические основы и технологические приемы повышения продуктивности с.-х. птицы*. Москва, 1986. С. 100-104.
144. Наумова Г. В., Косоногова Л. В., Кособокова Р. В. Физиологически активные вещества из торфа и возможности их использования. *Тканевая терапия : тезисы научной конференции «Применение тканевых препаратов в медицине и ветеринарии»*. Одесса, 1983. Ч. 1. С. 20-24.
145. Ноговицина Е. А. Возрастная морфология кишечника гусей в норме и при введении в рацион вермикулита. *Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины*. Казань, 2006. Т. 188. С. 121-125.
146. Ноздрачёв А. Д. Вегетативная рефлекторная дуга. Ленинград : «Наука», 1978. 232 с.
147. Оганов Э. О. Возрастные изменения пищеварительного аппарата кур в связи с ростом их тела и различной степенью двигательной активности. *Проблемы эволюционной, сравнительной и функциональной морфологии*

домашних животных и пушных зверей клеточного содержания. Омск, 1993. С. 67-68.

148. Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. Москва : Издательство МГУ, 1990. 3 с.

149. Паронік В. А., Степченко Л. М., Дяченко Л. М., Левих А. Е., Шевцова А. І. Вплив корвітину та гуміліду на стан оксидантно-антиоксидантної системи щурів на фоні введення адреналіну. *Біологія тварин*, 2015. Т. 17, № 4. С. 109-114.

150. Пат. 45672 Україна, МПК⁷GO1N 1/30. Метод забарвлення гістологічних препаратів. М. М. Куш, І. А. Фесенко, О. В. Бирка, Л. Л. Куш; власник Харківська державна зооветеринарна академія. № у 2009 04148 ; заявл. 27.04.2009 ; опубл. 25.11.2009, Бюл. № 22. 4 с.

151. Пат. 49669 Україна, МПК⁷GO1N 33/00. Метод забарвлення гістологічних препаратів. М. М. Куш, І. А. Фесенко, О. В. Бирка, Л. Л. Куш; власник Харківська державна зооветеринарна академія. № у 2009 10763 ; заявл. 26.10.2009 ; опубл. 11.05.2010, Бюл. № 9. 4 с.

152. Пат. 56832 Україна, МПК⁷ A01N 1/02. Спосіб заливки матеріалу у парафін. М.М. Куш, Н.І. Коновалова, В.С. Бирка, О.Є. Жигалова, О.В. Бирка, І.А. Фесенко, Л.Л. Куш; власник Харківська державна зооветеринарна академія. № у 2010 09259; заявл. 23.07.2010 ; опубл. 25.01.2011, Бюл. № 2. 4 с.

153. Пат. 66059 Україна, МПК⁷GO1N 33/48. Метод забарвлення гістологічних препаратів. М. М. Куш, О. В. Бирка; власник Харківська державна зооветеринарна академія. № у 2011 05868 ; заявл. 10.05.2011 ; опубл. 26.12.2011, Бюл. № 24. 4 с.

154. Пилипенко М. Е., Косов В. А. К морфологии фабрициевой сумки гусей в онтогенезе. *Научные труды Харьковского зооветеринарного института.* 1968. № 3 (19). С. 244-250.

155. Плохинский Н. А. Биометрия. Москва : изд-во Московского университета, 1970. 366 с.

156. Полак Дж., Блум С. Р. Пептидергическая иннервация желудочно-кишечного тракта. *Желудочно-кишечные гормоны и патология пищеварительной системы*. Москва : Медицина. 1981. С. 31-53.

157. Польшина О. Б., Ноговицына Е. А. Динамика роста массы тела и кишечника у гусей в норме и эксперименте. *Материалы международной научно-практической конференции, посв. 75-летию УГАВМ*. Троицк, 2005. С. 169-170.

158. Пономарева Т. А. Сравнительная динамика постнатального роста массы тонкой кишки курицы и утки домашних. *Актуальные проблемы ветеринарной медицины, товароведения, экономики и организации сельскохозяйственного производства и подготовки кадров на Южном Урале : материалы межвузовской научно-практической и научно-методической конференции*. Троицк, 2002. С. 104-106.

159. Пономарева Т. А., Ноговицына Е. А. Сравнительно-возрастная морфометрия участков тонкого отдела кишечника у гусей и уток. *Перспективы, направления научных исследований молодых ученых : материалы IX науч. практ. конф.* Троицк, 2005. С. 118-120.

160. Поручиков Д. П. О разветвлении нисходящей аорты в грудной и брюшной полостях у домашних птиц. *Сборник научных трудов*. Харьков, 1914. Т. 12. Вып. 4. С. 1-45.

161. Пронин В. В., Дюмин М. С., Гришина Д. С., Фролова Л. В.. Динамика морфометрических показателей кишечника гусей переяславской породы в возрастном аспекте. *Актуальные проблемы науки в агропромышленном комплексе : сборник статей 62-й международной научно-практической конференции*. Кострома, 2011. Т. 1. С. 139-141.

162. Проскуряков С. Я., Конопляников А. Г., Верховский Ю. Г., Ульянова Л. П., Цыб А. Ф. Где локализованы стволовые клетки кишечного эпителия? О молекулярных маркерах. *Биомедицинская химия*. 2011. Т. 57, вып. 4. С. 359-373.

163. Пузырев А. А. Образование эндокринных клеток поджелудочной железы человека из эпителия протоков и ацинусов. *Архив анатомии*. 1979. Т. 76, вып. 1. С. 20-25.
164. Пузырев А. А., Иванова В. Ф. «Смешанные» glanduloциты эпителия двенадцатиперстной кишки некоторых позвоночных животных и человека. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*. 1986. Т. 90, вып. 4. С. 48-54.
165. Пузырев А. А., Иванова В. Ф. Гастроэнтеропанкреатическая система (развитие, строение, регенерация). *Морфология*. 1992. Т. 102, вып. 1. С. 5-28.
166. Пузырев А. А., Иванова В. Ф. Эндокринная гастроэнтеропанкреатическая система позвоночных животных и человека. Фундаментальные и прикладные аспекты. *Вопросы морфологии XXI века : сборник научных трудов, посвященный 100-летию кафедры медицинской биологии СПбГМА имени И.И. Мечникова*. Санкт-Петербург, 2008. Вып. 1. С. 254-258.
167. Пузырев А. А., Иванова В. Ф., Костюкевич С. В. Закономерности цитогенеза эндокринной гастроэнтеропанкреатической системы позвоночных. *Морфология*. 2003. Т. 124, № 4. С. 11-19.
168. Пузырев А. А., Иванова В. Ф., Михеева Е. А. Микроскопическая организация эндокринных клеток эпителия слизистой оболочки желедочно-кишечного тракта низших позвоночных. II. Эндокринные клетки эпителия двенадцатиперстной кишки травяной лягушки. *Цитология*. 1986. Т. 28, № 6. С. 594-598.
169. Райхлин Н. Т. АПУД-система: структура, функция, патология. *Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии*. 1997. № 3. С. 34-36.
170. Райхлин Н. Т., Кветной И. М. Энтерохромаффинные клетки: морфология, гистохимия, функциональное значение. *Успехи современной биологии*. 1975. Т. 79, вып. 3. С. 444-458.

171. Райхлин Н. Т., Махник Г., Катенкамп Д. АПУД-система (диффузная эндокринная система): новые данные и направления исследований. *Успехи современной биологии*. 1989. Т. 107, вып. 2. С. 209-223.

172. Рапапорт С. И., Бреус Т. К. Мелатонин как один из важнейших факторов воздействия слабых естественных электромагнитных полей на больных гипертонической болезнью и ишемической болезнью сердца. Часть 2. *Клиническая медицина*. 2011. № 4. С. 4-7.

173. Рапопорт С. И., Малиновская Н. К., Ораевский В. Н. Влияние колебаний естественного магнитного поля Земли на продукцию мелатонина у больных ишемической болезнью сердца. *Клиническая медицина*. 1997. № 6. С. 24-26.

174. Романов Ю. А. Временная организация биологических систем. *Биологические ритмы*. Москва : Наука, 1980. С. 10-56.

175. Рябоконию Ю. О., Микитюк Д. М., Фролов В. В., Катеринич О. О., Бондаренко Ю. В., Мосякина Т. В., Гадючко О. Т., Коваленко Г. Т., Богатир В. П., Лютий Ю. С. Каталог племянных ресурсов сельскогосподарської птиці України / Під редакцією Ю.О. Рябоконию. Харків, 2005. 78 с.

176. Садовская Н. П., Калюжнов В. Т., Фурцева В. Д. Изучение особенностей гистологического строения пищеварительного тракта цесарок. *Сборник научных трудов. СибНИПТИЖ*. 1971. С. 328-334.

177. Свечин К. Б. Индивидуальное развитие животных. Киев : Урожай, 1976. 288 с.

178. Сельков Е. Е. Временная организация энергетического метаболизма и клеточные часы. *Регуляция энергетического обмена и физиологическое состояние организма*. Москва, 1978. С. 15-32.

179. Семененя И. Н. Роль космогеофизических факторов в формировании конституциональных особенностей развивающихся организмов. *Весті НАН Беларусь. Сер. мед. навук*. 2004. № 1. С. 89-96.

180. Серов В. В., Шехтер А. Б. Соединительная ткань. Москва : Медицина, 1981. 312 с.

181. Симоненков А. П., Фёдоров В. Д. Общность клинических проявлений синдрома серотониновой недостаточности и интоксикационного синдрома. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 1997. Т. 123, № 6. С. 604-613.

182. Скаряднова О., Мельник Н. Микроморфология кишечника кур, потребляющих низкокалорийные корма. *Птицеводство*. 2005. № 3. С. 20-23.

183. Скорик М. В. Гомеостатичні показники крові та продуктивні якості курей-несучок за дії гумінових речовин. *Фізіологічний журнал*. 2006. Т. 52. № 2. С. 232-233.

184. Сниткин М. Перспективы развития гусеводства в России. *Птицеводство*. 2005. № 10. С. 4-6.

185. Соболева М. В. Морфофункциональные изменения Ес-клеток двенадцатиперстной кишки белой крысы при голодании. *Морфология*. 1995. Т. 108. № 1. С. 69-70.

186. Соболева М. В., Иванова В. Ф., Пузырев А. А. Дифференцировка и цитогенез эндокринных элементов двенадцатиперстной кишки крысы в онтогенезе. *Морфология*. 1999. Т. 116, № 4. С. 52-57.

187. Соколова Б. Н., Лотош Т. Д., Шерина Н. М. Экспериментальное изучение эмбриотоксической и тератогенной активности комплекса гуминовых кислот. *Гуминовые удобрения. Теория и практика их применения : сборник научных трудов*. Днепропетровск, 1983. Т. 9. С. 145-147.

188. Солдатов И. Б., Кветной И. М., Беликова Н. Н., Барышевская Л. А. Эндокринные клетки небных миндалин. *Новости оториноларингологии и логопатологии*. 1997. № 1. С. 21-22.

189. Степченко Л. М. Механизм адаптогенного действия препаратов из торфа. *Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету*. 2001. № 2. С. 125-128.

190. Степченко Л. М. Механизмы формирования биопродукции у быстрорастущей птицы под влиянием препаратов гуминовой природы.

Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. 2005. № 2. С. 237-241.

191. Степченко Л. М. Общие аспекты механизма действия кормовых добавок гуминовой природы на организм продуктивных животных. *Третья международная конференция СНГ МГО по гуминовым инновационным технологиям. Десятая международная конференция daRostim «Гуминовые вещества и другие биологически активные соединения в сельском хозяйстве» НИТ-daRostim-2014 19-23 ноября 2014 г., МГУ имени М.В. Ломоносова*. Москва. С. 16-18.

192. Степченко Л. М. Регуляторні механізми дії біологічно активних речовин гумінової природи на організм продуктивної птиці. *Фізіологічний журнал*. 2010. Т. 56. № 2. С. 306.

193. Степченко Л. М., Галузіна Л. І. Вплив біологічно активної кормової добавки «Гумілід» на м'ясну продуктивність чорного африканського страуса за його промислового вирощування. *Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету*. 2011. № 1. С. 165-171.

194. Степченко Л. М., Галузіна Л. І. Особливості м'ясної продуктивності чорних африканських страусів на тлі застосування кормової добавки «Гумілід». *Годівля*. 2014. № 6 (139). С. 4-7.

195. Степченко Л. М., Коваленко М. В., Шевцова А. Л. Вплив гумінових препаратів на стан резистентності та імунної реактивності у курчат-бройлерів. *Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету*. 2012. № 2. С. 137-139.

196. Степченко Л. М., Коляда С. Г. Динаміка активності α -амілази у різних відділах шлунково-кишкового каналу страусенят за впливу біологічно активної кормової добавки «гумілід». *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України*. 2013. № 188 (3). С. 154-158.

197. Степченко Л. М., Лосева Е. А., Скорик М. В., Гончарова Е. В. Опыт применения препаратов из торфа в технологии выращивания птицы в зависимости от возраста. *Торф в решении проблем энергетики, сельского хозяйства и экологии*. Минск, 2006. С. 146-148.

198. Степченко Л. М., Лосева Е. А., Скорик М. В., Гончарова О. В. Гуминовые вещества – фактор повышения продуктивности и резистентности сельскохозяйственной птицы. *Актуальные проблемы современного птицеводства : материалы XII украинской конференции по птицеводству с международным участием*. Харьков, 2011. С. 207-213.

199. Степченко Л. М., Швецова О. М. Оцінка функціонального стану свиноматок в першу фазу супоросності за біохімічними показниками крові при застосуванні біологічно активної кормової добавки «Гумілід». *Вісник Сумського національного аграрного університету*. Вип. 9, № 33. Суми, 2013. С. 67-70.

200. Стрижиков В. К., Пономарева Т. А., Ноговицына Е. А. Макромикроморфологическая характеристика кишечника, его кровоснабжение и иннервация у гусей. *Материалы международной научно-производственной конференции, посв. 100-летию со дня рождения проф. Авророва А.А.* Воронеж, 2006. С. 194-199.

201. Стрижиков В. К., Пономарева Т. А., Ноговицына Е. А. Морфофункциональные особенности роста массы и линейных показателей участков тонкой и толстой кишок у водоплавающих птиц. *Вестник ветеринарии*. Ставрополь, 2007. № 1. С. 75-78.

202. Стрижикова С. В., Тегза А. А., Стрижиков В. К. Возрастная динамика роста массы тела, кишечника и половых органов утки домашней в постнатальном онтогенезе. *Материалы Всероссийской научно-методической конференции патологоанатомов ветеринарной медицины*. Омск, 2000. С. 154-155.

203. Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций : руководство / Под ред. Д.С. Саркисова. Москва : Медицина, 1987. 445 с.
204. Сухіна Н. В. Показники крові гусей горьківської породи за впливу оксигумату. *Науковий вісник Львівської національної академії ветеринарної медицини імені С.З. Гжицького*. 2005. Т. 6, ч. 3. С. 208-211.
205. Тельцов Л. П., Здоровинин В. А., Чумакова Е. Д. Развитие пищеварительных органов животных, человека и птиц в онтогенезе. *Морфология*. Санкт-Петербург, 2004. Т. 126. № 4. С. 120.
206. Темурьянц Н. А., Владимирский Б. М., Тишкин О. Г. Сверхнизкочастотные электромагнитные сигналы в биологическом мире. Киев : Наукова думка, 1992. 187 с.
207. Темурьянц Н. А., Шехоткин А. В. Современные представления о механизмах электромагнитных воздействий. *Вестник физиотерапии и курортологии*. 1999. Т. 5, №1. С. 8-13.
208. Техвер Ю. Т. Гистология домашних птиц. Тарту : Эстонская СХА, 1965. 153 с.
209. Тибінка А. М. Зв'язок морфологічних особливостей слизової оболонки кишечника з типами автономного тонусу курей. *Біоресурси і природокористування*. 2015. Т. 7, № 3-4. С. 72-75.
210. Тибінка А. М. Особливості структури міжм'язового нервового сплетення кишечника у курей з різною типологією автономного тонусу. *Науковий вісник ЛНУВМБТ імені С.З. Гжицького*. Львів, 2013. Т. 15, № 3 (57), ч. 2. С. 305-310.
211. Ткачев А., Степанова Е., Осипов К. Возрастная морфометрия передней кишки птицы. *Птицеводство*. № 2. 2007. 25 с.
212. Томсон А. Э., Наумова Г. В., Шурхай С. Ф. Антиоксидантная активность препаратов из торфа и растительного сырья. *Природопользование*. 2011. № 19. С. 165-169.

213. Третьякова М. С., Сережин Б. С. Морфофункциональная характеристика апудоцитов прямой кишки человека при опухолевом росте. *Архив патологии*. 1998. № 3. С. 13-19.
214. Трифонов Г. А., Кулешов К. А. Постнатальный морфогенез двенадцатиперстной кишки кур при применении селенсодержащих препаратов. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2008. № 3 (41). С. 33-36.
215. Трифонов Г. А., Кулешов К. А. Постнатальный морфогенез органов желудочно-кишечного тракта кур при применении селенсодержащих препаратов. *Ветеринарная патология*. 2010. № 1. С. 57-66.
216. Уголев А. М., Радбиль О. С. Гормоны пищеварительной системы: физиология, патология, теория функциональных блоков. Москва : Наука, 1995. 283 с.
217. Уголев А. М. Мембранное пищеварение и некоторые проблемы физиологии. *Физиологический журнал СССР*. 1986. Вып. 4. С. 401-405.
218. Ульянова В. А. Переваримость кормов у гусей. *Отчёт ВНИИП*. 1949. С. 45-51.
219. Фесенко І. А., Кушч М. М. Особливості будови часток підшлункової залози гусей. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини : збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії*. Харків, 2010. Т. 1, вип. 21, ч. 2. С. 15-19.
220. Фисинин В. И., Сурай П. Кишечный иммунитет у птиц: факты и размышления (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2013. № 4. С. 3-25.
221. Хабарова О. В. Влияние космофизических факторов на биосферу. *Биомедицинские технологии и радиоэлектроника*. 2002. № 2. С. 25-39.
222. Хвостик В. Гуси-гуси... *Пропозиція*. 2008. № 6 (156). С. 126-128.
223. Хомич В. Т., Дишлюк Н. В. Развитие стравохідного мигдалика вакцинованих і невакцинованих курчат. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини : збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії*. 2008. Вип. 16 (41), ч. 2, т. 2. С. 26-30.

224. Цехмистренко С. И. Микроморфология органов пищеварения кур. *Возрастная, видовая, адаптационная морфология животных : материалы 2-й региональной конференции морфологов Сибири и Дальнего Востока*. Улан-Удэ, 1992. С. 107-108.

225. Чалый А. С. Применение гумата натрия и микробного каротина для повышения естественной резистентности индюшат с целью профилактики незаразных болезней. *Лечебно-профилактические меры против незаразных и заразных заболеваний сельскохозяйственных животных : сборник научных трудов Одесского сельскохозяйственного института*. Одесса, 1984. С. 75-83.

226. Чижевский А. Л. Земное эхо солнечных бурь. Москва : Мысль. 1973. 349 с.

227. Чумакова Е. Д., Тельцов Л. П. Видовые и возрастные особенности морфологии органов пищеварения у домашней птицы. *Морфологические ведомости*. Москва-Берлин, 2005. № 3-4. С. 110-114.

228. Чумакова Е. Д., Чумаков В. Ю. Гистологическое строение и морфометрические показатели стенки тонкого отдела кишечника уток. *Актуальные вопросы видовой и возрастной морфологии животных и птиц : материалы международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Н.И. Акаевского и 70-летию кафедры анатомии и гистологии*. Троицк, 1999. С. 27-29.

229. Шахламов В. А., Макарь В. И. Энтероэндокринные клетки, их структура и функции. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*. 1985. Т. 89, № 9. С. 7-17.

230. Шварева О. А., Виноградова М. С., Шестопалова Л. В. Серотонинпродуцирующие клетки в двенадцатиперстной кишке сибирского бурундука в различных сезонных условиях. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 2007. Т. 131, № 6. С. 709-712.

231. Шестаков В. А. Гистологическое строение толстого кишечника цыплят. *Макро-микроморфология и гистохимия сельскохозяйственных*

животных в сравнительно-видовом и возрастном аспектах : сборник научных трудов. Омск, 1987. С. 69-74.

232. Шестаков В. А., Жабин Н. П. Особенности морфологии кишечника кур. *Морфология и гистохимия сельскохозяйственных животных и пушных зверей в сравнительно-видовом и возрастном аспектах : сборник научных трудов / Омский ордена Ленина сельскохозяйственный институт имени С.М. Кирова.* Омск, 1986. С. 77-82.

233. Шестаков И. Ю., Овчинников Д. К., Шведов С. И., Красникова Л. В. Морфологические аспекты роста кишечника кур кроссов «Сибиряк» и «Родонит-2». *Омский научный вестник.* 2012. № 1 (108). С. 210-212.

234. Шестопалова Л. В., Виноградова М. С., Пономарёва О. Н., Дубинин Е. В. Серотонинпродуцирующие клетки в периоды нормо- и гипотермии. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины.* 1993. № 2. С. 119-122.

235. Ширкина Н. И. Строение и гистотопография гастроэнтеропанкреатической эндокринной системы костистых рыб. *Морфология.* 1995. Т. 108, № 3. С. 78-83.

236. Шноль С. Э. Космофизические факторы в случайных процессах. Стокгольм : Svenska fysikarkivat, 2009. 388 с.

237. Шноль С. Э., Зенченко Т. Ф., Зенченко К. И. Закономерности изменения тонкой структуры статистических распределений как следствие космофизических причин. *Успехи физических наук.* 2000. Т. 170, № 2. С. 213-217.

238. Щербатов В., Андреев Д. Суточные биоритмы кур. *Животноводство России.* 2009. № 4. С. 11-12.

239. Эрнст Л. К., Дмитриев Н. Г., Паронян И. А. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных в России и сопредельных странах. Санкт-Петербург : ВНИИГРЖ, 1994. 473 с.

240. Юрина Н., Радостина А. Морфофункциональная гетерогенность и взаимодействие клеток соединительной ткани. Москва : УДН имени П. Лумумбы, 1990. 322 с.

241. Яглов В. В. Актуальные вопросы биологии диффузной эндокринной системы. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии*. 1989. Т. 96, № 1. С. 14-29.

242. Яглов В. В., Попович Ю. И., Котурбаш Т. В. Морфофункциональные изменения эндокринного аппарата тонкой кишки после её проксимальной резекции. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 1997. Т. 123, № 6. С. 653-656.

243. Яглов В. В., Яглова Н. В. Нерешённые проблемы нормальной и патологической морфологии диффузной эндокринной системы. *Архив патологии*. 2011. № 5. С. 58-62.

244. Abdel-Raheem S. M., Abd-Allah S. M. S., Hassanein K. M. A. The effects of prebiotic, probiotic and synbiotic supplementation on intestinal microbial ecology and histomorphology of broiler chickens. *International Journal for Agro Veterinary and Medical Sciences*. 2012. Vol. 6 (4). P. 277-289.

245. Adil S., Banday T., Bhat G. A., Mir M. S., Rehman M. Effect of dietary supplementation of organic acids on performance, intestinal histomorphology, and serum biochemistry of broiler chicken. *Vet. Med. Int.* 2010. Vol. 2010. P. 479-485.

246. Ahmad J. M., Mamde C. S., Patil V. S., Dehaker N. M. Histomorphological studies on the small intestine of japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Indian Journal of Veterinary Anatomy*. 2012. Vol. 24 (2). P. 103-105.

247. Alberts B., Johnson A., Lewis J., Raff M., Roberts K., Walter P. The airways and the gut. *Molecular Biology of the Cell*. New York : Garland Science, 2002. P. 1275-1276.

248. Alcaïno C., Knutson K. R., Treichel A. J., Yildiz G., Strega P. R., Linden D. R., Li J. H., Leiter A. B., Szurszewski J. H., Farrugia G., Beyder A. 2018. A population of gut epithelial enterochromaffin cells is mechanosensitive and requires Piezo2 to convert force into serotonin release. *PNAS*. Vol. 115(32), E7632-E7641.
249. Ali A. A. M., Mokhtar D. M., Ali R. A., Wassif E. T., Abdalla K. E. H. Morphological characteristics of the developing cecum of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Microscopy and Microanalysis*. 2019. Vol. 25(4). P. 1017-1031.
250. Alison B. C. The ontogeny and distribution of glucagon – and pancreatic polypeptide – immunoreactive cells in the gastrointestinal tract of the chicken. *Anatomy and Embryology*. 1990. Vol. 182, N 6. P. 605-610.
251. Alshamy Z., Richardson K. C., Hünigen H., Hafez H. M., Plendl J., Al Masri S. Comparison of the gastrointestinal tract of a dual-purpose to a broiler chicken line: A qualitative and quantitative macroscopic and microscopic study. *PLoS One*. 19. 2018. Vol. 13(10): e0204921.
252. Altmann G. G., Leblond C. P. Factors influencing villus size in the small intestine of adult rats as revealed by transposition of intestinal segments. *Am. J. Anat.* 1970. Vol. 127. P. 15-36.
253. Ameku T., Beckwith H., Blackie L., Miguel-Aliaga L. Food, microbes, sex and old age: on the plasticity of gastrointestinal innervation. *Current Opinion in Neurobiology*. 2020. Vol. 62. P. 83–91.
254. Amerach A. M., Ravindran V., Lentle R. G. Influence of insoluble fiber and whole wheat inclusion on the performance, digestive tract development and ileal microbiota profile of broiler chickens. *Br. Poult. Sci.* 2009. Vol. 50. Is. 3. P. 366-375.
255. Andremont A. Consequences of antibiotic therapy to the intestinal ecosystem. *Ann. Fr. Anesth. Reanim.* 2000. Vol. 19. P. 395-402.

256. Andrew W., Hickman C. P. Digestive systems. *Histology of the vertebrates : a comparative text*. C.V. Mosby Company, St. Louis, MO, 1974. P. 243-296.
257. Anwar S. M., Abd-Elhafeez H. H., Abdel-Maksoud F. M., Abdalla K. E. H. Morph-anatomic and histochemical study of ileum of goose (*Alopochen aegyptiaca*) with special references to immune cells, mucous and serous goblet cells, telocytes, and dark and light smooth muscle fibers. *Microsc Res Tech*. 2021 Jun;84(6):1328-1347.
258. Ao X., Kim H. Effects of grape seed extract on performance, immunity, antioxidant capacity, and meat quality in Pekin ducks. *Poultry Science*. 2020. Vol. 99(4). P. 2078–2086.
259. Aptekmann K. P., Baraldi Arton S. M., Stefanini M. A., Orsi M. A. Morphometric analysis of the intestine of domestic quails (*Coturnix coturnix japonica*) treated with different levels of dietary calcium. *Anat. Histol. Embryol*. 2001. Vol. 30 (5). P. 277-280.
260. Awad W. A., Hess M., Twarużek M., Grajewski J., Kosicki R., Böhm J., Zentek J. The impact of the fusarium mycotoxin deoxynivalenol on the health and performance of broiler chickens. *Int. J. Mol. Sci*. 2011. Vol. 12. P. 7996-8012.
261. Awad W., Ghareeb K., Böhm J. Intestinal structure and function of broiler chickens on diets supplemented with a synbiotic containing *Enterococcus faecium* and oligosaccharides. *Int. J. Mol. Sci*. 2008. Vol. 9. P. 2205-2216.
262. Bach S. P., Renehan A. G., Rotten C. S. Stem cells: the intestinal stem cell as a paradigm. *Carcinogenesis*. 2000. Vol. 21, N 3. P. 469-476.
263. Bals R. Review: Epithelial antimicrobial peptides in host defense against infection. *Respir. Res*. 2000. Vol. 1. P. 141-150.
264. Banaszkiwicz W., Drobnik M. The influence of natural peat and isolated humic acid solution on certain indices of metabolism and of acid-base equilibrium in experimental animals (in Polish). *Roczniki Panstwowego Zakladu Higieny*. 1994. Vol. 45. P. 353-360.

265. Baranylova E., Holman J. Morphological changes in the intestinal wall in fed and fasted chickens in the first week after hatching. *Acta Veterinaria*. 1976. Vol. 45. P. 151-158.
266. Bargsten G., Grube D. Serotonin storage and chromogranins: an experimental study in rat gastric endocrine cells. *Histochemistry Cytochemistry*. 1992. Vol. 40. P. 1147-1155.
267. Bayer R. C., Chawan C. B., Bird F. H., Musgrave S. D. Characteristics of the absorptive surface of the small intestine of the chicken from 1 day to 14 weeks of age. *Poult. Sci.* 1975. Vol. 54. P. 155-169.
268. Beauclercq S., Nadal-Desbarats L., Hennequet-Antier C., Gabriel I., Tesseraud S., Calenge F., Le Bihan-Duval E., Mignon-Grasteau S. Relationships between digestive efficiency and metabolomic profiles of serum and intestinal contents in chickens. *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8(1). P. 66–78.
269. Befus A. D., Johnston N., Leslie G. A., Bienenstock J. Gut associated lymphoid tissue in the chicken. I. morphology, ontogeny, and some functional characteristics of peyer's patches. *J. Immunol.* 1980. Vol. 125. P. 2626-2632.
270. Belley A., Keller K., Gottke M., Chadee C. K. Intestinal mucins in colonization and host defense against pathogens. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 1999. Vol. 60. P. 10-15.
271. Beyer E. C., Barondes S. H. Secretion of endogenous lectin by chicken intestinal goblet cells. *J. Cell Biol.* 1982. Vol. 92. P. 28-33.
272. Bezuidenhout A. J. A light microscopic and immunocytochemical study of the gastrointestinal tract of the ostrich (*Struthio camelus*). *Onderstepoort J. Vet. Res.* 1990. Vol. 57. P. 37-48.
273. Bohórquez D. V., Bohórquez D. V., Ferket P. R. Ultrastructural development of the small intestinal mucosa in the embryo and turkey poultry: A light and electron microscopy study. *Poultry Science*. 2011. Vol. 90. P.842-855.
274. Boros A., Fekete E. The appearance of direct contacts between Auerbach's plexus and smooth muscle cells in the small intestine of the chicken during in ovo development. *Acta. Anat.* 1993. Vol. 146. P. 234-237.

275. Bouhet S., Oswald I. P. The effects of mycotoxins, fungal food contaminants, on the intestinal epithelial cell-derived innate immune response. *Vet. Immunol. Immunopathol.* 2005. Vol. 108. P. 199-209.
276. Bradley G. L., Savage T. F., Timm K. I. The effects of supplementing diets with *Saccharomyces cerevisiae* var. *boulardii* on male poultry performance and ileac morphology. *Poult. Sci.* 1994. Vol. 73. P. 1766-1770.
277. Burgat V. Residues of drugs of veterinary use in food. *Rev. Prat.* 1999. Vol. 41. P. 985-990.
278. Castaldo L., Luchini C. An immunohistochemical study of the endocrine cells in the gastrointestinal tract of domestic duck. *Eur. J. Bas. Appl. Histochem.* 1991. Vol. 35. P. 131-143.
279. Casteleyn C., Doom M., Lambrechts E., Van den Broeck W., Simoens P., Cornillie P. Locations of gut-associated lymphoid tissue in the 3-month-old chicken: a review. *Avian Pathology.* 2010. Vol. 39 (3). P. 143-150.
280. Chambers C., Grey R. D. Development of the structural components of the brush border in absorptive cells of the chick intestine. *Cell Tissue Res.* 1979. Vol. 204. P. 387-405.
281. Chen C. C., Shih Y. C., Chiou P. W. S., Yu B. Effect of different sources of fiber on the intestinal morphology of domestic geese. *Asian Australas. J. Anim. Sci. Search.* 1996. Vol. 9 (5). P. 539-550.
282. Chen W. L., Tang S. G. H., Jahromi M. F., Candyrine S. C. L., Idrus Z., Abdullah N., Liang J. B. Metagenomics analysis reveals significant modulation of cecal microbiota of broilers fed palm kernel expeller diets. *Poultry Science.* 2019. Vol. 98(1). P. 56–68.
283. Cheng H., Leblond C. R. Origin differentiation and renewal of the four main epithelial cell types in the mouse small intestine. III Enteroendocrine cells. *Amer. J. Anat.* 1974. Vol. 141, N 4. P. 503-519.
284. Chichlowski M., Croom W. J.; Edens F. W., MacBride B. W., Qiu R., Chiang C. C., Daniel L. R., Havenstein G. B., Koci M. D. Microarchitecture and spatial relationship between bacteria and ileal, cecal and colonic epithelium in

chicks fed a direct-fed microbial, PrimaLac, and salinomycin. *Poult. Sci.* 2007. Vol. 86. P. 1121-1132.

285. Choi J. H., Lee K., Kim D. W., Kil D. Y., Kim G. B., Cha C. J. Influence of dietary avilamycin on ileal and cecal microbiota in broiler chickens. *Poultry Science.* 2018. Vol. 97(3). 970–979.

286. Cutrignell M. I., Messina M., Tulli F., Randazzo B., Olivotto I., Gasco L., Loponte R., Bovera F. Evaluation of an insect meal of the Black Soldier Fly (*Hermetia illucens*) as soybean substitute: Intestinal morphometry, enzymatic and microbial activity in laying hens. *Research in Veterinary Science.* 2018. Vol. 117. P. 209–215.

287. Daniela M. S., Shulkes A., Anthony J. M. An enteric signal regulates putative g gastrointestinal parasympathetic vasomotor neurons in rats. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2006. P. 625-633.

288. Dayal Y. Endocrine cells of the gut and their neoplasms. *Pathology of the Colon, Small Intestine and Anus.* New York : Churchill Livingstone, 1983. P. 267-300.

289. de Vadder F., Grasset E., Holm L. M., Karsenty G., Macpherson A. J., Olofsson L. E., Bäckhed F. Gut microbiota regulates maturation of the adult enteric nervous system via enteric serotonin networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2018. Vol. 115(25). P. 6458–6463.

290. de Verdal H., S. Mignon-Grasteau, C. Jeulin, E. Le Bihan-Duval, M. Leconte, S. Mallet, C. Martin, A. Narcy. Digestive tract measurements and histological adaptation in broiler lines divergently selected for digestive efficiency. *Poult. Sci.* 2010. Vol. 89. P. 1955-1961.

291. Dehkordi R. A. F., Shakaram M. Morphology of rectum in broiler chicken and domestic fowl: notability of retrograde peristalsis for water preservation. *Journal of Applied Animal Research.* 2018. Vol. 46(1). P. 599–603.

292. Delgado J. R. M. Biological effects of extremely low frequency electromagnetic fields. *Biomagnetism: Application and Theory.* N.–Y. : Pergamon Press. 1985. P. 443-445.

293. Deplancke B., Gaskins H. R. Microbial modulation of innate defense: Goblet cells and the intestinal mucus layer. *Am. J. Clin. Nutr.* 2001. Vol. 73. P. 1131-141.
294. Dibner J. J., Richards J. D., Knight C. D. Microbial imprinting in gut development and health. *J. Appl. Poult. Res.* 2008. Vol. 17. P. 174-188.
295. Ducatelle R., Goossens E., De Meyer F., Eeckhaut V., Antonissen G., Haesebrouck F., Van Immerseel F. Biomarkers for monitoring intestinal health in poultry: present status and future Perspectives. *Veterinary Research.* 2018. Vol. 49. P. 43–50.
296. Duke G. E. Gastrointestinal physiology and nutrition in wild birds. *Proc Nutr Soc.* 1997. Vol. 56 (3). P. 1049-1056.
297. Dumont P., Crenner F., Angel F. Relations between the external layers and the muscular mucosa of the colon. In situ electromyographic study in dogs. *Chirurgie.* 1993-1994. Vol. 119 (3). P. 104-108.
298. Dunham H. J., Williams C., Edens F. W., Casas I. A., Dobrogosz W. J. *Lactobacillus reuteri* immunomodulation of stressor-associated diseases in newly hatched chickens and turkeys. *Poult. Sci.* 1993. Suppl. 1. Vol. 72. P. 103.
299. Ekblad E., Mei Q., Sundler F. Innervation of the gastric mucosa. *Microsc. Res. Tech.* 2010. Vol. 58. P. 241-257.
300. El-Ghareeb A.-W., Zaher M., Abu Amod F. Anatomical, Histological and Histochemical Adaptations of the Avian Alimentary Canal to Their Food Habits : II – *Elanus caeruleus Hamida*. *International Journal of Scientific & Engineering Research.* 2013. Vol. 4. Is. 10. P. 1355-1364.
301. Erfani M. N., Mayahi M., Sadeghi M. A. The effect of alphamune and biomin on histomorphological structure of small intestine and caecal tonsil lymphoid tissue in broiler chicken. *Iranian Journal of Veterinary Research.* 2013. Vol. 15(1), ser. 46. P. 30-35.
302. Faller A., Schuenke M., Schuenke G. M. *The Human Body*. Stuttgart, NewYork : Thieme, 2004. 710 p.

303. Fan W., Shi J., Wang B., Zhang M., Kong M., Li W. Effects of zinc and *Bacillus subtilis* on the reproductive performance, egg quality, nutrient digestion, intestinal morphology, and serum antioxidant capacity of geese breeders. *Poult Sci.* 2022 Mar;101(3):101677.
304. Fan Y., Croom J., Christensen V., Black B., Bird A., Daniel L., McBride B., Eisen E. Jejunal glucose uptake and oxygen consumption in turkey poult selected for rapid growth. *Poult. Sci.* 1997. Vol. 76. P. 1738-1745.
305. Farstad J., Norstein J., Brandzaeg P. Phenotypes of B- and T-cells in human intestinal and mesenteric lymph. *Gastroenterology.* 1997. Vol. 112, № 1. P. 163-173.
306. Ferraris R. P., Villenas S. A., Diamond J. Regulation of brush border enzyme activities and enterocyte migration rates in mouse small intestine. *Amer. J. Physiology.* 1992. Vol. 262. P. 1047-1059.
307. Feyrter F. Uber die peripheren endocrinen (paracrinen) Drusen des Menschen. Wien; Dusseldorf : Maudrich-Verlag, 1953. 203 s.
308. Fiorica-Howells E., Maroteaux L., Gershon M. D. Serotonin and the 5-HT_{2B} receptor in the development of enteric neurons. *J. Neurosci.* 2000. Vol. 20. P. 294-305.
309. Forder R. E., Howarth G. S., Tivey D. R., Hughes R. Bacterial modulation of small intestinal goblet cells and mucin composition during early posthatch development of poultry. *J. Poult. Sci.* 2007. Vol. 86. P. 2396-2403.
310. Franco J. R., Murakami G. A. E. , Natali M. R. M., Garcia E. R. M., Furlan A. C. Influence of delayed placement and dietary lysine levels on small intestine morphometrics and performance of broilers. *Braz. J. Poult. Sci.* 2006. Vol. 8. P. 233-241.
311. Friedman A., Elad O., Cohen I., Bar Shira E. The gut associated lymphoid system in the post-hatch chick: dynamics of maternal IgA. *Israel Journal of Veterinary Medicine.* 2012. Vol. 67 (2). P. 75-81.

312. Fujinuma S., Kamikawa Y., Shimo Y. Mast cell distribution in the esophagus and the ileum of the guinea-pig, rat and hamster. *Dokkyo J. Med. Sci.* 1986. Vol. 13. P. 31–36.
313. Fujita T. The gastro-enteric endocrine cells and their paraneuronic nature. *Chromaffin, enterochromaffin and related cells*. Amsterdam : Elsevier. 1976. P. 191-208.
314. Funk H. U. Die Zahl argentaffiner Zellen des menschlichen Verdauungstraktes unter normalen und pathologischen Bedingungen. *Virchows Arch. path. Anat.* 1966. Bd. 340. S. 289.
315. Furness J. B. The enteric nervous system and neurogastroenterology. *Nature Reviews Gastroenterology and Hepatology*. 2012. Vol. 9. P. 286-294.
316. Furness J. B. *The Enteric Nervous System*. Wiley-Blackwell, 2006. 288 p.
317. Furness J. B., Costa M. Types of nerves in the enteric nervous system. *Neuroscience*. 1980. Vol. 5. P. 1-20.
318. Gabella G. Structure of the musculature of the chicken small intestine. *Anat. Embryol.* 1985. Vol. 171. P. 139-141.
319. Gabriel I., Mallet S. Differences in the digestive tract characteristics of broiler chickens fed on complete pelleted diet or on whole wheat added to pelleted protein concentrate. *Br. Poult. Sci.* 2003. Vol. 44, is. 2. P. 283-290.
320. Gabriel I., S. Mallet, M. Leconte, A. Travel, J. P. Lalles. Effects of whole wheat feeding on the development of the digestive tract of broiler chickens. *Anim. Feed Sci. Tech.* 2008. Vol. 142. P. 144-162.
321. Garcia V. Gomez J., Mignon-Grasteau S. Effects of xylanase and antibiotic supplementations on the nutritional utilization of a wheat diet in growing chicks from genetic D⁺ and D⁻ lines selected for divergent digestion efficiency. *Animal*. 2007. Vol. 1. P. 1435-1442.
322. Gary E., Duke C. The avian cecum: Update and motility review *Pap. Symp. Avian Gastrointest. and Renal. Func. J. Exp. Zool.* 1999. Vol. 283, № 4-5. P. 441-447.

323. Gehart H., Clevers H. Tales from the crypt: new insights into intestinal stem cells. *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology*. 2019. 16(1). P. 19–34.
324. Gershon M. D. Genes, lineages, and tissue interactions in the development of the enteric nervous system. *Am. J. Physiol.* 1998. Vol. 275, no. 5. P. 869-873.
325. Gershon M. D., Kirchgessner A. L., Wade P. R. Functional anatomy of the enteric nervous system. *Physiology of the Gastrointestinal Tract*. New York : Johnson L.R. et al., 1994. Vol. 1. P. 381-422.
326. Gershon M. D., Task J. The serotonin signaling system: From basic understanding to drug development for functional GI disorders. *Gastroenterology*. 2007. Vol. 132. P. 397-414.
327. Geyra A. Uni Z., Sklan D. Enterocyte dynamics and mucosal development in the posthatch chick. *Poult. Sci.* 2001. Vol. 80(6). P. 776-782.
328. Gill R. K., Saksena S., Tyagi S. Serotonin inhibits Na / H exchange activity via 5-HT₄ receptors and activation of PKC in human intestinal epithelial cells. *Gastroenterology*. 2005. Vol. 28(4). P. 962-974.
329. Gledhill A., Enticott M. E., Howe S. Variation in the argyrophil cell population of the rectum in ulcerative colitis and adenocarcinoma. *J. Pathol.* 1986. Vol. 149(4). P. 287-291.
330. Gloria H. Effects of adrenalectomy on serotonin-, somatostatin-, and gastrin-immunoreactive cells in rat gastrointestinal tract. *Digestive Diseases and Sciences*. 1997. Vol. 42(6). P. 1216-1220.
331. Gonkowski S., Gajecka M., Makowska K. Mycotoxins and the enteric nervous system. *Toxins*. 2020. Vol. 12(461). 1–28.
332. Gordon N. M. Serotonin: a real blast for T cells. *Blood*. 2007. Vol. 109(8). P. 3130-3131.
333. Greenwood B., Davison J. S. The relationship between gastrointestinal motility and secretion. *Am. J. Physiol.* 1987. Vol. 252. P. G1-G7.

334. Grossman M. I., Kurata J. H., Rotter J. I., Meyer J. H., Robert A., Richardson C. T., Debas H. T., Jensen D. M. Peptic ulcer: new therapies, new diseases. *Ann. Intern Med.* 1981. Vol. 95(5). P. 609-627
335. Grundy D., Al-Chaer E. D., Aziz Q., Collins S. M., Ke M., Tache Y., Wood J. D. Fundamentals of neurogastroenterology: basic science. *Gastroenterol.* 2006. Vol. 130. P. 1391-1411.
336. Hakanson B. G., Ecblad E., Panula P. Histamine in endocrine cells in the stomach. A survey of several species using a panel of histamine antibodies. *Histochemistry.* 1986. Vol. 86(1). P. 5-17.
337. Hamid H., Zhang J.Y., Li W.X., Liu C., Li M.L., Zhao L.H., Ji C., Ma Q. G. Interactions between the cecal microbiota and non-alcoholic steatohepatitis using laying hens as the model. *Poultry Science.* 2019. Vol. 98(6). P. 2509–2521.
338. Hanafy B. G., Abumandour M. M. A., Bassuoni N. F. Morphological features of the gastrointestinal tract of Garganey (*Anas querquedula*, Linnaeus 1758) Oesophagus to coprodeum. *Anatomia, Histologia, Embryologia.* 2020. Vol. 49(2). P. 233–250.
339. Hansson G. C. Role of mucus layers in gut infection and inflammation. *Curr. Opin. Microbiol.* 2012. Vol. 15. P. 57-62.
340. Hara K., Kubo M., Szurszewski J. H. Electrophysiology of smooth muscle of the small intestine of some mammals. *J. Physiol.* 1986. Vol. 372. P. 501-520.
341. Hasnain S. Z., Gallagher A. L., Grencis R. K., Thornton D. J. A new role for mucins in immunity: Insights from gastrointestinal nematode infection. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 2013. Vol. 45. P. 364–374.
342. Hassouna E. M. A. Some anatomical and morphometrical studies on the intestinal tract of chicken, duck, goose, turkey, pigeon, dove, quail, sparrow, heron, jackdaw, hoopoe, kestrel and owl. *Assiut Veterinary Medical Journal.* 2001. Vol. 44. P. 47-78.
343. He C., Wu H., Lv Y., You H., Zha L., Li Q., Huang Y., Tian J., Chen Q., Shen Y., Xiong S., Xue F. Gastrointestinal development and microbiota

responses of geese to honeycomb flavonoids supplementation. *Front Vet Sci.* 2021 Oct 18;8:739237.

344. He J., He Y., Pan D., Cao J., Sun Y., Zeng X. Associations of gut microbiota with heat stress-induced changes of growth, fat deposition, intestinal morphology, and antioxidant capacity in ducks. *Frontiers in Microbiology.* 2019. Vol. 10. P. 903–908.

345. He L. W., Meng Q. X., Li D. Y., Zhang Y. W., Ren L. P. Effect of different fiber sources on performance, carcass characteristics and gastrointestinal tract development of growing Greylag geese. *Br. Poult. Sci.* 2015. Vol. 56(1). P. 88-93.

346. Heidenhain R. Untersuchungen über den Bau der Labdrusen. *Arch. Mikr. Anat.* 1870. Bd. 6. S. 368-406.

347. Hermiston M. L., Gordon J. I. Organization of the crypt–villus axis and evolution of its stem cell hierarchy during intestinal development. *Am. J. Physiol.* 1995. Vol. 268. P. 813-822.

348. Hill K. J. Physiology of the digestive tract. *Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl.* D. J. Bell and B. M. Freeman. New York : Academic Press, 1979. P. 31-47.

349. Hodges R. D. The Histology of Fowl. 1974 : Academic Press, London. 648 p.

350. Hodges R. D., Michael E. Structure and histochemistry of the normal intestine of the fowl. The fine structure of the duodenal crypt. *Cell Tiss. Res.* 1975. Vol. 160. P. 125-138.

351. Hooge D. M. Meta-analysis of broiler chicken pen trials evaluating dietary mannan oligosaccharide. *Int. J. Poultry Sci.* 2004. Vol. 3. P. 163-174.

352. Huck T. A., Porter N. Effect of humatees on microbial activity. *Journal of General Microbiology.* 1991. Vol. 137. P. 2321-2329.

353. Hunt A., Al-Nakkash L., Lee A. H., Smith H. F. Phylogeny and herbivore are related to avian cecal size. *Scientific Reports.* 2019. Vol. 9(1). P. 4243.

354. Hurwitz S., Bar A. Regulation of pH in the Intestine of the laying fowl. *Poultry Science*. 1968. Vol. 47. P. 1029-1035.
355. Hussein S., Rezk H. Macro and microscopic characteristics of the gastrointestinal tract of the cattle egret (*Bubulcus ibis*). *International Journal of Anatomy and Research*. 2016. Vol. 4(2). P. 2162-74.
356. Ichikawa H., Kuroiwa T., Inagaki A. Probiotic bacteria stimulate epithelial cell proliferation in rat. *Dig. Dis. Sci*. 1999. Vol. 44. P. 2119-2123.
357. Igwebuike U. M., Eze U. U. Morphological characteristics of the small intestine of the African pied crow (*Corvus albus*). *Animal Research International*. 2010. Vol. 7(1). P. 1116-1120.
358. Iji P. A., Saki A., Tivey D. R. Body and intestinal growth of broiler chickens on a commercial starter diet. 1. Intestinal weight and mucosal development. *Br. Poultry Sci*. 2001. Vol. 42. P. 505-513.
359. Imondi A. R., Bird F. H. The turnover of intestinal epithelium in the chick. *Poultry Sci*. 1966. Vol. 45. P. 142-147.
360. Incharoen T., Yamauchi K. Performance and histological changes of the intestinal villi in chickens fed dietary natural zeolite including plant extract. *Asian J. Poult. Sci*. 2009. Vol. 3. P. 42–50.
361. Incharoen T., Yamauchi K., Erikawa T., Gotoh H.. Histology of intestinal villi and epithelial cells in chickens fed lowprotein or low-fat diets. *Ital. J. Anim. Sci*. 2010. Vol. P. 429-434.
362. Indu V. R., Lucy K. M., Sreeranjini A. R., Ashok N., Chungath J. J. A comparative study on the histomorphology of ileum and colo-rectum in peafowl (*Pavo cristatus*). *Journal of Indian veterinary Association Kerala*. 2011. Vol. 9(2). P. 35-38.
363. Islam K. M. S., Schuhmacher A., Gropp J. M. Humic acid substances in animal agriculture. *Pakistan Journal of nutrition*. 2005. Vol. 4 (3). P. 126-134.
364. Jacquier V., Nelson A., Jlali M., Rhayat L., Brinch K.S., Devillard E. *Bacillus subtilis* 29784 induces a shift in broiler gut microbiome toward butyrate-

producing bacteria and improves intestinal histomorphology and animal performance. *Poultry Science*. 2019. Vol. 98(6). P. 2548–2554.

365. James P. S., Smith M. W. Single-villus analysis of disaccharidase expression by different regions of the mouse intestine. *J. Physiol.* 1988. Vol. 401. P. 533-545.

366. Jia F., Guo W., Liu Y., Zhang T., Xu B., Teng Z., Tao D., Zhou H., Zhang D., Gao Y. Effects of dietary fibre on intestinal microbiota in geese evaluated by 16SrRNA gene sequencing. *J Appl Microbiol.* 2022 Jun;132(6):4440-4451.

367. Jiang J. F., Song X. M., Huang X., Zhou W. D., Wu J. L., Zhu Z. G., Zheng H. C., Jiang Y. Q. Effects of alfalfa meal on growth performance and gastrointestinal tract development of growing ducks. *Asian-Australas J. Anim. Sci.* 2012. Vol. 25(10). P. 1445-1450.

368. Jin L. Z., Ho Y. W., Abdullah N., Jalaludin S. Digestive and bacteria enzyme activities in broilers fed diets supplemented with *Lactobacillus* cultures. *Poult. Sci.* 2000. Vol. 79. P. 886-891.

369. Jin S.-H., Corless A., Sell J. L. Digestive system development in post-hatch poultry. *World's Poultry Science Journal.* 1998. Vol. 54(4). P. 335-345.

370. Kachave C. D., Bhosle N. S., Mamde C. S., Lambate S. B. Histological observations on small intestine in broiler and layer of poultry birds. *Royal Veterinary Journal of India.* 2009. Vol. 5(1-2). P. 5-9.

371. Kadhim A. B., Dali E. I., Sharoot H. A., Abdul-Rida M. A.-H. Histomorphological study of duodenum of goose (*Anser anser*). *Al-Qadisiyah Journal of Veterinary Medicine Sciences.* 2018. Vol. 17(2). P. 43–48.

372. Kadhim K. K., Abu Bakar M. Z., Noordin M. M., Babjee M. A., Saad M. Z. Light and scanning electron microscopy of the small intestine of young malaysian village chicken and commercial broiler. *Pertanika J. Trop. Agric. Sci.* 2014. Vol. 37(1). P. 51-64.

373. Kadhim K. K., Zuki A. B. Z., Noordin M. M., Babjee S. M. A., Zamri-Saad M. Histomorphometric evaluation of small intestinal mucosa of red

jungle fowl and commercial broiler from one day to four months of age. *African Journal of Biotechnology*. 2012. Vol. 11 (7). P. 1806-1811.

374. Kamer G., Kiska M. Effect of ration contents on morphology of digestive system of chickens and turkeys. *Egypt. J. Anim. Prod.* 1978. Vol. 18(12). P. 143-152.

375. Kamikawa Y., Shibukawa A., Uchida K., Sakuma A., Kubota K., Ohno Y. Comparison of motor reactivity of the colonic muscularis mucosae isolated from human, guinea pig and rat in vitro. *Pol. J. Pharmacol.* 2002. Vol. 54. P. 261-266.

376. Katanbaf M. N., Dunnington E. A., Siegel P. B. Allomorphic relationships from hatching to 56 days in parental lines and F1 crosses of chickens selected over 27 generations for high or low body weight. *Growth Development and Aging*. 1988. Vol. 52. P. 11-12.

377. Kenyon B. P., Watkins E. J., Butler P. J. Posthatch growth of the digestive system in wild and domesticated ducks. *British Poultry Science*. 2004. Vol. 45, iss. 3. P. 331-341.

378. Kim J. J., Waliul I. K. Goblet cells and mucins: role in innate defense in enteric infections. *Pathogens*. 2013. Vol. 2. P. 55-70.

379. Kim Y. S., Ho S. B. Intestinal goblet cells and mucins in health and disease: recent insights and progress. *Curr. Gastroenterol. Rep.* 2010. Vol. 12. P. 319-330.

380. King C. E., Arnold L. The activities of the intestinal mucosal motor mechanism. *Am. J. Physiol.* 1922. Vol. 59. P. 97-121.

381. King C. E., Arnold L., Church J. G. The physiological role of the intestinal mucosal movements. *Am. J. Physiol.* 1922. Vol. 61. P. 80-92.

382. King C. E., Robinson M. H. The nervous mechanisms of the muscularis mucosae. *Am. J. Physiol.* 1945. Vol. 143. P. 325-335.

383. King D. E., Asem E. K., Adeola O. Ontogenetic development of intestinal digestive functions in White Pekin ducks. *J. Nutr.* 2000. Vol. 130. P. 57-62.

384. King I. S. , Paterson J. Y. F., Peacock M. A., Smith M. W., Syme G. Effect of diet upon enterocyte differentiation in the rat jejunum. *J. Physiol.* 1983. Vol. 344. P. 465-481.
385. Kirchgessner A, L., Gershon M. D. Projections of submucosal neurons to the myenteric plexus of the guinea pig intestine: in vitro tracing of microcircuits by retrograde and anterograde transport. *J. Comp. Neurol.* 1988. Vol. 277(4). P. 487-498.
386. Kirchgessner A. L., Gershon M. D. Identification of vagal efferent fibers and putative target neurons in the enteric nervous system of the rat. *J. Comp. Neurol.* 1989. Vol. 285. P. 38-53.
387. Kisielinski K., Willis A., Prescher A., Schumpelick V. A simple new method to calculate small intestine absorptive surface in the rat. *Clinical and Experimental Medicine.* 2002. Vol. 2. P. 131-135.
388. Klinken V. , Jan-Willem B., Dekker J., Buller H. A., Einerhand A. W. C. Mucin gene structure and expression: Protection vs. Adhesion. *Am. J. Physiol.* 1995. Vol. 269. P. 613-627.
389. Kokoszynski D., Wasilewsk R., Saleh M., Piwczynski D., Arpášová H., Hrnecar C., Fik M. Growth performance, body measurements, carcass and some internal organs characteristics of Pekin ducks. *Animals.* 2019. Vol. 9(11). P. 963–969.
390. Konturek S. J., Konturek P. C., Brzozowski T. From nerves and hormones to bacteria in the stomach; nobel prize for achievements in gastrology during last century. *J. Physiol. Pharmacol.* 2005. Vol. 56. P 507-530.
391. Krogdahl A., Sell J. L. Influence of age on lipase, amylase, and protease activities in pancreatic tissue and intestinal contents of young turkeys. *Poultry Sci.* 1989. Vol. 68. P. 1561-1568.
392. Kuhnert M., Fuchs V., Golbs S. Pharmacologic and toxicological properties of humic acids and their activity profile for veterinary medicine therapy. *Ditsch. Tierarztl. Wochenschr.* 1989. Vol. 96(1). P. 3-10.

393. Kulkarni S., Ganz J., Bayrer J., Becker L., Bogunovic M., Rao M. Advances in enteric neurobiology: The "brain" in the gut in health and disease. *Journal of Neuroscience*. 2018. Vol. 38(44). P. 9346–9354.
394. Kuriyama H., Kitamura K., Itoh, T., Inoue R. Physiological features of visceral smooth muscle cells, with special reference to receptors and ion channels. *Physiol. Rev.* 1998. Vol. 78. P. 811-920.
395. Kushch M. M., Makhotyna D. S., Fesenko I. A., Savenko M. M., Ulianytska A. Yu. Microstructure of the nerve plexus of the muscular membrane of the gut of domestic ducks (*Anas platyrhynchos domesticus*) of different ages. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2021. Vol. 12, № 1. P. 3–8.
396. Lan T., Verstegen M. W. A., Tamminga S., Williams B. A. The role of the commensal gut microbial community in broiler chickens. *World's Poultry Sci. Jour.* 2005. Vol. 61. P. 95-104.
397. Langley J. N. Concessions of the enteric nerve cells. *J. Physiol. (Lond)*. 1922. № 56. P. 39.
398. Laudadio V., Passantino L., Perillo A., Lopresti G., Passantino A., Khan R. U., Tufarelli V. Productive performance and histological features of intestinal mucosa of broiler chickens fed different dietary protein levels. *Poultry Science*. 2010. Vol. 91. P. 265-270.
399. Lecoin L., Gabella G., Le Douarin N. Origin of the c-kitpositive interstitial cells in the avian bowel. *Development*. 1996. Vol. 122. P. 725-733.
400. Lembo A., Camilleri M. Chronic constipation. *N. Engl. J. Med.* 2003. Vol. 349. P. 1360-1368.
401. Lewis L. D., Fordtran J. S. Effect of perfusion rate on absorption, surface area, unstirred water layer thickness, permeability, and intraluminal pressure in the rat ileum in vivo. *Gastroenterology*. 1975. Vol. 68(6). P. 1509-1516.
402. Li G., Wang X., Liu Y., Wang C., Yang Y., Gong S., Zhu L., He D., Wang H. Supplementation with honeysuckle extract improves growth

performance, immune performance, gut morphology, and cecal microbes in geese. *Front Vet Sci.* 2022 Nov 3;9:1006318.

403. Li S. L., Han L. X., Zhen L. J., Yu H. B., Yu Y. Z., Qu L. D. Immunohistochemical localization of 5-HT cells in gastrointestinal tract of HBK-SPF ducks of 40 weeks old. *Chinese Journal of Comparative Medicine.* 2008. Vol. 18. P. 27-36.

404. Liddle R. A. Neuropods. *Cellular and Molecular Gastroenterology and Hepatology.* 2019. Vol. 7(4). P. 739–747.

405. Liebler-Tenorio E. M., Pabst R. MALT structure and function in farm animals. *Veterinary Research.* 2006. Vol. 37. P. 257-280.

406. Lilja C. A comparative study of posthatal growth and organ development in some species of birds. *Growth.* 1983. Vol. 47. P. 317-339.

407. Lilja C., Sperber I., Marks H. L. Posthatal growth and organ development in Japanese quail selected for high growth rate. *Growth.* 1985. Vol. 49. P. 51-62.

408. Liman N., Gülmes N., Aslan S. The development of the small intestine of the geese (*Anser anser*) at the pre- and post-hatching periods. *Erciyes Universitesi Sağlık Bilimleri Dergisi (E. Ü. Journal of Health Sciences).* 2002. Vol. 11 (1). P. 45-56.

409. Ling I. T. C., Sauka-Spengler T. Early chromatin shaping predetermines multipotent vagal neural crest into neural, neuronal and mesenchymal lineages. *Nature Cell Biology.* 2019. Vol. 21(12). P. 1504–1517.

410. Liu B. Y., Wang Z. Y., Yang H. M., Wang X. B., Hu P., Lu J. Developmental morphology of the small intestine in Yangzhou goslings. *African Journal of Biotechnology.* 2010. Vol. 9 (43). P. 7392-7400.

411. Liu Z. L., Chen Y., Xue J. J., Huang X. F., Chen Z. P., Wang Q. G., Wang C. Effects of ambient temperature on the growth performance, fat deposition, and intestinal morphology of geese from 28 to 49 days of age. *Poult Sci.* 2022 May;101(5):101814.

412. Liu Z. L., Xue J. J., Huang X. F., Chen Y., Wang Q. G., Zhang S., Wang C. Effect of stocking density on growth performance, feather quality, serum hormone, and intestinal development of geese from 1 to 14 days of age. *Poult Sci.* 2021 Nov;100(11):101417.
413. Lu C. C., Wei R. X., Deng D. H., Luo Z. Y., Abdulai M., Liu H. H., Kang B., Hu S. Q., Li L., Xu H. Y., Hu J. W., Wei S. H., Han C. C. Effect of different types of sugar on gut physiology and microbiota in overfed goose. *Poult Sci.* 2021 Jul;100(7):101208.
414. Luna L. G. Manual of Histologic Staining Methods of the Armed Forces Institute of Pathology. – 3rd edn., McGraw-Hill Book Company, New York. 1968. 258 c.
415. Ma J., Rubin B. K., Voynow J. A. Mucins, mucus, and goblet cells. *Chest.* 2018. 154(1). P. 169–176.
416. Maiolino R., Fieretti A., Menna L. F., Meo C. Research on the efficiency of probiotics in diets for broiler chickens. *International Journal of Poultry Sciences.* 1992. Vol. 4. P. 488-492.
417. Maneewan B., Yamauchi K. Effects of semi-purified pellet diet on the chicken intestinal villus histology. *Poultry Sci.* 2003. Vol. 40. P. 254-266.
418. Marchini C. F. P., Silva P. L., Nascimento M. R. D. M., Beletti M. E., Silva N. M., Guimarães E. C. Body weight, intestinal morphometry and cell proliferation of broiler chickens submitted to cyclic heat stress. *Int. J. Poultry Sci.* 2011. Vol. 10. P. 455-460.
419. Marchini C. F., Nascimento M. R., Beletti M. E., Silva N. M., Guimarães E. C. Body weight, intestinal morphometry and cell proliferation of broiler chickens submitted to cyclic heat stress. *Int. J. Poultry Sci.* 2011. Vol. 10. P. 455-460.
420. Markovicva R., Šefera D., Krsticvb M., Petrujkicv B. Effect of different growth promoters on broiler performance and gut morphology. *Arch. Med. Vet.* 2009. Vol. 41. P. 163-169.

421. Masson P. Neural proliferation in the vermiform appendix. *Cytology and cellular pathology of the nervous system*. N.-Y. : Paul Hoeber, 1932. Vol. 3. P. 1095.
422. Mayhew T. M., Middleton C. Crypts, villi and microvilli in the small intestine of the rat. A stereological study of their variability within and between animals. *J. Anat.* 1985. Vol. 141. P. 1-17.
423. McCauley H. A. Enteroendocrine regulation of nutrient absorption. *Journal of Nutrition*. 2020. Vol. 150(1). P. 10–21.
424. McCauley H. A., Matthis A. L., Enriquez J. R., Nichol J. T., Sanchez J. G., Stone W. J., Sundaram N., Helmrath M. A., Montrose M. H., Aihara E., Wells J. M. Enteroendocrine cells couple nutrient sensing to nutrient absorption by regulating ion transport. *Nature Communications*. 2020. Vol. 11(1). P. 4791.
425. Menge H., Sepulveda F. V., Smith M. W. Cellular adaptation of amino acid transport following intestinal resection in the rat. *J. Physiol.* 1983. Vol. 334. P. 213-223.
426. Michael E., Hodges R. D. Histochemical changes in the fowl small intestine associated with enhanced absorption after feed restriction. *Histochemie*. 1973. Vol. 36 (1). P. 39-49.
427. Mignon-Grasteau S., Muley N., Bastianelli D., Gomez J., Peron A., Sellier N., Millet N., Besnard J., Hallouis M., Carre B. Heritability of digestibilities and divergent selection for digestion ability in growing chicks fed a wheat diet. *Poult. Sci.* 2004. Vol. 83. P. 860-867.
428. Mitchell M. A., Smith M. W. The effects of genetic selection for increased growth rate on mucosal and muscle weights in the different regions of the small intestine of the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 1991. Vol. 99. P. 251-258.
429. Mitjans M. G., Barniol G., Ferrer R. Mucosal surface area in chicken small intestine during development. *Cell. Tissue Res.* 1997. Vol. 290. P. 71-78.
430. Moran E. T. Digestion and absorption of carbohydrates in fowl and events through perinatal development. *J. Nutr.* 1985. Vol. 115. P. 665-674.

431. Mozafar S., Taklimi S. M., Ghahri H., Isakan M. A. Influence of different levels of humic acid and esterified glucomannan on growth performance and intestinal morphology of broiler chickens / *Agricultural Sciences*. 2012. Vol. 3, N 5. P. 663-668.
432. Muramatsu T., Takasu O., Furuse M., Tasaki I., Okumura J. Influence of the gut microflora on protein synthesis in tissues and in the whole body of chicks. *Biochem. J.* 1987. Vol. 246. P. 475-479.
433. Nagy N., Goldstein A. M. Enteric nervous system development: A crest cell's journey from neural tube to colon. *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2017. Vol. 66. P. 94–106.
434. Nakamura K., Sato T., Ohashi A., Tsurui H., Hasegawa H. Role of a serotonin precursor in development of gut microvilli. *The American Journal of Pathology*. 2008. Vol. 172(2). P. 333-344.
435. Navidshad B., Adibmoradi M., Pirsaraei Z. A. Effects of dietary supplementation of *Aspergillus* originated prebiotic (Fermacto) on performance and small intestinal morphology of broiler chickens fed diluted diets. *Ital. J. Anim. Sci.* 2010. Vol. 9. P. 55-60.
436. Nitsan Z., Ben-Avraham G., Zoref Z., Nir I. Growth and development of digestive organs and some enzymes in broiler chicks after hatching. *Br. Poultry Sci.* 1991. Vol. 32. P. 515-523.
437. Noy Y., Geyra A., Sklan D. The effect of early feeding on growth and small intestinal development in the posthatch poultry. *Poult. Sci.* 2001. Vol. 80. P. 912-919.
438. Noy Y., Sklan D. Digestion and absorption in the young chicks. *Poult. Sci.* 1995. Vol. 74. P. 366-373.
439. Noy Y., Sklan D. Metabolic responses to early nutrition. *J. Appl. Poult. Res.* 1998. Vol. 7. P. 437-451.
440. Noy Y., Sklan D. Posthatch development in poultry. *J. Appl. Poult.* 1997. Res. 344-354.

441. Nurmi J. T., Tratnyek P. G. Design of quinonoid-enriched humic materials with enhanced redox properties. *Environ. Sci. Technol.* 2002. Vol. 36. P. 617-622.
442. Ogiolda L., Wanke R, Rottmann O., Hermanns W., Wolf E. Intestinal dimensions of mice divergently selected for body weight. *Anat. Rec.* 1998. Vol. 250 (3). P. 292-299.
443. Olah I., Nagy N., Magyar A., Palya V. Esophageal tonsil: a novel gut-associated lymphoid organ. *Poult. Sci.* 2003. Vol. 82. P. 767-770.
444. Oliveira M. C, Rodrigues E. A., Marques R. H. Performance and morphology of intestinal mucosa of broilers fed mannan-oligosaccharides and enzymes. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.* 2008. Vol. 60. P. 442-448.
445. Paganin M., Meneguz P. G. Gut length of wild and reared rock partridges its role releale success. *Gibier Faune sauvage.* 1992. Vol. 9. P. 136-178.
446. Pal P. K., Sarkar S., Chattopadhyay A., Tan D. X. Bandyopadhyay D. Enterochromaffin cells as the source of melatonin: key findings and functional relevance in mammals. *Melatonin Research.* 2019. Vol. 2(4). P. 61–82.
447. Pandit K., Dhote B. S., Mahanta D., Sathapathy S., Tamilselvan S., Mrigesh M., Mishra S. Histological, histomorphometrical and histochemical studies on the large intestine of Uttara fowl. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences.* 2018. Vol. 7(3). P. 1477–1491.
448. Pearse A. G. E. Common cytochemical and ultrastructural characteristics of cell producing polypeptide hormones (the APUD series) and their relevance to thyroid and ultimobranchial cells and calcitonin. *Proc. Roy. Soc.* 1968. Ser. B. Vol. 170(1018). P. 71-80.
449. Pearse A. G. E. The cytochemistry and ultrastructure of polypeptide hormone-producing cells of the APUD series and embryologic, physiologic and pathologic implications of the concept. *Histochemistry, Cytochemistry.* 1969. Vol. 17. P. 303-313.

450. Pearse A. G. Endocrine-Autonomic relationships: neural crest and placodal contributions to the enteric nervous system. *Histochemistry and Cell Biol. Auton. Neurons and paraganglia*. Berlin, 1987. P. 201-207.
451. Peghini P. L., Annibale B., Azzoni C. Effect of chronic hypergastrinemia on human enterochromaffin-like cells: insights from patients with sporadic gastrinomas. *Gastroenterology*. 2003. Vol. 123, N 1. P. 68-85.
452. Percy W. H., Burakoff R., Rose K., Desai H. P., Pothoulakis C., Eglow R. In vitro evidence that rabbit distal colonic muscularis mucosae has a *Clostridium difficile* toxin A receptor. *Am. J. Physiol.* 1998. Vol. 275. P. 402-409.
453. Pictet R. L., Rall L. B., Phelps P. The neural crest and origin of the insulin-producing and other gastrointestinal hormone-producing cells. *Science*. 1976. Vol. 191. P. 191-192.
454. Plovier H., Cani P. D. Enteroendocrine cells: metabolic relays between microbes and their host. *Endocrine development*. 2017. Vol. 32. P. 139-164.
455. Ponti F. Pharmacology of serotonin: what a clinician should know. *Gut*. 2004. № 53. P. 1520-1535.
456. Posovszky C. Development and anatomy of the enteroendocrine system in humans. *Endocrine development*. 2017. Vol. 32. P. 20-37.
457. Potten C. S. Stem cells in the gastrointestinal epithelium: numbers, characteristics and death. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 1998. Vol. 353. P. 821-830.
458. Rath N. C., Huff W. E., Huff G. R. Effect of humic acid on broiler chickens. *Poultry Science*. 2006. Vol. 85. P. 410-414.
459. Redig P. T. The avian ceca: obligate combustion chambers or facultative afterburners? *J. Exp. Zool.* 1989. Vol. 3 P. 66-69.
460. Riede U. N., Zeck-Kapp G., Freudenberg N., Keller H. U., Seubert B. Humate induced activation of human granulocytes. *Virchows Archiv B Cell Pathology Zell-Pathologie*. 1991. Vol. 60. P. 27-34.

461. Rindi G., Leiter A. B., Kopin A. S. Bordi C, Solcia E. The «normal» endocrine cell of the gut. *Changing concepts and new evidences*. Ann. N.Y. Acad. Sci. 2004. Vol. 1014. P. 1-12.
462. Rodjan P., Soisuwan K., Thongprajukaew K., Theapparatt Y., Khongthong S., Jeenkeawpieam J., Salaeharar T. Effect of organic acids or probiotics alone or in combination on growth performance, nutrient digestibility, enzyme activities, intestinal morphology and gut microflora in broiler chickens. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition (Berl)*. 2018. Vol. 102(2):e931-e940.
463. Rolls B. A., Turvey A., Coates M. E. The influence of the gut microflora and of dietary fibre on epithelial cell migration in the chick intestine. *Br. J. Nutr.* 1978. Vol. 39. P. 91-98.
464. Rougiere N., Carre B. Comparison of gastrointestinal transit times between chickens from D+ and D- genetic lines selected for divergent digestion efficiency. *Animal*. 2010. Vol. 4. P. 1861-1872.
465. Rougiere N., Malbert C.-H., Rideau N., Cognie J., Carre B. Comparison of gizzard activity between chickens from genetic D+ and D- lines selected for divergent digestion efficiency. *Poult. Sci.* 2012. Vol. 91. P. 460-467.
466. Rowling P. J. E., Sepulveda F. V. The distribution of (Na+ K+)-ATPase along the villus crypt-axis in the rabbit small intestine. *Biochim. Biophys. Acta*. 1984. Vol. 771. P. 35-41.
467. S. Parsaie, Shariatmadari F., Zamiri M. J., Khajeh K. Influence of wheat-based diets supplemented with xylanase, bile acid and antibiotics on performance, digestive tract measurements and gut morphology of broilers compared with a maize-based diet. *Br. Poult. Sci.* 2007. Vol. 48 (5). P. 594-600.
468. Samanya M., Yamauchi K. Histological alterations of intestinal villi in chickens fed dried *Bacillus subtilis* var. natto. *Comp. Biochem. Physiol.* 2002. Vol. 133. P. 95-104.

469. Samli H. E, Senkoylu N., Koc F.; KanterM., Agma A. Effects of *Enterococcus faecium* and dried whey on broiler performance, gut histomorphology and microbiota. *Arch. Anim. Nutr.* 2007. Vol. 61. P. 42-49.
470. Sassellia V., Pachnis V., Burns A. J. The enteric nervous system. *Developmental Biology.* 2012. Vol. 366. Is. 1. P. 64-73.
471. Sayrafi R., Shahrooz R., Soltanolinejad F., Rahimi S. Histomorphometrical study of the prebiotic effects on intestine morphology and growth performance of broiler chickens. *Veterinary Research Forum.* 2011. Vol. 2. P. 45-51.
472. Schaefer C. M., Corsiglia C. M., Mireles A., Koutsos E. A. Turkey breeder hen age affects growth and systemic and intestinal inflammatory responses in female poults examined at different ages post-hatch. *Poultry Sci.* 2006. Vol. 85. P. 1755-1763.
473. Schat K. A., Myers T. J. Avian intestinal immunity. *CRC Crit. Rev. Poult. Biol.* 1991. Vol. 3. P. 19-34.
474. Schummer A., Nickel J., Seiferle E. Anatomie der Hausvogel. *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.* Berlin-Hamburg. 1973. Bd. 5. P. 3-141.
475. Sclan D., Smirnov A., Plavnik I. The effect of dietary fibre on the small intestines and apparent digestion in the turkey. *Br. Poult. Sci.* 2003. Vol. 44. Is. 5. P. 735-740.
476. Sell J. L., Angel C. R., Piquer F. J., Mallarino E. G., Al-Batshan H. A. Developmental patterns of selected characteristics of the gastrointestinal tract of young turkeys. *Poultry Sci.* 1991. Vol. 70. P. 1200-1205.
477. Sell J. Physiological limitations and potential for improvement in gastrointestinal tract function of poultry. *J. Appl. Poult. Res.* 1996. Vol. 5. P. 96-101.
478. Sell-Kubiak E., Wimmers K., Reyer H., Szwaczkowski T. Genetic aspects of feed efficiency and reduction of environmental footprint in broilers: a review. *Journal of Applied Genetics.* 2017. Vol. 58(4). P. 487–498.

479. Semenza G. Anchoring and biosynthesis of stalked brush border membrane protein: glycosidases and peptidases of enterocytes and of renal tubuli. *Annu. Rev. Cell Biol.* 1986. Vol. 2. P. 255-313.
480. Shalaei M., Hosseini S. M., Zergani E. Effect of different supplements on eggshell quality, some characteristics of gastrointestinal tract and performance of laying hens. *Vet. Res. Forum.* 2014. Vol. 5(4). P. 277-286.
481. Shermer C. L., Maciorowski K. G., Baily C. A., Byers F. M., Ricke S. Caecal metabolites and microbial populations in chickens consuming diets containing a mined humate compound. *Journal of the Science of Food and Agriculture.* 1998. Vol. 77. P. 479-486.
482. Shulten H.-R., Schnitzer M. A. A state of the art structural concept for humic substances text. *Naturwissenschaften.* 1993. Vol. 80. P. 29-30.
483. Singh I. A. A modification of the Masson–Hamperl method for staining of argentaffin cells. *Anat. Anz.* 1964. Vol. 115, № 1. P. 81-82.
484. Sjolund K., Sanden G., Hakanson R., Sundler F. Endocrine cells in human intestine: an immunocytochemical study. *Gastroenterology.* 1983. № 85. P. 1120-1130.
485. Sklan D. Development of the digestive tract of poultry. *World Poultry Sci.* 2001. Vol. 57. P. 415-428.
486. Sklan D., Shelly M., Makovsky B., Geyra A., Klipper K., Friedman A. The effect of chronic feeding diacetoxyscirpenol and T-2 toxin on performance, health, small intestinal physiology and antibody production in turkey poults. *Br. Poult. Sci.* 2003. Vol. 44. P. 46-52.
487. Smith M. W., Mitchell M. A., Peacock M. A. Effects of genetic selection on growth rate and intestinal structure in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 1990. Vol. 97. P. 57-63.
488. Solcia E., Creutzfeldt W., Falkmer S. Human gastroenteropancreatic endocrine-paracrine cells: Santa Monica, 1980, Classification. *Cellular basis of chemical messengers in the digestive system.* London, Toronto, Sidney, San Francisco : Academic Press. 1981. P. 159-165.

489. Solis F., Farnell M. B., Tellez G., Balog J. M., Anthony N. B., Torres-Rodriguez A., Donoghue A. M. Effect of prebiotic on gut development and ascites incidence of broilers reared in a hypoxic environment. *Poult. Sci.* 2005. Vol. 84 (7). P. 1092-1100.
490. Sorum H., Sunder M. Resistance to antibiotics in the normal flora of animals. *Vet. Res.* 2001. Vol. 32. P. 227-241.
491. Specian R. D., Oliver M. G. Functional biology of intestinal goblet cells. *Am. J. Physiol.* 1991. Vol. 260. P. C183-193.
492. Spencer N. J., Hu H. Enteric nervous system: sensory transduction, neural circuits and gastrointestinal motility. *Nature Reviews Gastroenterology & Hepatology.* 2020. Vol. 17(6). 338–351.
493. Stamm B., Hacki W. H., Klöppel G. Gastrin-producing tumors and the Zollinger-Ellison syndrome. *Endocrine Pathology of the Gut and Pancreas.* Boca Raton, Florida : CRC Press, 1991. P. 155.
494. Standring S., ed. *Gray's Anatomy: The Anatomical Basis of Clinical Practice*, 40th ed. Churchill Livingstone. 2008. 1600 p.
495. Stasi C., Sadalla S., Milani S. The relationship between the serotonin metabolism, gut-microbiota and the gut-brain axis. *Current Drug Metabolism.* 2019. Vol. 20(8). P. 646–655.
496. Steinberg C. E. W. *Ecology of humic substances in freshwaters.* Springer. 2003. P. 332.
497. Strugnell R. A., Wijburg O. L. The role of secretory antibodies in infection immunity. *Nat. Rev. Microbiol.* 2010. Vol. 8. P. 656-667.
498. Sugiarto H. Avian antimicrobial peptides: the defence role of beta defensins. *Biochemical and Biophysical Research Communications.* 2004. Vol. 323. P. 721–727.
499. Suicmez M., Ulus M. A study of the anatomy, histology and ultrastructure of the digestive tract of *Orthrias angorae Steindachner, 1897.* *Folia biol.* (Kraków). 2005. Vol. 53. P. 95-100.

500. Suprasert A., Chongcharoen B. Histochemical detection of glycoconjugates in chicken colonic epithelium with a specific horseradish peroxidase-conjugated lectin. *Kasetsart J.* 1988. Vol. 22. P. 261-268.

501. Swatson H. K., Gous R., Iji P. A., Zarrinkalam R. Effect of dietary protein level, amino acid balance, and feeding level on growth, gastrointestinal tract, and mucosal structure of the small intestine in broiler chickens. *Anim. Res.* 2002. Vol. 51. P. 501-515.

502. Tarachai P., Yamauchi K. Effects of luminal nutrient absorption, intraluminal physical stimulation, and intravenous parenteral alimentation on the recovery responses of duodenal villus morphology following feed withdrawal in chickens. *Poultry Science.* 2000. Vol. 79 (11). P. 1578-1585.

503. Tarakci B. G., Yaman M., Bayrakdar A., Yaman I. Immunohistochemical study on the endocrine cells in the gastrointestinal tract of the ostrich. *Medicine Wet.* 2008. Vol. 64 (1). P. 64-67.

504. Terence Bennett J., Cobb J. L. S. Studies on the avian gizzard: Auerbach's plexus. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie.* 1969. Vol. 99, issue 1. P. 109-120.

505. Thomas D. V., Ravindran V. Effect of cereal type on performance, gastrointestinal tract development and intestinal morphology of the newly hatched chick. *J. Poultry Sci.* 2008. Vol. 45. P. 46-50.

506. Thomson A. B. R., Cheeseman C. I., Keelan M., Fedorak R., Clandinin M.T. Crypt cell production rate, enterocytes turnover time and appearance of transport along the jejunal villus of the rat. *Biochimica et Biophysica Acta.* 1994. Vol. 863. P. 197-204.

507. Thuneberg L. One hundred years of interstitial cells of Cajal. *Microsc. Res. Tech.* 1999. Vol. 47. P. 223-238.

508. Tivey D. R., Smith M. W. Cytochemical analysis of single villus peptidase activities in pig intestine during neonatal development. *Histochem. J.* 1989. Vol. 21. P. 601-608.

509. Traber P. G., Gumucio D. L., Wang W. Isolation of intestinal epithelial cells for the study of differential gene expression along the crypt villus axis. *Amer. J. of Physiology*. 2001. P. 895-903.
510. Turk D. E. The anatomy of the avian digestive tract as related to feed utilization. *Poultry Sci.* 1982. Vol. 61. P. 1225-1244.
511. Uchida K., Kamikawa Y. Muscularis mucosae – the forgotten sibling. *J. Smooth Muscle Res.* 2007. Vol. 43(5) P. 157-177.
512. Uni Z., Ganot S., Sklan D. Posthatch development of mucosal function in the broiler small intestine. *Poult. Sci.* 1998. Vol. 77. P. 75-82.
513. Uni Z., Noy Y., Sklan D. Development of the small intestine in heavy and light strain chicks before and after hatching. *British Poultry Science*. 1996. Vol. 37. P. 63-71.
514. Uni Z., Noy Y., Sklan D. Post hatch changes in morphology and function of the small intestines in heavy and light strain chicks. *Poult. Sci.* 1995. Vol. 74. P. 1622-1629.
515. Uni Z., Noy Y., Sklan D. Posthatch changes in morphology and function of the small intestines in heavy- and light-strain chicks. *Poultry Science*. 1995. Vol. 74. P. 1622-1629.
516. Uni Z., Noy Y., Sklan D. Posthatch development of small intestinal function in the poultry. *Poult. Sci.* 1999. Vol. 78. P. 215-222.
517. Uni Z., Platin R., Sklan D. Cell proliferation in chicken intestinal epithelium occurs in the crypt and along the villus. *J. Comp. Physiol.* 1998. Vol. 168. P. 241-247.
518. Van Dijk J. E., Huisman J. E., Koninkx F. J. G. Structural and functional aspects of a healthy gastrointestinal tract. *Nutrition and Health of the Gastrointestinal Tract*. Wageningen : Academic Publishers, 2002. P. 71-98.
519. Van Montfrans C., Peppelenbosch M., Te Velde A. A., Van Deventer S. Inflammatory signal transduction in Crohn's disease and novel therapeutic approaches. *Biochem. Pharmacol.* 2002. Vol. 64. P. 789-795.

520. van Staaveren N., Krumma J., Forsythe P., Kjaer J.B., Kwon I.Y., Mao Y.K., West C., Kunze W., Harlander-Matauschek A. Cecal motility and the impact of *Lactobacillus* in feather pecking laying hens. *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10(1). 12978.
521. Wali O. N., Kadhim K. K. Histomorphological comparison of proventriculus and small intestine of heavy and light line pre- and at hatching. *International Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2014. Vol. 6(1). P. 40-47.
522. Wang J. X., Peng K. M. Developmental morphology of the small intestine of African ostrich chicks. *Poultry Science*. 2008. Vol. 87(12). P. 2629-2635.
523. Wang S., Chen L., He M., Shen J., Li G., Tao Z., Wu R., Lu L. Different rearing conditions alter gut microbiota composition and host physiology in Shaoxing ducks. *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8(1). P. 7387.
524. Wang W., Zheng S., Sharshov K., Cao J., Sun H., Yang F., Wang X., Li L. Distinctive gut microbial community structure in both the wild and farmed Swan goose (*Anser cygnoides*). *J. Basic Microbiol.* 2016. Vol. 56(11). P. 1299-1307.
525. Ward S. M., Ordog T., Bayguinov J. R., Horowitz B., Epperson A., Shen L., Westphal H., Sanders K. M. Development of interstitial cells of Cajal and pacemaking in mice lacking enteric nerves. *Gastroenterology*. 1999. Vol. 117. P. 584-594.
526. Wei R. X., Ye F. J., He F., Song Q., Xiong X. P., Yang W. L., Gang X., Hu J. W., Hu B., Xu H. Y., Li L., Liu H. H., Zeng X. Y., Chen L., Kang B., Han C. C. Comparison of overfeeding effects on gut physiology and microbiota in two goose breeds. *Poult Sci*. 2021 Mar;100(3):100960.
527. Weiser M. M. Intestinal epithelial cell surface membrane glycoprotein synthesis. I. An indicator of cellular differentiation. *J. Biol. Chem.* 1973. Vol. 248. P. 2536-2541.

528. Wen K., Liu L., Zhao M., Geng T., Gong D. The changes in microbiotic composition of different intestinal tracts and the effects of supplemented lactobacillus during the formation of goose fatty liver. *Front Microbiol.* 2022 Jul 18;13:906895.

529. Wever R. A. Human circadian rhythms under the influence of weak electric fields and the different aspects of these studies. *Int. J. Biometeorol.* 1973. Vol. 17(3). P. 227-232.

530. Williams T., Athrey G. Cloacal swabs are unreliable sources for estimating lower gastro-intestinal tract microbiota membership and structure in broiler chicken. *Microorganisms.* 2020. Vol. 12;8(5):E718.

531. Withers H. R., Elkind M. M. Microcolony survival assay for cells of mouse intestinal mucosa exposed to radiation. *Int. J. Radiat. Biol. Relat. Stud. Phys. Chem. Med.* 1970. Vol. 17. P. 261-267.

532. Wu G. Intestinal mucosal amino acid catabolism. *J. Nutr.* 1998. Vol. 128. P. 1249-1252.

533. Xiang Q., Wang C., Zhang H., Lai W., Wei H., Peng J. Effects of different probiotics on laying performance, egg quality, oxidative status, and gut health in laying hens. *Animals (Basel).* 2019. Vol. 9(12). P. 1110.

534. Xing Y., Wang S., Fan J., Oso A. O., Kim S. W., Xiao D., Yang T., Liu G., Jiang G., Li Z., Li L., Zhang B. Effects of dietary supplementation with lysine-yielding *Bacillus subtilis* on gut morphology, cecal microflora, and intestinal immune response of Linwu ducks. *J. Anim. Sci.* 2015. Vol. 93. P. 3449-3457.

535. Xu P., Hong Y., Chen P., Wang X., Li S., Wang J., Meng F., Zhou Z., Shi D., Li Z., Cao S., Xiao Y. Regulation of the cecal microbiota community and the fatty liver deposition by the addition of brewers' spent grain to feed of Landes geese. *Front Microbiol.* 2022 Sep 20;13:970563.

536. Xue G. D., Barekatin R., Wu S. B., Choct M., Swick R. A. Dietary L-glutamine supplementation improves growth performance, gut morphology, and

serum biochemical indices of broiler chickens during necrotic enteritis challenge. *Poultry Science*. 2018. Vol. 97(4). P. 1334–1341.

537. Yamada J., Kitamura N., Yamashita T. The relative frequency and topographical distribution of somatostatin-, GRP-, glucagon-, 5-HT-, and neurotensin-immunoreactive cells in the proventriculus of seven species of birds. *Arch. Histol. Jap.* 1985. Vol. 48(3). P. 305-314.

538. Yamauchi K. Review on chicken intestinal villus histological alterations related with intestinal function. *Jpn. Poult. Sci.* 2002. Vol. 39. P. 229-242.

539. Yamauchi K., Incharoen T., Yamauchi K. The relationship between intestinal histology and function as shown by compensatory enlargement of remnant villi after midgut resection in chickens. *Anat Rec.* 2010. Vol. 293. P. 2071-2079.

540. Yamauchi K., Tarachai P. Changes in intestinal villi, cell area and intracellular autophagic vacuoles related to intestinal function in chickens. *Brit. Poultry Sci.* 2000. Vol. 41. P. 416-423.

541. Yan W., Sun C., Yuan J., Yang N. Gut metagenomic analysis reveals prominent roles of *Lactobacillus* and cecal microbiota in chicken feed efficiency. *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. (45308).

542. Yang H., Lyu W., Lu L., Shi X., Li N., Wang W., Xiao Y. Biogeography of microbiome and short-chain fatty acids in the gastrointestinal tract of duck. *Poultry Science*. 2020. Vol. 99(8). P. 4016–4027.

543. Yang J., Zhang L., Li X., Zhang L., Liu X., Peng K. An immunohistochemical study on the distribution of endocrine cells in the digestive tract of gray goose (*Anser anser*). *Turk. J. Vet. Anim. Sci.* 2012. Vol. 36 (4). P. 373-379.

544. Yang Y., Iji P. A., Choct M. Dietary modulation of gut microflora in broiler chickens: a review of the role of six kinds of alternatives to in-feed antibiotics. *World's Poultry Science Journal*. 2009. Vol. 65. P. 97-114.

545. Yang Y., Iji P. A., Choct M. Effects of different dietary levels of mannanoligosaccharide on growth performance and gut development of broiler chickens. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 2007. Vol. 20, N 7. P. 1084-1091.
546. YangZ. Yu., Gandahi J. A., Bian X., Wu L., Liu Y., Zhang L., Zhang Q., Chen Q. The identification of *c-Kit*-positive cells in the intestine of chicken. *Poultry Science*. 2012. Vol. 91(9). P. 2264-2269.
547. Yasar S., Forbes J. M. Performance and gastrointestinal response of broiler chickens fed on cereal grain-based foods soaked in water. *Br. Poult. Sci.* 1999. Vol. 40. P. 65-76.
548. Yason C. V., Summers B. A., Schat K. A. Pathogenesis of rotavirus infection in various age groups of chickens and turkeys: Pathology. *Am. J. Vet. Res.* 1987. Vol. 48(6). P. 927-938.
549. Yoruk M. A., Gu M., Hayirli A., Macit M. Effects of supplementation of humate and probiotic on egg production and quality parameters during the late laying period in hens. *Poultry Science*. 2004. Vol. 83. P. 84-88.
550. Yotsuya S., Shikama H., Imamura M. Efficacy of the inflammatory cell infiltration inhibitor IS-741 on colitis induced by dextran sulfate sodium in the rat. *Jpn. J. Pharmacol.* 2001. Vol. 87. P. 151-157.
551. Young H. M., Newgreen D. Enteric neural crest-derived cells, origin, identification, migration, and differentiation. *Anat. Rec.* 2001. Vol. 262(1). P. 1-15.
552. Yovchev D., Dimitrov D., Penchev G. Age weight and morphometrical parameters of the bronze turkey's (*Meleagris meleagris gallopavo*) intestines. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2013. Vol. 19(3). P. 611-614.
553. Yu B., Tsai C. C., Hsu J. C., Chiou P. W. Effect of different sources of dietary fibre on growth performance, intestinal morphology and caecal carbohydrates of domestic geese. *Br. Poult. Sci.* 1998. Vol. 39(4). P. 560-567.
554. Yu Y., Yang W, Li Y., Cong Y. Enteroendocrine cells: sensing gut microbiota and regulating inflammatory bowel diseases. *Inflammatory Bowel Diseases*. 2020. Vol. 26(1). P. 11–20.

555. Zemko A. Príspevok k postnatalného rastu traviaceho aparatu a niektorých jeho orgonov u pekiuských kacat v podmienkach vykrmu. *Acta Zootechn. Nitra*. 1971. P. 201-214.

556. Zhang A. W., Lee B. D., Lee S. K., Lee K. W., An G. H., Song K. B., Lee C. H. Effects of yeast (*Saccharomyces cerevisiae*) cell components on growth performance, meat quality, and ileal mucosa development of broiler chicks. *Poult. Sci.* 2005. Vol. 84. P. 1015-1021.

557. Zhang J., Yuan Y., Wang F., He H., Wan K., Liu A. Effect of yeast culture supplementation on blood characteristics, body development, intestinal morphology, and enzyme activities in geese. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl)*. 2022 Mar 31.

558. Zhao C., Nguyen T., Liu L., Sacco R.E., Brogden K.A., Lehrer R.I. Gallinacin-3, an inducible epithelial β -defensin in the chicken. *Infect. Immun.* 2001. Vol. 69. P. 2684-2691.

559. Ziechmann W. Humic substances and their medical effectiveness. *Study of Huminat on the Human RH Line Cells : 12th International Peat Congress*. Finland. 2004. T. 2. P. 1205-1208.

560. Ziswiler V. Function and structure of the alimentary tract as an indicator of evolutionary trends. *Fortschritte der Zoologie*. 1985. Vol. 130. P. 295-303.