ДРОЖДИНА ЕКАТЕРИНА ПЕТРОВНА

ВЛИЯНИЕ ДИСПЕРГИРОВАННОЙ ПИЩИ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБОДОЧНОЙ КИШКИ БЕЛЫХ КРЫС В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

16.00.02 - патология, онкология и морфология животных

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

H

Работа выполнена на кафедре общей биологии Государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Ульяновский государственный университет»

Научный руководитель: докто

доктор биологических наук, профессор

Сыч Виталий Федорович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор

Балашов Владимир Павлович;

доктор биологических чаук, профессор

Великанов Валериан Иванович

Ведущая организация: Казанская государственная академия

ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана

Защита диссертации состоится « *lb» 4000 (« 2006 года в 4 часов на заседании диссертационного совета К 212.117.05 при ГОУВПО Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева (430000, г. Саранск, ул. Большевистская, 68).*

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Мордовского государственного университета им. Н.П. Огарева.

Joven

Автореферат разослан «У» ок табы 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета кандидат биологических наук, доцент

Т.А. Романова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Выяснение адаптационных возможностей органов желудочно-кишечного тракта, наряду с исследованием общих принципов адаптации организма животных и человека, является одной из актуальных проблем современной биологии и медицины (Helmrath M.A. et al., 1996; Robinson M.K. et al., 1999; Wayhs M.L. et al., 2004; Marcal Natali M.R. et al., 2005). Обеспечивающая непрерывность потока вещества, энергии и информации в организме, пищеварительная система рассматривается одной из наиболее лабильных систем, реагирующих значительными и долговременными структурно-функциональными изменениями на воздействие эндо- и экзогенных факторов. Адаптивные реакции органов пищеварительного тракта представляют интерес не только в связи с отчетливо выраженной взаимосвязью структуры и функции (Bloch R. et al., 1975; Williamson R.C., 1979; Зарипов Б.З. и др., 1983), но и с комплексным характером развития приспособительных процессов (Смирнов К.В., Уголев А.М., 1981).

Приспособление пищеварительной системы к физико-химическим свойствам пишн является одной из наиболее важных биологических закономерностей, во многом определяющей пищевой статус организма. Характер питания существенно влияет на иммунобнологические свойства организма, функциональные возможности, состояние здоровья и продолжительность жизни (Jolly C.A., 2005). Произвольный бессистемный выбор пищевых продуктов в большинстве случаев приводит к нарушениям питапия, которые в зависимости от многих генетических и фенотипических характеристик организма провоцируют развитие ряда тяжелых заболеваний (Haenel H., 1980; Уголев А.М., 1991; Волгарев М.Н. и др., 1997; McGarr S.E. et al., 2005). Вместе с тем, практически неизученным остается влияние физических свойств пиши на особенности развития и функционирования стенки пищеварительного канала, в том числе толстой кишки. Свособразие раздражающих свойств пищевого кома, пропульсивно-моторных свойств пищеварительного канала, а также времени и характера обработки химуса, образующегося из пищи с различной степенью диспергирования, несомненно, сказываются на становлении морфофункциональных характеристик стенки кишечника в постнатальный период. Существенно возросла актуальность подобных исследований в связи с неуклонно нарастающей в современном обществе тепденцией потребления все более мелкоизмельченных, тщательно механически обработанных и лишенных сстественных структурных качеств пищевых продуктов.

К настоящему времени достаточно подробно описан физиологический аспект приспособления органов пищеварительной системы к различ-

ной пище (Шлыгин Г.К., 1967; Уголев А.М. и др., 1986; Jorgensen H. et al., 2004; Mouille B. et al., 2004) и режиму питания (Путилин Н.И., Старицкая Л.Н., 1961; Fabry P., 1965), единичные работы посвящены структурным преобразованиям стенки желудочно-кишечного тракта при разных типах питания (Сапин М.Р., Никитюк Д.Б., 1993; Молдавская А.А., 2004). Однако какие-либо данные о морфологических изменениях стенки кишечника, в том числе ободочной кишки, в условиях длительного потребления диспергированной (механически измельченной) пищи отсутствуют. Следует отметить, что приспособительные реакции пищеварительной системы необходимо рассматривать в неразрывной связи с исходным структурнофункциональным уровнем органов и тканей, поскольку последнее в значительной мере определяет ее реактивность и адаптационные возможности органов и системы в целом. В связи с этим особую актуальность приобретает всестороннее исследование закономерностей морфогенеза ободочной кишки как органа (отдела), неразрывно связанного со всем пищеварительным трактом и организмом в целом.

По данным многих экспериментальных исследований адаптационный процесс является существенно меняющейся во времени реакцией (Филиппович С.И., 1962; Молдавская А.А., 2004), в связи с чем несомненный интерес представляет стадийность развития адаптации, а также адаптационные возможности структур стенки ободочной кишки в зрелом возрасте. Изложенное выше предопределило выбор темы, постановку цели и задач настоящего диссертационного исследования.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы явилось изучение морфологических особенностей ободочной кишки белых крыс в раннем постнатальном онтогенезе при потреблении диспергированной пищи.

Достижение указанной цели основывалось на решении следующих задач:

- 1. Исследовать становление морфологических характеристик слизистой оболочки, подслизистой основы и мышечной оболочки ободочной кишки белых крыс в раинем постнатальном онтогенезе.
- 2. Изучить особенности постнатального морфогенеза слизистой оболочки и подслизистой основы ободочной кишки белых крыс при питании диспергированной пищей.
- 3. Исследовать влияние питания диспергированной пищей на развитие мышечной оболочки ободочной кишки в раннем постнатальном онтогсиезе.
- 4. Установить возможности морфологической адаптации слизистой оболочки, подслизистой основы и мышечной оболочки ободочной кишки белых крыс, длительно питавшихся диспергированной пищей, к потреблению недиспергированной пищи.

Научная новизна. Получены новые данные о структурных преобразованиях стенки ободочной кишки белых крыс в раннем постнатальном онтогенезе. Определены периоды интенсивных изменений основных морфологических характеристик слизистой оболочки, подслизистой основы и мышечной оболочки ободочной кишки. Впервые в максимально приближенных к естественным экспериментальных условиях показано существенное влияние питания диспергированной пищей на морфогенез структур слизистой и мышечной оболочек ободочной кишки. Установлена частичная обратимость адаптивных преобразований стенки ободочной кишки в репродуктивный период после перехода животных от питания диспергированной пищей к питанию недиспергированной пищей.

Научно-практическая значимость работы. Результаты настоящей работы дополняют существующие представления о постнатальном развитии структурной организации стенки ободочной кишки белых крыс, а также ее преобразовании в процессе развития и жизнедеятельности организма. Новые данные об особенностях морфогенеза ободочной кишки при потреблении диспергированной гищи представляют интерес для теоретических и прикладных разделов морфологии животных и биологии развития. Полученные данные могут быть использованы для разработки практических рекомендаций по профилактике функциональных расстройств и патологий желудочнокишечного тракта. Результаты исследования представляют интерес как информационная основа для разработки конкретных способов коррекции морфогенеза органов пищеварительной системы животных.

Положения, выносимые на защиту.

- 1. Длительное питание диспергированной нищей обуславливает отклонения морфогенеза слизистой оболочки и подслизистой основы ободочной кишки белых крыс, проявляющиеся в двухэталном преобразовании их структур.
- 2. Постнатальный морфогенез ободочной кишки животных, питающихся диспергированной пищей, характеризуется общей гипертрофией мышечной оболочки, особенностью которой является гетерохронность начала утолщения продольного и циркулярного слоев.
- 3. Морфологические изменения, возникшие в ходе адаптации к длительному питанию диспергированной пищей, характеризуются частичной обратимостью в репродуктивный период (120-180 дни) после перехода животных от питания диспергированной пищей к питанию недиспергированной пищей.

Апробация работы. Основные положения и результаты исследования представлены на II Всероссийской научной конференции «Актуальные вопросы здоровья и среды обитания современного человека» (Ульяновск,

2005), Российской научной конференции с международным участием «Медико-биологические аспекты мультифакториальной патологии» (Курск, 2006), VIII Конгрессе международной ассоциации морфологов (Орел, 2006).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 научных работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, результатов собственных исследований, их обсуждения, выводов, списка литературы и приложения. Диссертационная работа изложена на 166 страницах машинописного текста, иллюстрирована 71 рисунком, 13 таблицами. Список используемой литературы содержит 249 работ, из которых 134 отечественных и 115 иностранных авторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследования послужили 120 самцов беспородных белых крыс. На 21-й день после рождения животных произвольно разделяли на контрольную и две (I и II) опытные группы. Животных контрольной группы содержали в обычных условиях вивария на естественном для грызунов корме, основу которого составляло цельное зерно пшеницы, а также разрезанные на большие куски овощи. Животным I опытной группы с 21-го по 180-й день эксперимента скармливали диспергированный корм того же состава (измельченное на мельнице зерно, пропущенные через мясорубку овощи). Животные II опытной группы потребляли диспергированный корм до 120-го дня постнатального онтогенеза, после чего переводились до окончания эксперимента (180-й день онтогенеза) на естественный для грызунов корм. Кормление осуществлялось два раза в сутки, при этом обеспечивался свободный доступ животных к корму и воде.

Для периодизации постнатального онтогенеза крыс использована схема, предложенная В.И. Махинько и В.Н. Никитиным (1975), основанная на изменении скорости объемного и линейного роста, величии абсолютного прироста и анатомо-физиологических особенностей белых крыс. В возрасте 21-го (поздний молочный период), 45-ти (препубертатный период), 60-ти (препубертатный период), 120-ти (пубертатный период), 180-ти (репродуктивный период) дней животных контрольной и I опытной группы взвешивали и декапитировали под эфирным наркозом. Декапитацию животных II опытной группы, предварительно наркотизированных эфиром, проводили на 180-й день постнатального онтогенеза.

Эксперимент проводился в осенне-зимний период. В связи с выраженной биологической ритмичностью деятельности кишечных желез (Светикова К.М., Катинас Г.С., 1974), животные каждой возрастной группы выводились

из эксперимента в одно и то же время утром до первого кормления. Объектом исследования послужила восходящая ободочная кишка, краниальные участки которой фиксировали в 10% нейтральном формалине, затем обезвоживали в спиртах восходящей концентрации и заключали в парафин. Поперечные срезы толщиной 5 мкм изготавливали с помощью микротома МПС-2. После депарафинирования срезы окрашивали тематоксилин-эозином и альциановым синим. Окрашенные срезы заключали в бальзам.

Морфологические исследования включали: 1. Определение абсолютной и относительной толшины слизистой оболочки. 2. Определение глубины кишечных желез. 3. Отповления митотического индекса (МИ) эпителиопитов крипт. Учет количества делящихся клеток производили в концевых отделах 20 продольно срезанных крипт ободочной кишки на участке размером в 25 клеток с каждой стороны крипты от ее дна. МИ вычисляли в промилле как отношение количества делящихся клеток к 1000 изученных. 4. Определение количества бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии слизистой оболочки (исследовали 1000 кдеток, количество бокаловилных клеток выражали в промилле, %). 5. Измерение высоты поверхностных эпителиопитов. 6. Определение средних показателей площадей сечения ядра и питоплазмы поверхностных эпителионитов, коррелирующих с их средними объемами (Автандилов Г.Г., 1990). 7. Определение среднего показателя ядерно-цитоплазматического отношения у поверхностных эпителиоцитов. 8. Определение абсолютной и относительной толщины подслизистой основы. 9. Определение абсолютной и относительной толщины продольного и циркулярного слоев мышечной оболочки, а также толщины мышечной оболочки в целом. 10. Определение поперечного диаметра ядер гладких миоцитов (ГМ) продольного и циркулярного слоев мышечной оболочки. 11. Определение площади сечения ядер ГМ, 12. Определение количества ядер ГМ продольного и циркулярного слоев мышечной оболочки на стандартной площади среза (1225 мкм²), в ходе которого ядра ГМ подечитывали в 40 произвольно выбранных участках мышечной оболочки. 13. Вычисление ядерноцитоплазматического отношения ГМ. Поскольку прямое вычисление ядерноцитоплазматического отношения (ЯЦОГМ) для ГМ стенки кишечника оказалось невозможным из-за нечеткости границ цитоплазмы, для его определения использовали формулу: ЯЩО $_{\text{ГМ}}$ =(NS₂/(S₁- NS₂))×100%, где S₁ – стандартная площадь среза (1225 мкм²), S_2 – средняя площадь сечения ядра ГМ, N – количество ядер ГМ на стандартной площади среза (S₁). 14. Установление средней скорости (V_{св.}) прироста толщины продольного и циркулярного слоев мышечной оболочки, а также мышечной оболочки в целом с помощью формулы: $V_{cp.}=(L_1-L_2)/\Gamma$, где L_1 – средняя величина показателя в начальный

период времени, L_2 — средняя величина показателя в конечный период времени, T — период времени. 15. Определение толщины стенки ободочной кишки в целом.

Описание, сравнительно-морфологический анализ и морфометрия структур на постоянных микропрепаратах проводились с помощью бинокулярного микроскопа «Биолам-И» при увеличениях 10×10, 10×60, 10×100. Для морфометрического исследования применялась компьютерная видеотестеистема, включающая микроскоп «Биолам-И», цифровую фотокамеру «Nikon» и комплексную программу обработки морфометрических данных «Мекос Ц1». При определении линейных размеров проводили не менее 50 измерений структур каждого животного, среднюю площадь исследуемой структуры определяли по итогам измерения 500 структур каждого из изученных животных. Каждая возрастная группа включала во всех исследованиях не менее чем пять опытных и контрольных животных. Полученные морфометрические данные подвергали статистической обработке с определением критерия значимости (Т) по Стьюденту, уровень значимости был принят р<0,05 (Лакин Г.Ф., 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕПИЕ

1. Ранний постнатальный морфогенез стенки ободочной кишки в норме

В ранний препубертатный период (21-45 дни) происходит интенсивное утолщение слизистой оболочки и увеличение глубины крипт ободочной кишки. Показатели толщины слизистой оболочки и глубины крипт возрастают соответственно в 1,7 и 1,9 раза, после чего (45-180 дни) отмечается их относительная стабилизация (табл.1). МИ эпителия крипт на ранних этапах онтогенеза (21-60 дни) характеризуется относительной стабильностью. Несколько увеличивается он в пубертатный (60-120 дни) и значительно возрастает в репродуктивный (120-180 дни) периоды. Такая динамика митотического индекса соответствует сложившимся представлениям о невысокой пролиферативной активности эпителиоцитов кищечника белых крыс на ранних стадиях постнатального развития (Заварзин А.А., 1967), сопоставимой с таковой взрослых животных (Тhompson J.S., 1990; Holt P.R., 1996).

Подслизистая основа ободочной кишки утолщается наиболее интенсивно в препубертатный и пубертатный периоды постнатального онтогенеза (21-120 дни): к 120-му дню постнатального онтогенеза голщина подслизистой основы увеличивается в 2,92 раза. Последующий (репродуктивный) период (120-180 дни) характеризуется относительной стабильностью толщины подслизистой основы, которая увеличивается лишь на 3,15%.

Таблица I
Морфометрические показатели слизистой оболочки и подслизистой основы ободочной кишки в норме (контроль) и при потреблении диспергированной пици (опыт I)

Возраст	Показатель	Толцина	Глубила крипт	Митотический	Толщина
(дни)	i 🔪	слизистой	(мкм)	индекс крипт	поделизистой
	I_	оболочки		(%)	основы
	Группа	(MKM)	L		(MKM)
21	контроль	134,96±11,34	110,73±12,27	27,50±0,64	16,06±0,57
	контроль	230,49±5,78	208,13±5,80	29,75±1,80	24,23±1,79
45	опыт І	214,61±8,03	191,88±7,41	30,00±2,34	27,70±0,80°
	контроль	236,23±6,85	210,78±7,44	27,40±0,60	28,38±1,63
60	опыт [253,69±9,22	230,39±10,26	27,75±1,25	34,65±1,51**
	контроль	228,97±7,92	205,89±7,68	32,50±0,96	46,97±2,22
120	опыт Ј	181,91±3,97°*	152,33±4,16 ⁻⁴	26,5±0,87*	36,70±1,49 ⁺
	контроль	237,87±2,17	210,29±2,00	44,25±1,47	48,45±1,30
180	опыт І	203,31±5,69"	175,17±5,27°+	38,80±1,32**	37,45±1,41*

Примечание: * - достоверные отличия от предыдущего значения, + - достоверные отличия от контрольных значений (при р<0,05).

После перехода животных от молочного типа питания к питанию пищей взрослых животных (21-й день постнатального онтогенеза) удельное содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии слизистой оболочки ободочной кишки существенно снижается (с 68,00±2,94‰ у 21-дневных животных до 52,30±0,86‰ у 45-дневных животных). В последующий период (45-120 дни) количество бокаловидных экзокриноцитов значительно увеличивается, составляя у 60- и 120-дневных животных соответственно 60,75±1,10‰ и 72,00±1,68‰ (р<0,01). В период с 120-го по 180-й день содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии относительно стабилизируется (68,20±0,99‰).

Препубертатный период (21-60 дни) характеризуется относительной стабильностью высоты поверхностных эпителиоцитов (у 21-дневных животных она составляет 22,70 \pm 0,71 мкм, у 45- и 60-дневных животных – соответственно 23,40 \pm 0,55 мкм и 24,95 \pm 0,37 мкм). В последующем (60-120 дни) рассматриваемый показатель снижается до 22,95 \pm 0,55 мкм (р<0,05). К 180-му дню высота поверхностных эпителиоцитов достигает максимального значения (25,75 \pm 0,73 мкм). Возрастная динамика изменений площади сечения ядер поверхностных эпителиоцитов в целом соответствует динамике изменений их высоты. В ранние сроки (21-60 дни) постнатального онтогенеза значительно увеличивается (р<0,01) площадь сечения цитоплазмы поверхностных эпителиоцитов. Однако в пубертатный период (60-120 дни) она заметно сокращается (р<0,01), существенно не изменяясь (р>0,05) в последующем.

Постнатальный морфотенез ободочной кишки характеризуется утолщением мышечной оболочки в целом, происходящим преимущественно за счет ее циркулярного слоя. Наиболее интенсивно утолщение мышечной оболочки протекает с 21-го по 60-й день (препубертатный период), тогда как минимальные темпы роста мышечной оболочки отмечаются с 60-го по 120-й день (пубертатный период). В период с 120-го по 180-й день постнатального онтогенеза утолщение мышечной оболочки несколько интенсифицируется. Примечательно, что на протяжении всего исследованного периода онтогенеза (21-180 дни) толщина циркулярного слоя мышечной оболочки ободочной кишки значительно превышает толщину продольного слоя.

Наибольшая интенсивность утоящения стенки ободочной кишки в целом отмечается после перехода животных от молочного вскармливания к самостоятельному питанию: на 21-й день постнатального онтогенеза толщина стенки составляет 227,96±1,77 мкм, на 45-й день — 378,16±6,35 мкм (р<0,001). К 60-му дию стенка ободочной кишки утолщается до 423,53±8,33 мкм (р<0,01), после чего наступает ее относительная стабилизация (447,84±10,62 мкм). В течение репродуктивного периода (120-180 дни) этот показатель увеличивается до 516,59±9,83 мкм (р<0,01).

2. Особенности раннего постиатального морфогенеза стенки ободочной кишки при потреблении диспергированной пищи

Постнатальный оптогенез животных, питающихся диспергированной пищей, отличается разнонаправленной тенденцией изменения основных морфометрических показателей слизистой оболочки ободочной кишки. Так, если на раяних этапах оптогенеза (21-60 дни) у животных I опытной группы происходит значительное утолщение слизистой оболочки, увеличение глубины крипт, то в последующем (60-180 дни) значения данных показателей существенно уменьшаются (табл.1).

После смены молочного питания питанием диспергированной пищей (21-45 дни постнатального онтогенеза) содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии ободочной кишки уменьшается с 68,00±2,94‰ до 55,50±2,53‰ (р<0,05). С 45-го по 60-й день данный показатель значительно увеличивается (рис.2), достигая 75,50±1,50‰. В последующем (60-120 дни) удельное содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии ободочной кишки животных I опытной группы уменьшается до 61,20±2,13‰, а затем относительно стабилизируется, составляя к 180-му дню 56,80±2,23‰. Подслизистая основа наиболее интенсивно утолщается у опытных животных в начальный период эксперимента (21-60 дни), после чего наступает период относительной стабильности темпов ее развития.

Высота поверхностных эпителиоцитов у животных I опытной группы на ранних этапах постнатального онтогенеза (21-60 дни) изменяется незначительно, составляя у 21-, 45- и 60-дневных животных соответственно 22,70 \pm 0,71 мкм, 21,90 \pm 0,45 мкм и 22,28 \pm 0,60 мкм. В период с 60-го по 180-й день высота поверхностных эпителиоцитов возрастает, достигая у 120-дневных животных 26,27 \pm 0,35 мкм, а у 180-дневных животных -28,73 \pm 0,41 мкм (р<0,01). Возрастная динамика площади сечения ядра и цитоплазмы поверхностных эпителиоцитов животных, потребляющих диспергированную пищу, в целом соответствует динамике высоты клеток.

Максимальные темпы утолщения мышечной оболочки отмечаются в препубертатный (21-60 дни) и пубертатный (60-120 дни) периоды, тогда как репродуктивному периоду (120-180 дни) свойственна относительная стабильность рассматриваемого показателя.

Наиболее интенсивное утолщение стенки ободочной кишки в целом у животных, нотребляющих диспергированную пищу, происходит с 21-го по 60-й день постнатального онтогенеза. Так, если у 21-дневных животных толщина стенки ободочной кишки составляет 227,32±11,77 мкм, то у 45- и 60-дневных животных — соответственно 390,58±12,24 мкм и 473,74±13,59 мкм (р<0,01). В последующем (60-120 дни) она остается относительно стабильной, составляя у 120-дневных опытных животных 472,57±12,13 мкм. К 180-му дню стенка ободочной кишки утолщается до 524,51±12,05 мкм (р<0,05).

3. Сравнительная характеристика раннего постнатального морфогенеза стенки ободочной кишки в норме и при потреблении диспергированной пици

Потребление диспергированной пищи животными I опытной группы в период с 21-го по 60-й день не оказывает существенного влияния на толщину слизистой оболочки ободочной кишки белых крыс (р>0,05). Однако уже в пубергатный период (60-120 дни) происходит значительное истончение слизистой оболочки животных I опытной группы при ее относительной стабильности у контрольных животных (рис.1). Вследствие этого к 120-му дню постнатального онтогенеза толщина слизистой оболочки животных, потребляющих диспергированную пищу, оказывается меньше соответствующего показателя для животных контрольной группы (р<0,01). В период с 120-го по 180-й день слизистая оболочка животных I опытной группы несколько утолщается, однако значения ее толщины остаются достоверно ниже, чем таковые контрольных животных. Динамика глубицы крипт животных контрольной и I опытной групп в целом соответствует таковой толщины слизистой оболочки.

Количество бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии ободочной кишки животных I опытной группы в ранние сроки эксперимента (21-45 дни) снижается, соответствуя в целом тенденции, свойственной контрольным животным (рис. 2). В период с 45-го по 60-й день онтогенеза данный показатель значительно возрастает, превышая таковой животных контрольной группы (р<0,001). Увеличение удельного содержания бокаловидных экзокриноцитов и усиление секреции слизи наряду с усилением защитных свойств внутренней выстилки желудочно-кишечного тракта (Allen A., 1978; Barcelo A. et al., 2000), несомненно, способствуют эвакуации химуса в каудальном направлении. В результате дальнейших изменений удельное содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии слизистой оболочки у 120-дневных животных, потребляющих диспергированиую пищу, значительно уступает таковому животных контрольной группы (р<0,01). Указанные различия имеют место также в репродуктивный период (120-180 дни).

В ходе исследования нами установлено снижение у животных опытной группы относительного объема поверхностных эпителноцитов на ранних этапах эксперимента (21-60 дни) и увеличение его в последующем (60-180 дни). При этом динамика ЯЦО поверхностных эпителиоцитов у животных, питающихся диспергированной пищей, на протяжении всего эксперимента в целом соответствует таковой контрольных животных: с 21-го по 180-й дни оптогенеза статистически значимые различия соответствующих показателей между животными контрольной и I опытной групп отсутствуют (р>0,05).

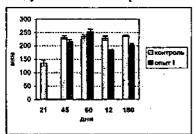


Рис. 1. Толимна слизистой оболочки ободочной книжи

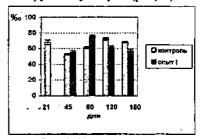


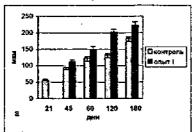
Рис. 2. Удельное содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии ободочной кишки

МИ эпителия крипт ободочной кишки животных контрольной и 1 опытной групп характеризуется относительным сходством в период с 21-го по 60-й день постнатального онтогенеза. К 120-му дию МИ у животных I опытной группы оказывается значительно ниже, чем у контрольных жи-

вотных. В последующий период (120-180 дни) отмечается увеличение МИ животных как контрольной, так и I опытной групп, однако у последних значения данного показателя остаются достоверно ниже в сравнении с таковым контрольных животных.

На ранних этапах онтогенеза (21-45 дни) у животных I опытной группы толшина подслизистой основы ободочной кишки существенно не изменяется (табл.1). В последующем (45-60 дни) утолщение подслизистой основы у питающихся диспергированной пищей животных происходит болсе интенсивно, вследствие чего появляются различия соответствующих показателей между опытными и контрольными животными (р<0,05). К 120-му дню постнатального онтогенеза подслизистая основа животных I опытной группы оказывается тоньше, чем у контрольных животных (р<0,05). В рспродуктивный период (120-180 дни) отмечается относительная стабилизация толщины подслизистой основы у животных обеих экспериментальных групп с сохранением достоверных различий между контрольными и опытными животными.

В ходе раннего постнатального онтогснеза (21-180 дни) у животных как контрольной, так и I опытной групп происходит уголщение мышечной оболочки ободочной кишки, однако интенсивность его у контрольных и опытных животных существенно различается: нарастание толщины мышечной оболочки ободочной кишки при потреблении животными диспергированной пищи опережает таковое контрольных животных (рис. 3).



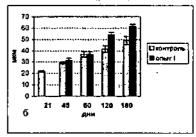


Рис. 3. Толщина циркулярного (a) и продольного (б) слоев мышечной оболочки ободочной кишки

Утолщению подвергается в первую очередь циркулярный слой мышечной оболочки. Различия его толщины между животными I опытной и контрольной групп отчетливо проявляются уже с 45-го дня постнатального онтогенеза и сохраняются до окончания эксперимента. Средняя скорость прироста циркулярного слоя мышечной оболочки с 21-го по 60-й день онтогенеза у животных I опытной группы больше, чем у контрольных животных. Замедление прироста циркулярного слоя мышечной оболочки в пубертатный период (60-120 дня) у животных, потребляющих диспергированную пищу, менее выражено в сравнении с контрольными животными. Однако в последующий период (120-180 дни) скорость прироста циркулярного слоя мышечной оболочки животных I опытной группы оказывается ниже таковой животных контрольной группы. Гипертрофия циркулярного слоя мышечной оболочки ободочной кишки животных, потребляющих диспергированную пищу, достигает максимума в пубертатный период: к 120-му дню онтогенеза толицина циркулярного слоя животных I опытной группы нревышает аналогичный показатель животных контрольной группы на 52,89%.

Продольный слой мышечной оболочки ободочной кишки животных I опытной группы заметно уголщается по отношению г. животным контрольной группы только к 120-му дию постнатального онтогенеза. Более раннее наступление гипертрофии циркулярного слоя мышечной оболочки по отношению к продольному сдою установлено при гистологическом исследовании стенки резецированного желудка (Тимашкевич Т.Б. и др., 1976), а также при анализе рабочей гипертрофии слепой кишки белых крыс (Кауфман О.Я., 1979). Средняя скорость прироста продольного слоя мышечной оболочки животных 1 опытной и контрольной групп существенно не различается в период с 21-го по 60-й день онтогенеза. В пубертатный период (60-120 дни) отмечается снижение данного показателя у животных контрольной группы при относительной стабильности его у опытных животных. В последующем (120-180 дни) скорость прироста продольного слоя мышечной оболочки у животных I опытной и контрольной групп уграчивает различия. В репродуктивный период (120-180 дни) гипертрофия продольного слоя мышечной оболочки сохраняется, однако степень ее выраженности несколько снижается.

Площадь сечения ядер ГМ циркулярного слоя мыщечной оболочки ободочной кишки животных I опытной группы обнаруживает сходство с таковой контрольных животных в период с 21-го по 60-й день онтогенеза (р>0,05). В последующем (60-180 дни) она существенно возрастает у животных I опытной группы, превышая соответствующий показатель для контрольных животных (р<0,01). Динамика изменений поперечного диаметра ядер ГМ циркулярного слоя мышечной оболочки ободочной кишки животных контрольной и I опытной групп в целом соответствует динамике изменений площади сечения ядер ГМ (табл. 2). Последнее позволяет рассматривать увеличение поперечного диаметра ядер ГМ как один из показателей гипертрофии ГМ. Если в препубертатный период (21-60 дни) поперечный диаметр ядер ГМ циркулярного слоя животных I опытной и контрольной групп существенно не различается, то к 120-му дню эксперимента рассматривае-

мый показатель животных, потребляющих диспергированную пищу, превышает аналогичный показатель контрольных животных в 1,47 раза. Укрупнение ГМ и их ядер отмечалось ранее при гипертрофии гладкой мышечной ткани резсрцированного желудка (Тимашкевич Т.Б., 1976), гонкой (Gabella G., 1990) и слепой (Кауфман О.Я., 1979) кишок крыс в условиях экспериментального повышения их функциональной нагрузки.

Количество ядер ГМ на стандартной площади среза ширкулярного слоя мышечной оболочки животных I опытной группы с возрастом уменьшается, соответствуя в целом тенденции, характерной для контрольных животных (табл. 2). Однако у первых в период с 60-го по 120-й день онтогенеза данный показатель изменяется более интенсивно, вследствие чего у 120-дневных опытных животных оказывается ниже, чем у контрольных животных (р<0,05). В дальнейшем (120-180 дни) количество ядер ГМ на стандартной площади среза в циркулярном слое мышечной оболочки животных I опытной группы остается достоверно меньшим по отношению к животным контрольной группы.

Таблица 2
Морфометрические показатели гладких миоцитов циркулярного слоя мышечной оболочки ободочной кишки в норме (контроль) и при потреблении диспергированной пиши (опыт I)

Возраст	Доказатель	Поперечный	Площадь се-	Кол-во ядер	ЯЦО ГМ ЦС
(дни)		днаметр ГМ	чения ядер ГМ	- ГМ ЦС МО	MO (%)
Ĺ	Группа	ЦС МО (мкм)	ЦС МО (мкм²)	на ст. пл. среза	
21	контроль	2,76±0,14	23,60±1,25	12,27±0,7	30,43±0,22
	контроль	3,34±0,08	42,13±0,75	5,78±0,36	24.64±0,55
45	опыт І	3,48±0,18	42,09±1,79	6,02±0,29	24,61±1,30
<u> </u>	контроль	3,40±0,13	37,20±0,94	3,52±0,19	11,99±0,26
60	І тыпо	3,69±0,05	38,10±0,93	3,75±0,10	13,39±0,59
	контроль	3,18±0,15	38,41±1,46	3,20±0,10	11,68±0,26
120	1 тыпо	4,67±0,10	56,01±1,67*	2,54±0,12 +	14,33±0,63 ⁺
	контроль	4,10±0,08	45,71±0,58	2,72±0,09	11,28±0,40
180	опыт І	4,59±0,04 ⁺	56,98±2,15 ⁺	2,36±0,08 ⁺	13,96±0,40*

Примечание: ПС - продольный слой, ЦС - циркувярный слой, МО - мышечизя оболочка, *- постоверные отличкя от предыдущего значения.

Примечательно, что выраженной гипертрофии ГМ в продольном слое мышечной оболочки нами не выявлено: плошадь сечения и поперсчный диаметр ядер ГМ продольного слоя животных, потреблявших диспергированную пищу, незначительно превышает соответствующие показатели контрольных животных. Учитывая факт увеличения количества ядер ГМ на стандартной площади среза (табл. 3), можно полагать, что основой утолщения продольного слоя мышечной оболочки является гиперплазия ГМ.

^{+ -} достоверные отличия от контрольных значений (при р<0,05).

Таблица 3 Морфометрические показатели гладких миоцитов продольного слоя мышечной оболочки ободочной кишки в норме (контроль) и при потреблении диспергированной пищи (опът.!)

			COURT 17		
Возраст	Показатель	Поперечный	Площадь се-	Кол-во ядер	ЯЦО ГМ ПС
(дни)		диаметр ГМ	чения ядер ГМ	ГМ ПС МО	MO (%)
	Группа	ПС МО (мкм)	TIC MO (MKM2)	на ст. пл. среза	l
21	контроль	2,89±0,05	6,64±0,22	33,26±1,13	18,46±1,13
	контроль	2,93±0,05	5,88±0,22	11,90±0,47	6,25±0,38
45	опыт І	2,82±0,06	5,66±0,14	13,83±0,27°+	6,73±0,19°
	контроль	2,84±0,05	5,30±0,20	12,02±0,73	5,61±0,30
60	опыт І	2,72±0,05	5,07±0,14	12,85±0,21	5,46±0,10
	контроль	2,66±0,04	5,65±0,17	7,26±0,19	3,59±0,14
120	опыт І	2,75±0,07	6,05±0,29	8,65±0,01**	4,37±0,18**
	контроль	3,04±0,06	7,47±0,26	5,46±0,23	3,32±0,20
180	опът	3,22±0,04**	7,99±0,24	6,66±0,28**	4,85±0,30 ⁺

Примечание: ПС - продольный слой, ЦС - циркулярный слой, МО - мышечная оболочка, *- достоверные отличия от предыдущего значения,

Утолщение продольного и циркулярного слоев мышечной оболочки у животных I опытной группы сопровождается снижением степени дифференцированности ГМ, на что указывает увеличение значений их ЯЦО по сравнению с животными контрольной группы. В развитии отмечениой нами гипертрофии мышечной оболочки несомнениа роль чрезмерного растяжения стенки кишечника избыточным количеством химуса, что подтверждается преимущественной гипертрофией циркулярного, а не продольного слоя.

Изложенные данные указывают на то, что в адаптации стенки ободочной кишки к питанию диспергированной пищей имеют место два этапа, обеспечиваемые различными морфофункциональными механизмами. Первый этап (21-60 дни) характеризуется изменениями более пластичных, однако, недостаточно эффективных, с точки зрения энергетических затрат организма, структур слизистой оболочки. Данный этап обеспечивает подготовку адаптивных реакций второго этапа, основанного на изменениях менее пластичных, но более эффективных как в функциональном, так и в энергетическом аспектах структур мышечной оболочки. Установленные нами существенные изменения морфологических элементов как слизистой, так и мышечной оболочек свидетельствуют о формировании относительно устойчивой морфологической адаптации ободочной кишки как целостного органа к питанию кормом с измененными физическими свойствами.

^{+ -} достоверные отличия от контрольных значений (при р<0,05).

4. Особенности морфологии стенки ободочной кишки животных П опытной группы после двухмесячного периода адаптации к питавию недиспергированной пищей

После перехода животных II опытной группы от питания диспергированной пищей к питанию недиспертированной пищей слизистая оболочка ободочной кишки утолщается с 181,91±3,97 мкм у 120-дневных животных до 233,06±5,99 мкм у 180-дневных животных (p<0,001). При этом толшина слизистой оболочки животных II опытной группы оказывается ниже аналогичного показателя у животных, потребляющих диспергированную пищу (рис. 4), и достоверно не отличается от такового животных контрольной группы. В адантационный период глубина крипт животных II опытной группы увеличивается с 152,33±4,16 мкм до 210,10±7,48 мкм (p<0,01), существенно не отличаясь у 180-дневных животных от соответствующего показателя кон-Трольных животных и значительно превышая (р<0,05) таковой животных I опытной группы. Удельное содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии ободочной кишки животных II опытной группы увсличивается с 61,20±2,13‰ у 120-дневных животных до 73,50±0,29‰ у 180дневных животных (рис. 5), превышая в итоге соответствующие показатели животных контрольной (p<0.01) и I опытной (p<0.001) групп. Увеличение количества бокаловидных экзокриноцитов отражает повышение уровия зашиты слизистой оболочки ободочной кишки (Barcelo A. et al., 2000).

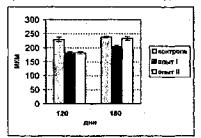


Рис. 4. Толщина слизистой оболочки ободочной кишки в норме (контроль), при потреблении диспергированной пищи (опыт I) и в адаптационный период (опыт II)

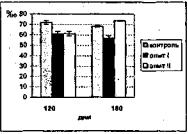


Рис. 5. Удельное содержание бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителни ободочной кищки в норме (контроль), при потреблении диспоргированной пищи (опыт I) и в адаптационный период (опыт II)

МИ элителия крипт ободочной кишки животных II опытной группы возрастает в рассматриваемый период с 26,50±0,87‰ у 120-дневных животных до 40,25±1,31‰ у 180-дневных животных (р<0,01), не обнаруживая у последних достоверных отличий от соответствующих показатедей 180-

дневных животных контрольной и I опытной групп. После перехода животных II опытной группы от питания диспергированной пищей к естественному питанию (120-180 дни) толщина подслизистой основы ободочной кишки существенно не изменяется, составляя у 180-дневных животных $35,13\pm1,57$ мкм (p>0,05).

В период адаптации животных к питанию недиспергированной пищей после длительного потребления диспергированной пищи (120-180 дни) высота поверхностных эпителиоцитов ободочной кишки животных II опытной группы незначительно увеличивается (с 26,27±0,35 мкм у 120-дневных животных до 28,67±0,89 мкм у 180-дневных животных). В связи с тем, что аналогичный показатель возрастает у животных контрольной группы (p<0,05), к 180-му дию постнатального онтогенеза различия высоты поверхностных эпителиоцитов между животными II опытной и контрольной групп утрачивают статистически значимый характер (р>0,05). Достоверность указанных различий имеет место только между животными I опытной и контрольной групп (р<0,05). Площадь сечения ядер поверхностных эпителиоцитов животных ІІ опытной группы в период с 120-го по 180-й день эксперимента остается относительно стабильной и составляет у 180-дневных животных 36,25±1,38 мкм (p>0,05). В двухмесячный адаптационный период (120-180 дни) у животных II опытной группы происходит уменьшение площади сечения цитоплазмы поверхностных эпителиоцитов с 110,69±2,77 мкм² до 93,34±4,62 мкм² (p<0,05), вследствие чего она оказывается ниже (p<0,01) аналогичного показателя животных I опытной группы, достоверно не отличаясь от такового контрольных животных (р>0,05).

После перехода животных II опытной группы от питания диспергированной пищей к потреблению недиспергированной пищи (120-180 дни) толщина подслизистой основы ободочной кишки существенно не изменяется, составляя у 180-дневных животных 35,13±1,57 мкм (р>0,05). Этот показатель оказывается значительно ниже, чем у животных контрольной группы (р<0,01) и существенно не отличается (р>0,05) от такового животных I опытной группы.

По истечении двухмесячного адаптационного периода (180-й день) толщина циркулярного слоя мышечной оболочки животных II опытной группы остается относительно стабильной (212,55±8,92 мкм), превышая (р<0,05) аналогичный показатель для контрольных животных и существенно не отличаясь от такового животных, потреблявших диспергированную пищу до 180-го дня (1 опытная группа). Площадь сечения и поперечный диаметр ядер ГМ циркулярного слоя животных II опытной группы к 180-му дню уменьшаются соответственно до 41,99±1,87 мкм² и 4,12±0,10 мкм и оказываются ниже соответствующих показателей животных I опытной группы

(р<0,01), достоверно не отличаясь от значений, характерных для контрольных животных. С переходом животных от питания диспергированной пищей к питанию недиспергированной пищей возрастает степень дифференцированности ГМ циркулярного слоя мышечной оболочки, проявляющаяся в уменьшении их ЯЦО (с 14,33±0,63% у 120-дневных до 11,77±0,10% у 180-дневных животных).

Толщина продольного слоя мышечной оболочки животных II опытной группы сохраняет в адаптационный период (120-180 дни) относительную стабильность (p>0,05) и составляет 56,25±3,57 мкм. При этом отсутствуют достоверные различия между 180-дневными животными I и П опытной групп. Площадь поперечного сечения ядер ГМ продольного слоя мышечной оболочки у животных II опытной группы в рассматриваемый период онтогенеза существенно не изменяется, составдяя к 180-му дию 6,76±0,06 мкм², тогда как у животных контрольной и I опытной групп она возрастает (p<0,01). В результате этого значения площади поперечного сечения ядер ГМ продольного слоя мышечной оболочки животных II опытной группы оказываются значительно ниже таковых животных контрольной и I опытной групп (р<0,01). Поперечный диаметр ядер ГМ продольного слоя мышечной оболочки ободочной кишки 180-дневных животных II опытной группы увеличивается до 3,13±0,10 мкм, не отличаясь при этом от значений соответствующих показателей, установленных для 180-дневных животных других экспериментальных групп. ЯЦО ГМ продольного слоя животных II опытной группы достоверно не отличается от такового контрольных животных (р>0,05). Вместе с тем этот показатель у животных, потребляющих диспергированную пищу (опыт I) несколько увеличивается, превышая таковой для животных контрольной (p<0,05) и II опытной (p>0,05) групп. Приведенные данные указывают на различную степень морфофункциональных преобразований структур слизистой и мышечной оболочек ободочной кишки в ходе адаптации к пище с измененными физическими свойствами и своеобразие их адаптивных возможностей после наступления структурно-функциональной зрелости организма. -

выводы

- 1. Морфогенез стенки ободочной кишки белых крыс в период с 21-го по 180-й день постнатального онгогенеза характеризуется существенными структурными преобразованиями, проявляющимися в:
- утолщении слизистой оболочки и углублении крипт в раннем препубертатном периоде (21-45 дни);

- уменьшении с 21-го по 45-й день и увеличении в течение 45-180 дней постнатального онтогенеза удельного содержания бокаловидных экзокриноцитов в поверхностном эпителии;
- разрастании подслизистой основы, наиболее интенсивно протекающем в препубертатный и пубертатный периоды (21-120 дни);
- утолщении циркулярного и продольного слоев мышечной оболочки, скорость прироста толщины которых наиболее значительна в препубертатный период (21-60 дни) после перехода животных от молочного к дефинитивному типу питания, увеличении относительного объема гладких мноцитов и возрастании степени их дифференцированности.
- 2. Адаптация стенки ободочной кншки белых крыс к продолжительному питанию диспергированной пищей представляет собой относительно устойчивую комплексную реакцию целостного органа, основу которой составляют морфологические преобразования структур слизистой оболочки, подслизистой основы и мышечной оболочки на клеточном, тканевом и органном уровнях.
- 3. Адаптация слизистой оболочки и подслизистой основы ободочной кишки белых крые к питанию диспергированной пищей в раннем постнатальном онтогенезе протекает в два этапа, резко отличающихся друг от друга тенденцией морфологических преобразований:
- первый этап (21-60 дни) характеризуется увеличением удельного содержания в выстилающем полость эпителии бокаловидных экзокриноцитов и разрастанием (утолщением) подслизистой основы;
- второй этап (60-180 дни) отличается уменьшением удельного содержания в поверхностном эпителии бокаловидных экзокриноцитов, гипотрофией слизистой оболочки и подслизистой основы;
- поверхностный эпителий слизистой оболочки отличается спецификой адаптации к длительному потреблению диспергированной пищи: если на ранних этапах онтогенеза (21-60 дни) происходит его уплощение, то в последующем (60-180 дни) отмечается выраженная гипертрофия поверхностных эпителноцитов, проявляющаяся в увеличении относительных объемов их ядра и цитоплазмы.
- 4. Адаптация мышечной оболочки ободочной кишки белых крыс к питанию диспергированной пищей характеризуется ее общей гипертрофией, отличительной чертой которой является гетерохронность начала утолщения ее циркулярного и продольного слоев:
- гипертрофия циркулярного слоя мышечной оболочки протекает с 45го по 180-й день онтогенеза, в ее основе лежит гипертрофия (увеличение относительного объема) гладких миоцитов и замедление темпов дифференцировки гладких миоцитов;

- гипертрофия продольного слоя мышечной оболочки, проявляющаяся только с 120-го дня и сохраняющаяся до 180-го дня постнатального онтогенеза, обеспечивается усилением пролиферативной активности и замедлением темпов дифференцировки гладких миоцитов.
- 5. Переход в 120-дневном возрасте от питания диспергированной пищей к питанию недиспергированной пищей обуславливает уголщение слизистой оболочки, а также замедление темпов утолщения мышечной оболочки и относительную стабильность подслизистой основы, что указывает на выраженную пластичность исследованных структур стенки ободочной кишки в репродуктивный период (120-180 дни) онтогенеза, обеспечивающую частичную обратимость морфологических преобразований, лежащих в основе адаптации ободочной кишки белых крыс к условиям непрерывного длительного питания диспергированной пищей.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

- 1. Полученные данные о морфогенезе слизистой и мышечной оболочек ободочной кишки рекомендуются для использования в учебном процессе на биологических и медицинских факультетах высших и средних учебных заведений при изучении дисциплины «Гистология, цитология и эмбриология» (темы «Пищеварительная система», «Индивидуальное развитие организмов»).
- 2. Данные о морфофункциональных изменениях стенки ободочной кишки в норме, при потреблении диспергированной пищи и в ходе адаптации к питанию недиспергированной пищей после длительного потребления диспергированной пищи могут быть использованы в прикладных научных исследованиях с целью разработки конкретных способов коррекции отклонений морфогенеза ободочной кишки, а также как информационная основа для дальнейших научных разработок в области анатомии, гистологии и физиологии органов пищеварительной системы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- Особенности морфологии стенки ободочной кишки белых крыс при потреблении диспергированной пищи / В.Ф. Сыч, Е.П. Дрождина, Л.Д. Калачева, Е.Д. Долотова // Морфологические ведомости. 2005. Вып.3-4. С. 94-96.
- О влиянии диспергации пищи на особенности гистоструктуры стенки ободочной кишки белых крыс / В.Ф. Сыч, Е.П. Дрождина, Л.Д. Калачева, Ю.Н. Гусева // Ученые записки УлГУ. Серня «Биология». — Ульяновск, 2005. — Вып. 1(9). — С. 109-113.

- Особенности морфогенеза толстого кишечника белых крыс при потреблении диспергированной пищи / Л.Н. Николаева, С.В. Бородина, Е.П. Дрождина, О.А. Овсянникова // Труды молодых ученых УлГУ. Ульяновск, 2005. С. 134-135.
- Сыч В.Ф. О влиянии физических свойств пищи на особенности гистоструктуры стенки ободочной кишки белых крыс / В.Ф. Сыч, Е.П. Дрождина, Л.Д. Калачева // Материалы Всероссийской научной конференции «Актуальные вопросы здоровья и среды обитания современного человека». – Ульяновск, 2005. – С. 111-112.
- 5. Сыч В.Ф. Влияние длительного потребления диспергированной пищи на морфогенез стенки ободочной кишки (экспериментально-морфологическое исследование) / В.Ф. Сыч, Е.П. Дрождина // Сборник материалов Российской научной конференции с международным участием «Медикобиологические аспекты мультифакториальной патологии». Курск, 2006. С. 214-217.
- О влиянии длительного потребления диспергированной пищи на морфогенез мышечной оболочки ободочной кишки белых крыс / Е.П. Дрождина, В.Ф. Сыч, Р.М. Хайруллин, С.М. Слесарев // Морфологические ведомости. – 2006. – Вып. 1-2, – С. 21-23.
- Влияние длительного потребления диспергированной пищи на морфогенез слизистой оболочки ободочной кишки белых крыс / В.Ф. Сыч, Е.П. Дрождина, Е.В. Смирнова, Г.В. Абдулкин // Тезисы докладов VIII Международного конгресса ассоциации морфологов // Морфология. 2006. Т. 129. № 4. С. 121.

Подписано в печать 6.10.06. Формат 60х84/16. Усл. печ. л. 1,0. Тираж 100 экз. Заказ 146/*56* В

Отпечатано с оригинал-макета в лаборатории оперативной полиграфии Ульяновского государственного университета 432970, г. Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42