

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ГУМАНИТАРНО-ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ЕСТЕСТВЕННОНАУЧНЫЙ ФАКУЛЬТЕТ  
*Кафедра зоологии*

**ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ГИСТОФИЗИОЛОГИИ ЖЕЛУДКА  
У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

Работу выполнила  
студентка группы ZM611  
направления 44.04.01  
Педагогическое образование  
магистерская программа  
«Общая биология»  
Праздничных В. О.

Пермь  
2019

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы.....	5
1.1. Функциональные особенности желудка .....	5
1.2. Особенности кишечника у разных классов позвоночных .....	7
1.2.1. Характеристика строения желудка класса рыб.....	7
1.2.2. Характеристика строения желудка класса земноводные.....	8
1.2.3. Характеристика строения желудка класса пресмыкающиеся.....	9
1.2.4. Характеристика строения желудка класса птицы .....	10
1.2.5. Характеристика строения желудка класса млекопитающие .....	15
Глава 2. Материалы и методы исследования .....	18
2.1. Общая характеристика исследуемых животных .....	18
2.2. Описание методов исследования.....	18
2.2.1. Морфологические методы исследования .....	18
2.2.2. Морфометрические методы исследования.....	19
2.2.3. Статистические методы исследования .....	22
Глава 3. Результаты и обсуждения собственных исследований .....	23
3.1. Морфологическая характеристика оболочек желудка.....	24
3.2. Морфологическая характеристика рельефа желудка.....	33
3.3. Морфологическая характеристика клеточного состава желудка .....	40
Заключение .....	49
Выводы .....	52
Список использованных источников .....	53

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность** исследования заключается в том, что у животных заболевания пищеварительной системы у животных составляют около 40-45% от всего числа незаразных болезней и занимают лидирующую позицию. Нарушения в питании при кормлении животных, и их содержание являются основными причинами заболеваний пищеварительного тракта [22]. Возникающие у животных заболевания приводят к их смерти, понижению функции репродукции, а так же к экономическим затратам. Основными принципами профилактики болезней является полноценное и качественное кормление, оптимальный уход за животными, за их помещениями, а так же постоянное наблюдение за здоровьем и состоянием обмена веществ у животных [49].

Наше исследование имеет биологический смысл. Возникающие изменения в гистологическом строении желудка может быть одним из доказательств эволюции животных. Желудок некоторых животных может быть использован в качестве модели патологических состояний данного органа у человека, так как желудок является одним из ключевых компонентов желудочно-кишечного тракта и, следовательно, определяет здоровье целого организма.

В связи с этим, **целью** нашего исследования является анализ особенностей строения желудка у различных классов позвоночных животных.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. Изучить морфологические особенности стенки желудка у исследуемых животных;
2. Исследовать рельеф слизистой оболочки желудка у изучаемых представителей позвоночных животных;
3. Оценить линейную и количественную характеристику клеточного состава желудка у исследуемых животных.

**Научная новизна работы** заключается в том, что в ходе нашей работы впервые было проведено исследование, которое позволило сравнить морфологические особенности желудка у разнообразных представителей позвоночных животных. Наше исследование позволяет не только отследить сходства строения желудка, но и отметить специфические свойства и характеристики всех представителей в отдельности. Изучаемые в ходе работы показатели, позволяют убедиться в связи морфологического строения желудка с местом обитания, а так же пищевыми предпочтениями.

**Практическая и теоретическая значимость.** Исследование, которое было нами проведено, относится к фундаментальным. Полученные в ходе исследования результаты расширяют представление о гистофизиологии желудка различных классов позвоночных животных. Данные, которые мы получили, могут использоваться в ветеринарии домашних и сельскохозяйственных животных, а так же могут оказать помощь в содержании лабораторных животных.

**Структура и объем дипломной работы.** Дипломная работа изложена на 57 страницах машинописного текста и состоит из введения, оглавления, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, описания результатов собственного исследования и их обсуждения, заключения, выводов, списка использованной литературы, включающего 55 наименования, в том числе 6 статей/книг зарубежных авторов. Работа содержит 7 таблиц, 29 рисунков, в том числе 22 микрофотографий.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Функциональные особенности желудка

На начальных ступенях эволюционного развития происходило усложнение пищеварительной системы, в ней образовывались новейшие клетки, ткани и органы. У всех ныне известных животных – от рыб до *Homo sapiens* – система пищеварения построена по однотипному плану. Но млекопитающие имеют особые железы, необходимые для пищеварения – это печень и поджелудочная железа. Но, несмотря на усложнения процесса пищеварения на каждом этапе эволюции химические процессы и работающие катализаторы почти не имеют различий.

Желудок у всех представителей животного мира выполняет особые функции. Основной функцией является секреторная, она состоит в синтезе и выделении железами желудочного сока, в состав которого входят такие ферменты как, пепсин, ренин и липаза [5].

Пепсин – главный фермент сока желудка, за счет которого в желудке идет процесс разрушения белков до полипептидов более мелких размеров. Не все белки разрушаются пепсином, например расщеплению не подвергаются кератины, мукопротеиды и гистоновые белки. Этот фермент секретируется в неактивной форме профермента – пепсиногена, который активируется, попадая в соляную кислоту, и из него образуется активная форма – пепсин. Гастрексин – пепсиноподобный фермент, но имеет другую рН для активации [5].

Ренин – фермент, функционирующий у грудных детей, выполняющий в их организме функцию превращения растворимого казеина грудного молока в нерастворимый. У взрослого человека эту функцию осуществляет главный фермент – пепсин [5].

Липаза – имеется в желудочном соке в малых количествах и участвует в разрушении жиров молока у новорожденных детей, у взрослого человека этот фермент малоактивен [5].

Слизь – выполняет в основном защитную функцию, предотвращая повреждения слизистой оболочки желудка от воздействия пищевых комков и соляной кислоты [5].

Так же в желудочном соке содержатся неорганические вещества, такие как соляная кислота, натрий, калий, кальций. Основным неорганическим компонентом является соляная кислота, она формирует в желудке кислую среду для образования пепсина из его предшественника пепсиногена.

Соляная кислота так же осуществляет бактерицидную функцию в желудке. Многие микроорганизмы не способны выживать в желудке за счет высокой концентрации водорода. Такая концентрация создается за счет функционирования париетальных клеток [14].

Еще одной важной функцией желудка является участие в перемешивании пищевого комка с желудочным соком и продвижение пищи в двенадцатиперстную кишку, в этом заключается механическая функция. Она осуществляется мускулатурой желудка [5].

Железами желудка вырабатывается внутренний фактор Кастла, который очень важен для усвоения витамина В12. В желудке железо обрабатывается главной кислотой желудка и деблает его легкодоступным для всасывания. Если в желудке наблюдаются нарушения при секреции данного фактора и соляной кислоты, например, при гастрите, то возможно развитие анемии [14].

В желудке идут первичные процессы всасывания веществ, например, сахаров, спирта, солей. А иногда через стенку желудка могут выводиться вещества, являющиеся конечными продуктами белкового обмена (мочевина, аммиак), такой процесс происходит у людей с заболеваниями почек [5].

Желудок выполняет эндокринную функцию, которая заключается в секреции биологически активных веществ, которые оказывают ускоряющее или замедляющее действие на секреторную активность секреторных клеток желудка и других отделов пищеварительной системы. Это такие вещества, как гистамин, серотонин, гастрин и др. [5]

## **1.2. Особенности желудка у разных классов позвоночных**

### **1.2.1. Характеристика строения желудка класса рыб**

В ходе эволюционного роста пищеварительная система своевременно усложнялась, появлялись необходимые органы и в итоге, выстроился непростой механизм, который достиг наибольшего развития у человеческого организма.

Начальным этапом изучения изменений в построении и структуре *ventriculus* будет система пищеварения рыб. По мнению автора, желудок обычно имеет вид мешка и максимальные его размеры можно отметить у хищных рыб и можно сделать вывод, что размеры этого органа зависят от принимаемой пищи. Например, у такого представителя, как щука, он похож на трубку эластического характера, являющимся очень схожим по строению с пищеводом. У окуней – в виде слепого выроста. У некоторых рыб можно обнаружить *gaster* в виде галочки. У других представителей этого класса (например, кефалей) он имеет малые размеры, но при этом построен из двух отделов: переднего, имеющего в составе железы, и заднего, где идет смешивание пищи и её перемалывание [4].

Но желудок имеют не все представители этого класса. К безжелудочным относят карповых, двоякодышащих, цельноголовых, многих бычков и морских петухов, а так же морского черта. У таких особей процесс переваривания начинается в кишечнике, где и идет всасывание необходимых живому организму веществ. Весь пищеварительный тракт у рыб с отсутствием желудка представлен трубкой и у некоторых (например, карп), начальный отдел имеет расширенный вид и только похож на желудок. Однако им не является, ведь в этом отделе нет особых обязательных для желудка желез, которые специализируются на выработке пепсина [4].

В слизистом слое желудка расположены клетки, вырабатывающие специфический секрет, описанный выше. Именно в этом отделе у

водоплавающих происходит переваривание наибольшей части всей съеденной пищи [4].

Внешнее строение желудка и наличие в нем желез не обусловлено характером пищи. Эпителиальная оболочка построена из цилиндрических клеток, имеет щеточную кайму и в своем составе имеет мукозные клетки.

Как отмечает Воронина Е.П., у лососевидных отмечается увеличение рядов эпителиоцитов в слизистой оболочке желудка, что так же свойственно хищным рыбам [12].

В железах в желудке рыб обнаружен только один тип клеток, которые участвуют в секреции желудочного сока. В апикальной части этих клеток, обнаруживаются каналцы, а базальной выявляются гранулы. Иванов А.А. отмечает, что при гистохимическом исследовании было доказано, что соляная кислота и зимоген секретируют данные клетки.

### **1.2.2. Характеристика строения желудка класса земноводные**

Органы пищеварения продолжали свой эволюционный путь. У амфибий шло усложнение этой системы и желудок также приобрел свои изменения.

Рассмотрим его строение на примере лягушки *Rana Temporaria*. Автор отмечает, что данный орган располагается в полости тела лягушки с левой стороны, он имеет изгиб в правую сторону в месте окончания полости тела животного, и затем переходит в тонкую кишку. В месте изгиба имеет четко заметный клапан в пилорическом отделе, который имеет вид мышечной перетяжки. Желудок, у лягушки, имеет изогнутую форму к внутренней части полости. Это мешок, который расширяется кпереди и суживается кзади. Его передняя часть называется кардиальным отделом, а задняя часть с изгибом – привратниковой или пилорической частью [17].

Поверхность внутри желудка покрывается слизистой оболочкой, которая образуется идущие в продольном направлении складки желудка, величина которых варьирует в зависимости от наполненности пищей данного органа [35].

Следующая оболочка, состоящая из двух слоев – мышечная. В основном она построена из утолщенного слоя волокон, расположенных в круговом направлении, который участвует в измельчении пищевого комка, который почти не измельчается в ротовой полости. Меньшая часть волокон расположена в продольном направлении и локализуется в начальной и концевой части желудка в виде тонких волокон, выше кругового слоя. С внешней стороны поверхность желудка образована серозной оболочкой, которая продолжается от висцеральной брюшины [35].

К стенке задней поверхности лягушки желудок прикреплен с помощью брыжейки желудка. К тонкому кишечнику и к главной железе прикреплен с помощью печеночно-дуоденальной связки. Иннервируется блуждающим нервом [35].

### **1.2.3. Характеристика строения желудка класса пресмыкающиеся**

Дальнейшие морфологические и гистологические изменения возникли у пресмыкающихся. Рассмотрим на примере болотной черепахи (*Emysorbicularis*). Желудок у черепах расположен в левой части тела и имеет изогнутую форму, в виде буквы S. Кардиальный отдел расширен, задний отдел заужен [37].

Стенка является довольно плотной и имеет достаточно развитый мышечный слой. Внутренняя поверхность кардиальной части не имеет складок, на задней части можно отметить локализацию складок в продольном направлении и достаточно крупных размеров. У степной черепахи в отличие от болотной по всей внутренней поверхности можно отметить складки. В области перехода в тонкую кишку расположен сфинктер, который по внешним признакам напоминает кольцевой валик [37].

#### 1.2.4. Характеристика строения желудка класса птицы

В процессе эволюции возникли крупные изменения, в том числе, и в пищеварительном тракте птиц. Адаптация птиц к полету значительно проявилась во внутреннем строении тела и внутренних жизненных систем этих животных. Уменьшение размеров пищеварительного тракта, снижение время нахождения пищи в пищеварительной системе птиц, привели к росту эффективности пищеварения за счет усиления моторики и основательного измельчения пищи [31].

Место расположения одного из главных органов пищеварения – левая часть брюшной полости. Желудок у птиц построен из двух отделов: мускульного и содержащего железы. Первый появился в связи с отсутствием участия в пищеварении ротовой полости и с отсутствием зубов. Железистый отдел расположен ближе к сагиттальной плоскости, его вершина располагается между легкими, а тело в области печени. Задним краем желудок связан соединительной тканью с толстым кишечником, а именно подвздошным отделом, так же с селезенкой. А с другой стороны он соприкасается с другим отделом толстого кишечника – слепой кишкой [31].

Отдел желудка, содержащий железы – *parsglandularis* – идет следом за пищеводом, который имеет расширение в месте перехода. При морфологической характеристике данного отдела, в нем выделяют промежуточный отдел, верхушку и перешеек. Железистый отдел у курицы имеет небольшие размеры: масса составляет от 3,5 до 4,9 г, а длина от 2,9 до 3,6 см. Эта часть желудка имеет вид расширенного веретена. Зауженная вершина данного отдела желудка направлена к черепу и соединена с пищеводом, а расширенный конец обращен к тазу и связан с мышечным отделом желудка. В месте перехода в мускульный отдел имеется резкое сужение – это промежуточная зона [31].

Налетова Л.А., выделяет в стенке железистого отдела желудка 4 слоя: слизистый, подслизистый, мышечный и серозный. При этом слизистая

оболочка у кур имеет светло розовый цвет и в своем строении содержит эпителиальный слой, собственную и мышечную пластинку.

Когда этот отдел не наполнен пищей, то на своей поверхности слизистая оболочка имеет складки в продольном направлении, которые будут распрямляться при попадании корма. Так же в этом же слое, на его поверхности расположены сосочки, которые имеют форму возвышенных конусов, окруженных складками. Таких сосочков в этой оболочке от 29 до 75 штук. На вершинах этих возвышений находятся выходные отверстия пищеварительных желез. Помимо этого, в слизистом слое имеются небольшие неправильной формы складки, при поперечном сечении которых можно наблюдать трубки. В некоторых изданиях эти трубки называют поверхностными железами [31].

Слизистая оболочка в своем составе содержит однослойный столбчатый эпителий, который не только покрывает всю полость железистого отдела желудка, но и проникает в складки, а так же в сосочки. Клетки эпителия выбрасывают слизистый вязкий секрет, который содержит в основном кислые мукополисахариды. Таким образом, эта слизь выполняет защитную функцию, так как обладает бактерицидными свойствами [31].

Собственный слой слизистой оболочки, по мнению Налетовой Л.А. в железистом желудке построен из рыхлой соединительной ткани и содержит достаточно большое количество клеток, а так же нервов и лимфоидных сосудов. Мышечный слой состоит от отдельных групп гладкомышечных клеток.

Слой который располагается под слизистой оболочкой – это подслизистая основа, которая построена из рыхлого типа соединительной ткани. Здесь содержатся глубоко погруженные железы, которые схожи по структурному строению с собственными железами желудка у более развитого класса живых организмов – млекопитающих. По своему строению эти железы являются сложными и имеют вид альвеол, они вырабатывают главную кислоту желудка – соляную, а так же особый профермент – пепсиноген, который под действием основной кислоты желудка активизируется в пепсин – фермент, который в

желудке будет расщеплять белки до одноцепочечных пептидов. Эти железы можно заметить невооруженным глазом, они являются довольно крупными и уложены очень тесно, таким образом, что слизистая основа представляет собой сморщенную губку [31].

По строению желез кур Налетова Л.А., отмечает, что они содержат несколько долей округлой формы величиной до двух миллиметров, каждая из которых содержит альвеолы. Альвеолы, объединенные в группы общим протоком, будут открываться в полость, которая располагается по центру доли. Доли с центральными протоками будут объединяться в один общий проток – вторичный, а они в свою очередь будут соединяться в главном протоке, который имеет выход на верхушке сосочка. Протоки построены по типу покровного эпителия, т.е. состоят из одного слоя столбчатых эпителиоцитов.

Альвеолы выстланы клетками эпителиоцитами различной формы, например кубической или столбчатой. Форма клеток будет зависеть от фазы секреции. Верхушки клеток располагаются друг к другу не плотно и имеют выпячивания на поверхности альвеол. Особенно выступают на поверхности апикальные концы клеток наполненных секретом. Так же между клетками имеются пространства в виде щелей. Железы состоят из одного типа клеток, что удивительно. Ведь эти железы вырабатывают два различных типа секрета – это соляная кислота и пепсиноген. Клетки эпителиоцитов желез имеют двойной тип секреции и они объединяют в себе функциональные свойства таких клеток желудка млекопитающих, как главные и париетальные клетки [31].

Доли желез покрыты соединительнотканной оболочкой, по данным автора Налетовой Л.А., которая содержит два типа волокон характерных для соединительной ткани – эластические и коллагеновые. Помимо этого в соединительной ткани содержатся скопления мышечных клеток, из подлежащей мышечной пластинки. Предполагается, что именно эти клетки способствуют секреции желез желудка кур.

Мышечная пластинка представлена тремя слоями гладкомышечных клеток. Первый слой – внутренний имеет продольно расположенные

гладкомышечные клетки, второй слой – средний имеет кольцевой вид, и третий слой – наружный, построен по типу внутреннего слоя. Внешняя оболочка железистого желудка является серозной, не имеет отличительных функциональных особенностей и состоит из одного слоя плоских мезотелиоцитов [31].

В месте перехода железистого желудка в мускульный у кур имеется сужение, которое носит название промежуточной зоны или перешейка. Этот переход заканчивается сфинктером, в форме кольца, который контролирует попадание пищи в мышечный отдел желудка. Эта зона у половозрелых куриц имеет длину до 100 мм и в слизистой оболочке уже отсутствуют глубокие железы, но появляются новые – железы мускульной части желудка, которые имеют тонкую кутикулу и придают желтый оттенок слизистой пластинке. Подслизистый слой отсутствует, как и мышечная пластинка слизистой оболочки, который объединяется с мышечной оболочкой [31].

В ходе эволюции, желудок подразделяется на новый отдел. Как отмечает Налетова Л.А., он обладает хорошо развитой мышечной частью и особыми приспособлениями для перетирания пищевого комка – это такие структуры, как желудочные камни, кутикула и другие, чужеродные для желудка птиц.

По данным из статьи автора Налетовой Л.А., мускульный отдел желудка, таких домашних птиц, как куры, так и утки, имеет форму диска, с утолщенными стенками, а так же он имеет две поверхности, которые сходятся в одном месте по окружности: брюшную и спинную. Стенки желудка являются утолщенными за счет мышечной оболочки, которая образует в мускульном желудке четыре мышцы, расположенные асимметрично по отношению в полости изучаемого органа. Этот отдел составляет 33% от массы всей пищеварительной системы кур, уток и гусей.

Самыми сильными являются главные мышцы, которые располагаются по дорсальной и вентральной поверхности желудка, они носят названия передней и задней мышцы и друг с другом не соприкасаются. По мнению автора, эти мышца покрыты крупными и неэластичными сухожильными зеркалами.

Помимо главных мышц, в мускульном отделе желудка кур, присутствуют еще и промежуточные мышцы: нижняя – покрывает дно желудка, верхняя – соединяет железистый и мускульный отдел [32].

По мнению авторов, мускульный желудок состоит из 3 оболочек.

1. Слизистая оболочка. В данном отделе формирует ярко выделяющиеся складки, располагающиеся в продольном направлении. Она образована эпителием и собственно слизистой пластинкой. Мышечная пластинка в этом отделе вошла в состав мощной мышечной оболочки. Подслизистая оболочка в остаточном виде;

2. Сильно развитая мышечная оболочка;

3. Серозная оболочка. Состоит из мезотелиальных эпителиоцитов [13].

В составе мускульного желудка можно выделить еще одну структуру – кутикулу. Она состоит из нескольких слоев слущенных эпителиальных клеток. В результате исследования ученые Бурятского университета выявили, что кутикула это не что иное, как расположенная с внутренней стороны мускульного желудка оболочка, которая является довольно грубой и жесткой, при этом не содержит кератин и способна легко отделяться. Функциональная задача кутикулы защитить мышечную стенку от ущерба, которые могут нанести камни, зерна с острыми краями. Ученые Бурятского университета отмечают интересный факт, что кутикула в тех местах, где отмечается наибольшее давление в мускульном желудке, а это поверхность главных мышц, является уплотнённой и с толщиной, превышающей толщину других участков внутренней поверхности мышечного желудка [32].

Автор статьи Налетова Л.А., отмечает, что в собственно слизистой оболочке изучаемого отдела желудка на близком расстоянии друг от друга расположены трубчатые железы, которые выстланы однослойным кубическим эпителием. Между железами, которые располагаются достаточно глубоко, находятся прослойки питающей ткани – рыхлой соединительной. В ней располагаются волокна эластического и коллагенового типа, а так же кровеносные капилляры. Мышечная пластинка, как уже говорилось выше

входит в состав мышечной оболочки и не дифференцируется отдельно, но представлена отдельными скоплениями клеток гладких миоцитов.

Мышечная оболочка играет ключевую роль в данном отделе и построена из пучков гладкомышечных клеток, входящих в состав наружного и внутреннего слоя. Внутренний слой – циркулярный, наружный представлен продольно расположенными пучками. Эта оболочка формирует четыре мышцы, как говорилось выше, две из которых являются промежуточными и имеют меньшие размеры, другие же две мышцы являются более крупными, расположены с боковых сторон мускульного желудка и образуют его края. Вся оболочка имеет довольно яркий красный оттенок, предположительно, это связано с наличием большого количества миоглобина. Толщина циркулярного слоя мышечной оболочки превышает этот же показатель продольного слоя [32].

#### **1.2.5. Характеристика строения желудка класса млекопитающие**

С каждой эволюционной ступенью шло поэтапное усложнение пищеварительной системы. На этапе перехода от птиц к млекопитающим произошли значительные усложнения. Хотелось бы рассмотреть на примере изучаемого органа крысы.

Как отмечает Петренко В.М. в своей статье, желудок крысы преимущественно располагается под печенью, из-под края которой можно отметить большую кривизну желудка. Желудок расположен почти перпендикулярно и визуалью имеет схожесть с рогом. Именно у крысы можно отметить такую особенность, в отличие от человека, наибольший размер из отделов имеет дно, а выход тонкой кишки из желудка располагается в центре малой кривизны [36].

Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Л., внешне выделяют в желудке крысы два отдела – кардиальный, который является внешне почти прозрачным, имеет белый оттенок и пилорический, который в свою очередь выглядит совершенно

иначе и является мышечным, не просвечивает и имеет красноватый оттенок [34].

Рассматривая гистологическое строение желудка крысы, можно отметить, что снаружи желудок покрыт серозной оболочкой (Tunicaserosa), которая состоит из одного слоя плоских клеток мезотелия и тонкого слоя соединительной ткани [34].

Следом за самой внешней оболочкой располагается мышечная оболочка (tunicamuscularis), здесь она достаточно хорошо развита и является трехслойной. Первый слой внешний является тонким и мышечные клетки в нем располагаются продольно, слой является прерывистым и направляется по малой кривизне от пищевода, по большой кривизне – к пищеводу. Вторым слоем носит название кругового, он расположен в пилорической части, преимущественно в областях нахождения желез дна. И наконец, в третьем слое мышечные клетки расположены в косом направлении, этот слой наиболее выражен в с левой стороны желудка и простирается от кардиального отдела к большой кривизне [34].

Книзу от мышечной оболочки располагается подслизистая (telasubmucosa), которая имеет соединительнотканное строение. Следом идет слизистая оболочка (tunicamucosa), которая входит в состав продольных складок желудка. К подслизистой оболочке прилегает мышечный слой или мышечная пластинка – это узкая прослойка гладких миоцитов в составе слизистой оболочки. Так же в слизистой оболочке имеются 2 пластинки – эпителиальная и собственно слизистая [34].

Для различных отделов желудка крысы характерны свои железы, расположенные в слизистой оболочке.

Например:

Кардиальные железы, имеющие трубчатое строение располагаются в синонимичной кардиальной части желудка. Секрет данных желез, ферментов, необходимых для пищеварения, не содержит.

Собственные (желудочные) железы локализуются в области дна желудка.

В пилорическом отделе располагаются пилорические железы.

Иннервация желудка у крысы осуществляется нервом, являющимся 10 парой черепно-мозговых нервов, а так же очень длинным – блуждающим нервом (*nervusvagus*). А кровоснабжение данного органа осуществляют два главных сосуда – это левая и правая желудочные артерии (*arteriagasticasinistra*, *arteriagasticadextra*) [34].

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Общая характеристика исследуемых животных

В ходе исследования мы использовали половозрелых животных: пангасиус сиамский (*Pangasiussutchi*), самки массой около 50 г (рыбы); тритон испанский (*Lissotritonboscai*), самки массой около 15 г (земноводные); гладкая шпорцевая лягушка (*Xenopuslaevis*), самки массой около 10 г (земноводные); красноухая черепаха (*Trachemysscripta*), самки массой около 300 г (пресмыкающиеся); домашняя курица (*Gallusgallus*), самки массой около 3000 г (птицы); серая крыса (*Rattusnorvegicus*), самки массой около 500 г (млекопитающие).

Работа с животными проводилась в соответствии с «Европейской конвенцией о защите позвоночных животных» (Страсбург, 18 марта 1986 года), используемых в эксперименте и для других научных целей.

### 2.2. Описание методов исследования

Исходя из поставленных задач, использовались морфологические, морфометрические и статистические методы исследования.

#### 2.2.1. Морфологические методы исследования

Животных выводили из исследования путем декапитации после эфирного наркоза [11, 23]. После этого извлекали желудок.

У каждого вида желудок имел различные формы, но всегда отличался от кишечника и пищевода наибольшим просветом, и выделить его было не трудно. У представителей каждого класса желудок делили условно на 3 части и исследовали центральный отдел желудка [21].

Отпрепарированный желудок помещали в 0,9 % водный раствор хлорида натрия (физиологический раствор) на 40 – 60 мин для предотвращения иссушения и спастических сокращений гладкой мускулатуры стенки. Производилась промывка взятых участков желудка физиологическим раствором для удаления внутреннего содержимого. Далее образцы материала фиксировали в 10% нейтральном формалине (40% формалин и дистиллированная вода в соотношении 1:9). Длительность фиксации составляла 48 – 72 часа, в зависимости от размера органов у отдельных представителей. Фиксированный материал уплотняли в спиртах возрастающей концентрации и заливали в парафин по общепринятой методике [41, 42].

Изготовление серийных гистологических срезов толщиной 5 – 6 мкм проводили на санном микротоме. Продолжительность каждого этапа обработки материала подбиралась эмпирически.

Гистологические срезы, окрашенные гематоксилином и эозином, использовали для подсчета.

### **2.2.2. Морфометрические методы**

Для морфометрического исследования была использована стандартная окулярная линейка.

С помощью стандартной окулярной линейки (окулярной вставки) оценивали линейные размеры структурных компонентов оболочек желудка. Цену деления окулярной линейки определяли с помощью объект-микрометр перед началом измерения и при последующей смене увеличения. При этом объект-микрометр помещали под объектив микроскопа и, достигая резкой установки шкалы, отсчитывали, сколько делений объект-микрометра приходится на известное число делений окуляр-микрометра, вычисляя, таким образом, абсолютное значение одного деления окулярной линейки. При измерении объекта размер последнего определяли сначала в делениях окуляр-

микрометра и затем умножали на абсолютную величину одного деления (рис.1) [40].

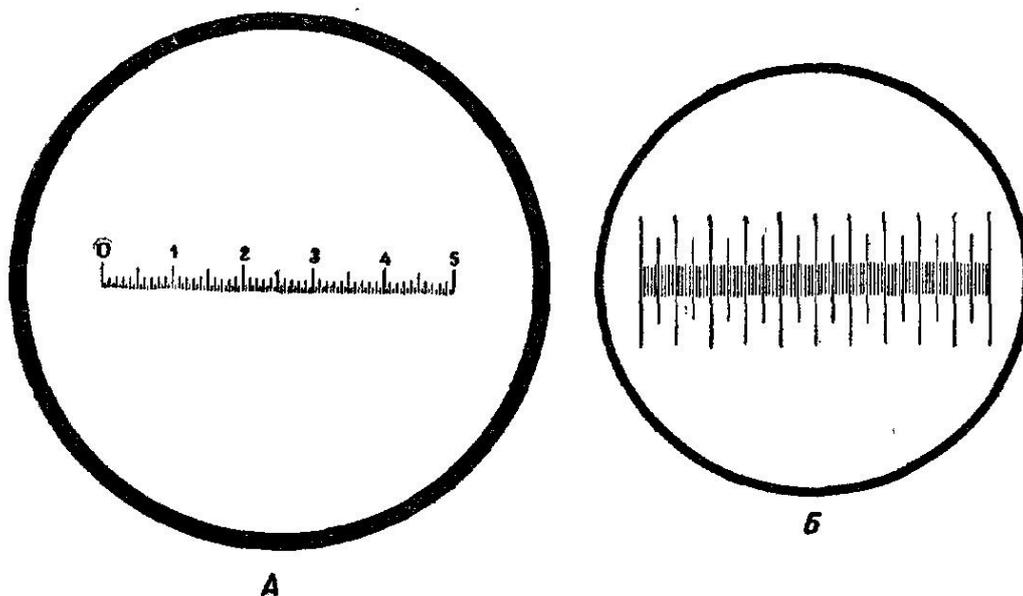


Рисунок 1. Микрометрические линейки. А – линейка окуляр-микрометра (5 мм разделены на 50 частей), Б – линейка объект-микрометра при большом увеличении (1 мм разделён на 100 частей)

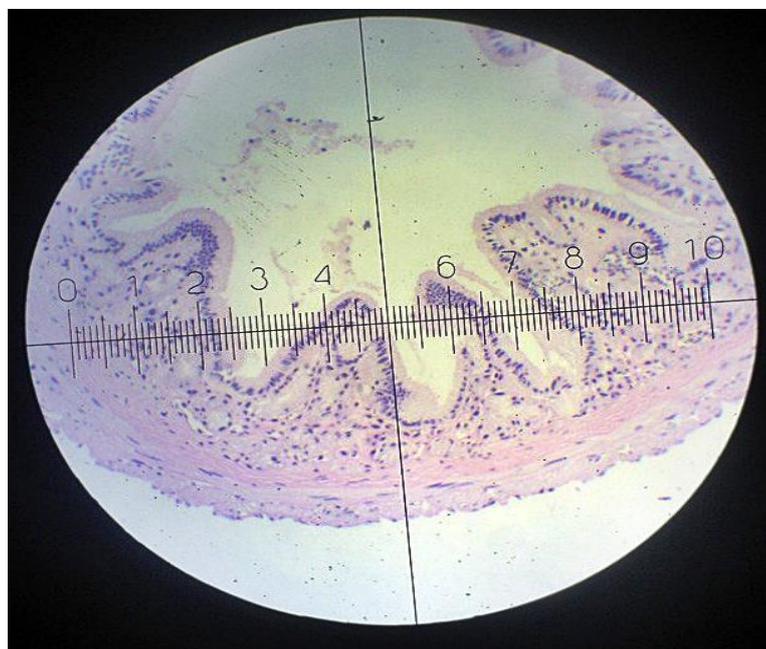


Рисунок 2. Измерение количества желудочных ямок гладкой шпорцевой лягушки с помощью линейки окуляр-микрометра (Ув.×70: об.10; ок.7)

Измерение линейных размеров оболочек желудка, структур рельефа производили при увеличении окулярной вставки  $\times 7$  (стандартная окулярная линейка) и объектива  $\times 10$ ; при увеличении  $\times 70$  (Об. $\times 10$ ; Ок. $\times 7$ ), цена деления окулярной линейки составила 80 мкм. При увеличении  $\times 40$  (Об. $\times 40$ ; Ок. $\times 10$ ) подсчитывали количественные показатели.

Исследовали линейные параметры оболочек желудка:

1. Толщина стенки желудка;
2. Толщина слизистой оболочки;
3. Толщина мышечной оболочки;
4. Глубину желудочных ямок;
5. Ядерно-цитоплазматическое отношение эпителиоцитов;

Производили подсчет количественных параметров:

6. Количество клеток, участвующих в секреции желудочного сока на единицу условной площади (100 мкм<sup>2</sup>);
7. Количество желудочных ямок на 100 мкм<sup>2</sup>.

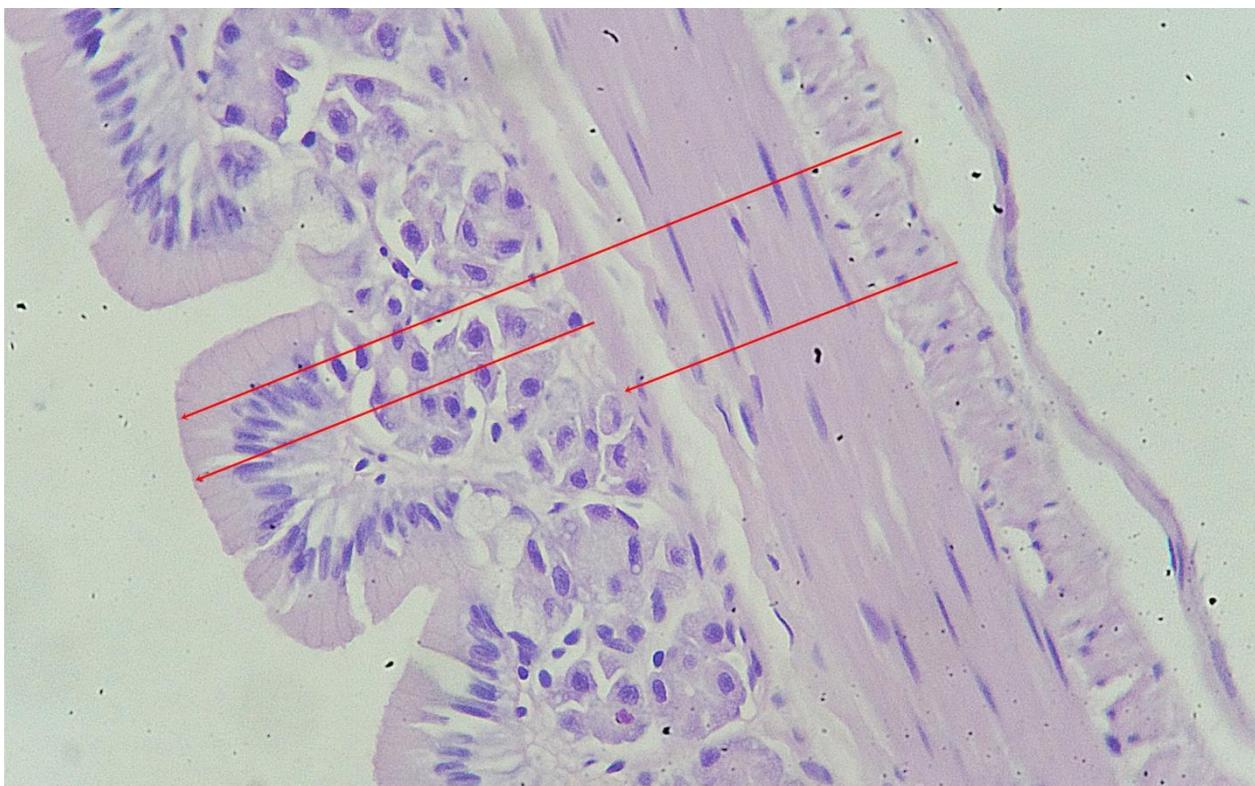


Рисунок 3. Измерение толщины оболочек желудка гладкой шпорцевой лягушки. Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув. $\times 400$  (об.40; ок.10)

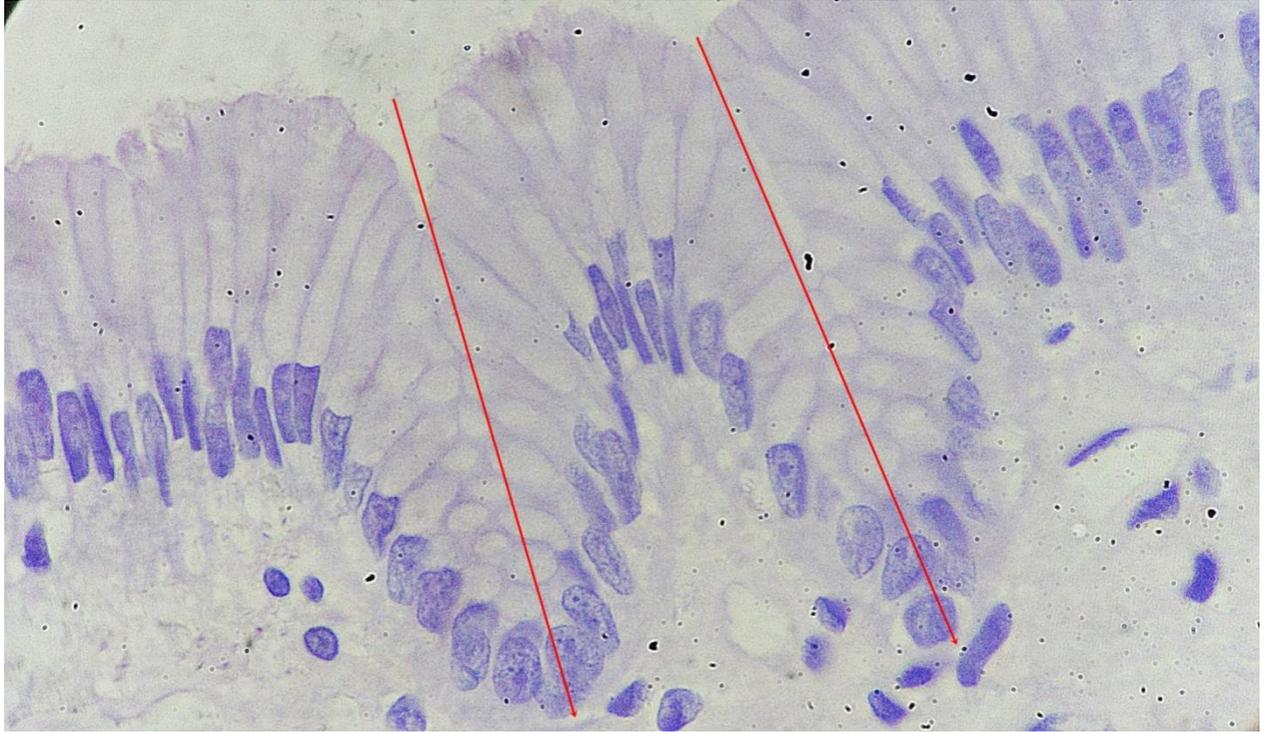


Рисунок 4. Измерение глубины желудочных ямок красноухой черепахи.

Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.×400 (об.40; ок. 10)

### **2.2.3. Статистические методы исследования**

Статистическая обработка производилась на персональном компьютере с помощью программного обеспечения Microsoft Excel 2007 и лицензированного пакета прикладных программ «PAST.v3.11» («PAleontologicalSTatistics»). При обработке полученных результатов использовались методы вариационной статистики (определение среднего арифметического и его ошибки ( $M \pm m$ )). Достоверность подсчетов оценивали с помощью критерия Краскела-Уоллиса (Kruskal-Wallis). Данный критерий используется для сравнения признаков трех и более групп с ненормальным распределением [48].

### ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ СОБСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования были выявлены гистологические особенности каждого класса позвоночных животных, в том числе и относительно рельефа кишечника.

У рыб отмечаются слабо выраженные желудочные ямки, но ярко выраженные складки в продольном направлении на протяжении всей длины желудка. Так же у данного класса отмечается только один тип клеток выделяющих секрет желудка.

У представителей класса земноводные и пресмыкающиеся так же отмечается только один тип клеток участвующих в секреции соляной кислоты и зимогенов.

У птиц в мускульном отделе желудка отмечается массивная мышечная оболочка, а так специализированное приспособление для перетирания пищи, состоящий из слущенных эпителиальных клеток – кутикула. В составе желез в мускульном и железистом отделе выделен только один тип секретирующих клеток [31].

У млекопитающих нами были выявлены 2 типа клеток в составе желез хорошо выраженные ямки желудка, образованные выпячиванием слизистой оболочки [34].

Для достоверной оценки гистологических особенностей стенки желудка позвоночных животных, в ходе исследования был проведен анализ морфологических параметров и характеристик, которые позволят нам судить о структурно-функциональных особенностях микроструктуры желудка у различных представителей классов позвоночных животных.

### 3.1. Морфологическая характеристика оболочек желудка

Для изучения морфологических характеристик стенки желудка были использованы критерии: толщина стенки желудка, соотношение толщины слизистой оболочки к толщине стенки желудка, соотношение толщины мышечной оболочки к толщине стенки желудка, соотношение глубины желудочных ямок относительно толщины слизистой оболочки, ядерно-цитоплазматическое отношение эпителиоцитов, количество желудочных ямок на длину основания – 100 мкм, количество секреторных клеток на единицу площади (100мкм<sup>2</sup>).

В ходе исследования характеристика подслизистой основы и срезной оболочки нами не изучалась, поскольку вклад этих оболочек в толщину всей стенки желудка незначительный.

Нами были получены следующие данные, исходя из особенностей.

Мы изучили толщину всей стенки у различных представителей и получили следующие значения (табл.1).

Таблица 1 – Толщина стенки желудка

Представитель	Толщина стенки (M±m), мкм	Показатель достоверности
1	2	3
Сиамский пангасиус <sup>1</sup> ( <i>P. sutchi</i> )	378,65±9,169	**** * *****
Испанский тритон <sup>2</sup> ( <i>L. boscai</i> )	451,42±11,710	**** * *****
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> ( <i>X. laevis</i> )	416,51±10,434	**** * *****
Красноухая черепаха <sup>4</sup> ( <i>T. scripta</i> )	738,21±15,127	* * * * * *****

1	2	3
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (железистый отдел)	3589,61±41,393	* ** *** **** *****
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (мускульный отдел)	3983,33±43,057	* ** *** **** *****
Серая крыса <sup>7</sup> ( <i>R. norvegicus</i> )	578,68±19,743	* ** *** **** ***** *****

\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>1</sup>

\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>2</sup>

\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>3</sup>

\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>4</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>5</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>6</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>7</sup>

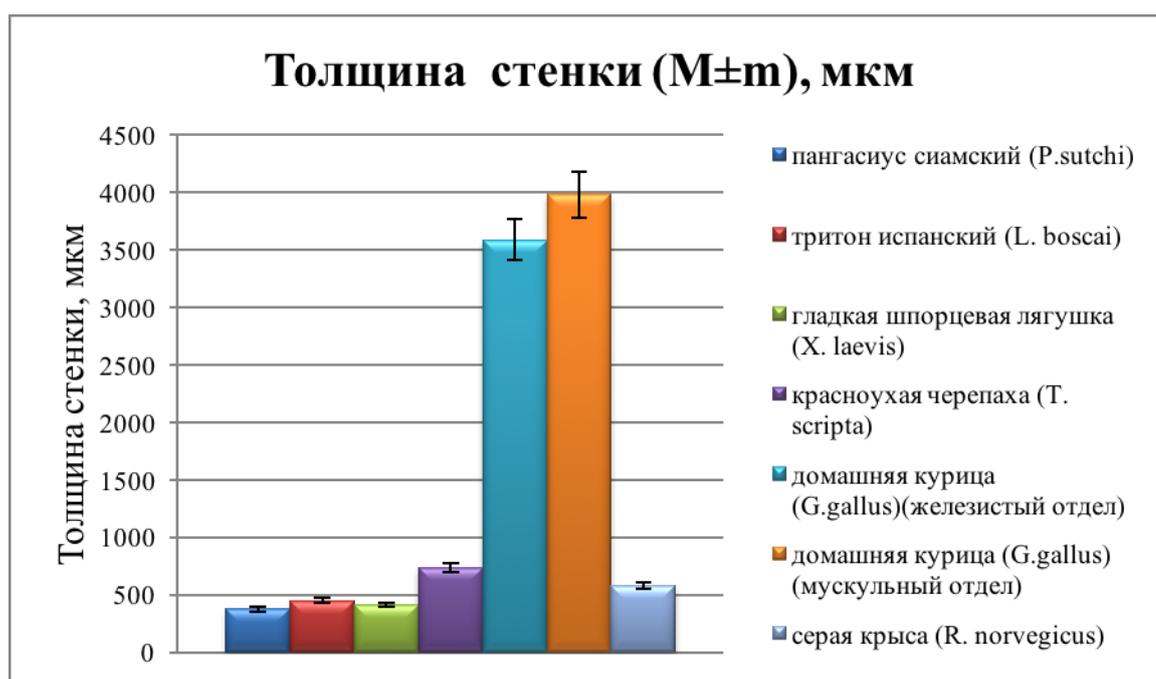


Рисунок 5. Толщина стенки желудка

Общая толщина всей стенки желудка наиболее развита у домашних кур и составляет в железистом отделе  $3589,6 \pm 41,393$ , в мускульном отделе  $3983,33 \pm 43,057$  (рис.6). Наименьшая толщина отмечается у пангасиуса сиамского и составляет  $378,65 \pm 9,169$  (рис. 7, 8). У представителей одного класса земноводные шпорцевой лягушки и испанского тритона различия

незначительны и составляют  $416,51 \pm 10,434$  и  $451,42 \pm 11,710$ . Из низших позвоночных наибольшая толщина стенки отмечается у красноухой черепахи  $738,21 \pm 15,127$ . У серой крысы мы можем отметить среднее значение толщины всей стенки, и оно составляет  $578,68 \pm 19,743$  (рис. 5).

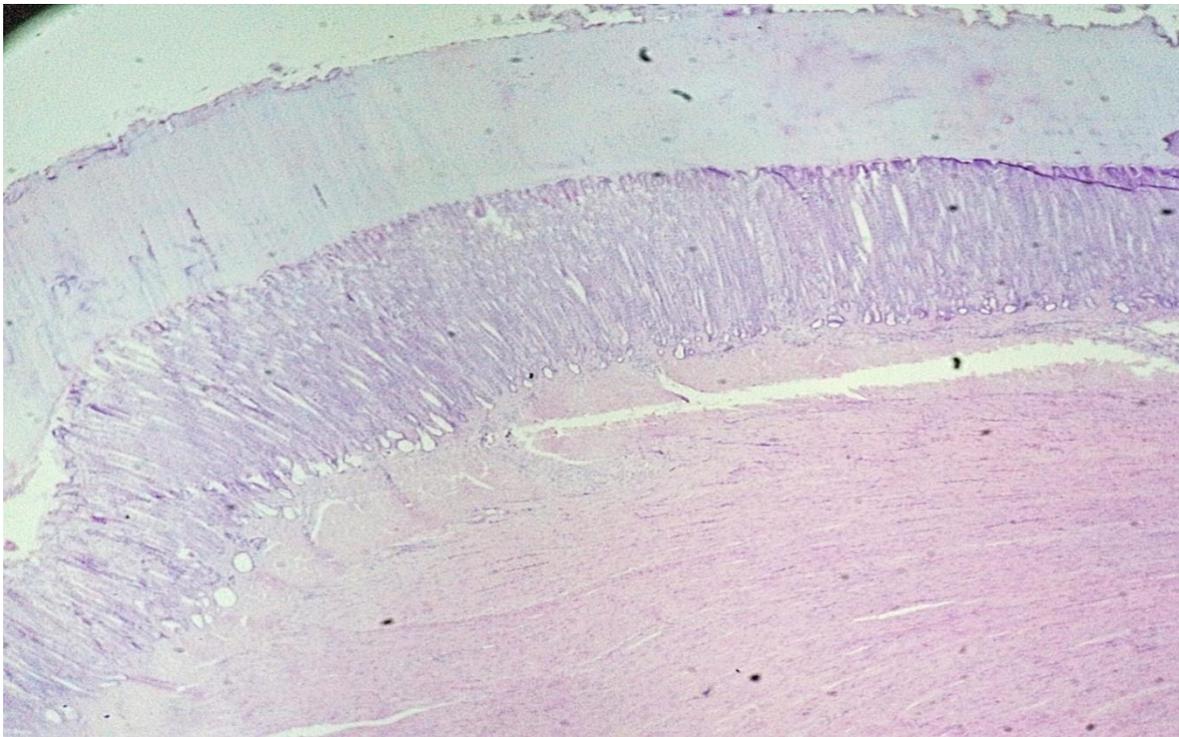


Рисунок 6. Стенка желудка домашней курицы (мускульный отдел).

Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 40$  (об. 4; ок. 10)

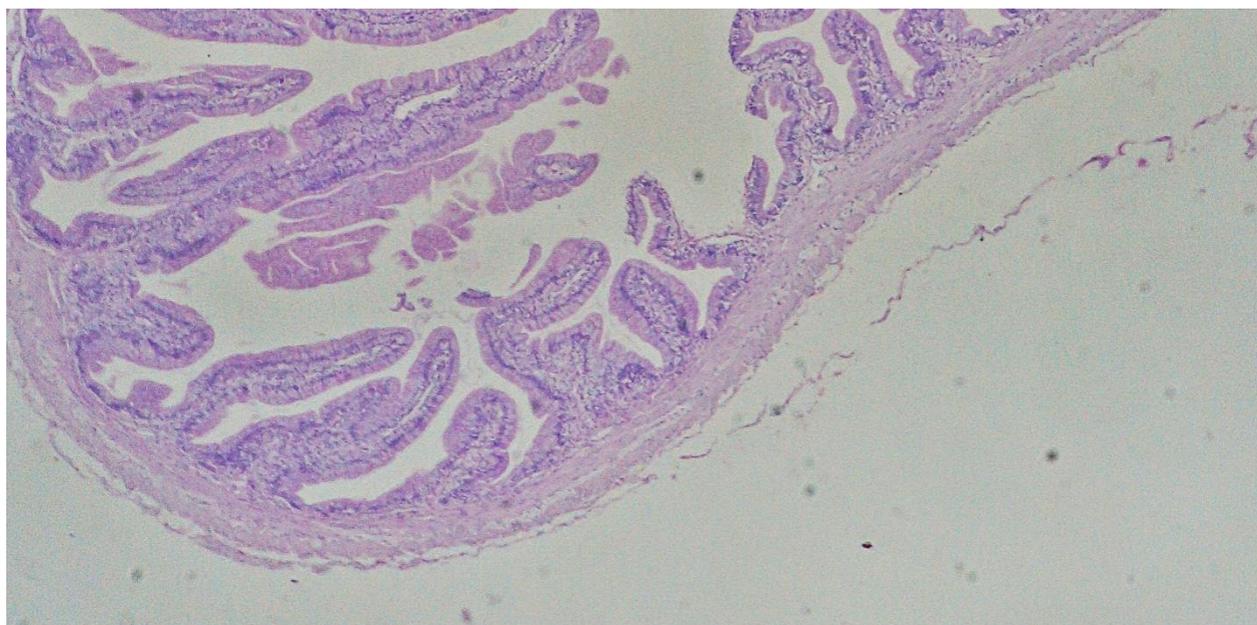


Рисунок 7. Толщина стенки сямского пангасиуса. Гематоксилин и эозин.

Микрофото. Ув.  $\times 40$  (об. 4; ок. 10)

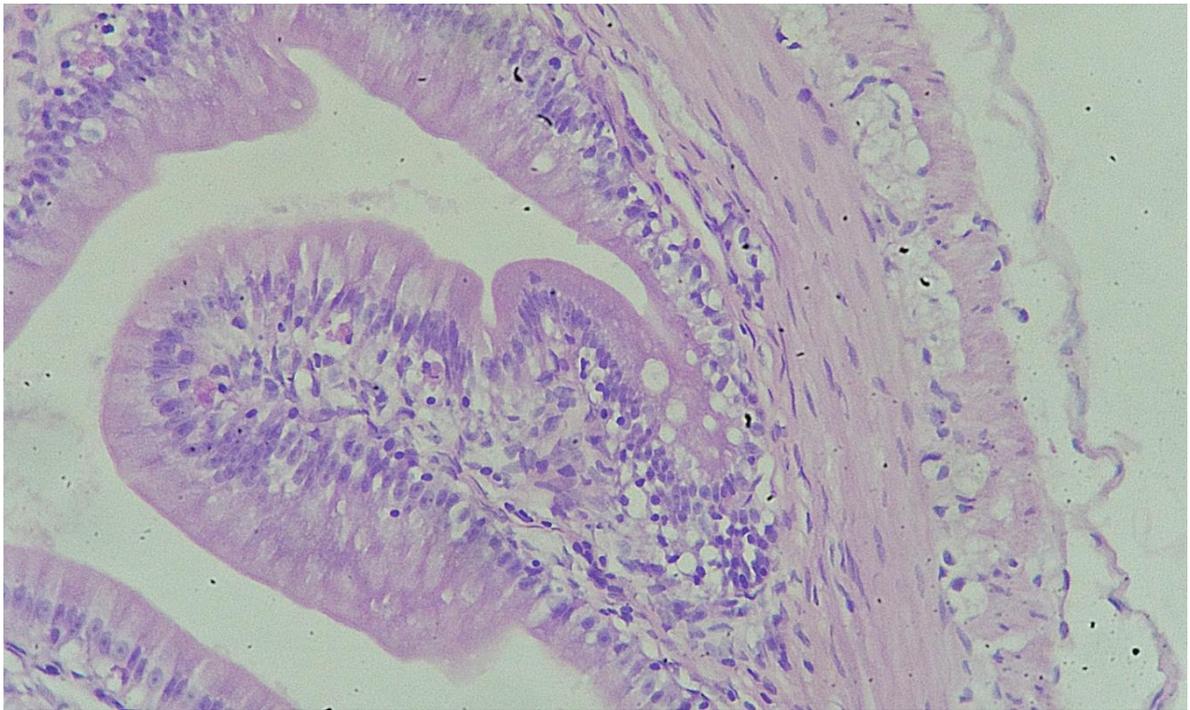


Рисунок 8. Толщина стенки сиамского пангасиуса. Гематоксилин и эозин.  
Микрофото. Ув.  $\times 400$  (об. 40; ок. 10)

Нами была изучена толщина слизистой оболочки у представителей всех классов хордовых животных относительно толщины всей стенки желудка. Данный параметр напрямую зависел от высоты рельефа на поверхности данной оболочки (табл. 2).

Таблица 2 – Толщина слизистой оболочки относительно всей стенки желудка

Представитель	Слизистая оболочка ( $M \pm m$ ), %	Показатель достоверности
1	2	3
Сиамский пангасиус <sup>1</sup> ( <i>P. sutchi</i> )	60,33 $\pm$ 1,399	** *** ***** *****
Испанский тритон <sup>2</sup> ( <i>L. boscai</i> )	47,91 $\pm$ 0,625	* *** ***** ***** ***** *****

1	2	3
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> ( <i>X. laevis</i> )	67,09±1,684	* * * * * *****
Красноухая черепаха <sup>4</sup> ( <i>T. scripta</i> )	54,47±1,174	** * * * * *****
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (железистый отдел)	16,42±0,433	* * * * * *****
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (мышечный отдел)	8,87±0,207	* * * * * *****
Серая крыса <sup>7</sup> ( <i>R. norvegicus</i> )	62,76±1,711	** * * * * *****

\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>1</sup>  
 \*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>2</sup>  
 \*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>3</sup>  
 \*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>4</sup>  
 \*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>5</sup>  
 \*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>6</sup>  
 \*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>7</sup>

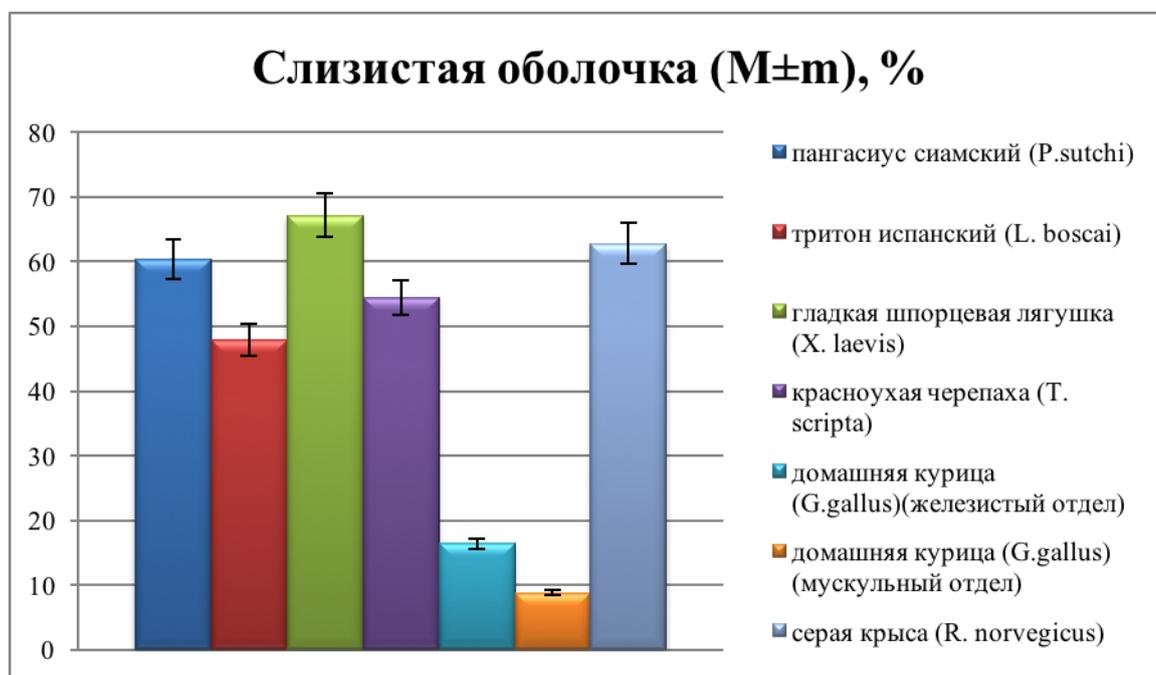


Рисунок 8. Толщина слизистой оболочки относительно всей стенки желудка

Наибольшее развитие слизистой оболочки отмечается у гладкой шпорцевой лягушки и составляет  $67,09 \pm 1,684$ , а наименьшее развитие у домашних кур в мускульном отделе желудка  $8,87 \pm 0,207$ , предположительно, в связи с функциональными особенностями данного отдела, предназначенного для механической обработки пищи (рис. 9,10). В железистом отделе слизистая оболочка относительно всей стенки развита слабо ( $16,42 \pm 0,433$ ), это связано с максимальным развитием подслизистой оболочки. У кур в данном слое располагаются альвеолярные железы [31].

Близким к наибольшему значению толщины слизистой оболочки является толщина данной оболочки у серой крысы  $62,76 \pm 2,961$ . Наименьшая толщина у тритона испанского  $47,91 \pm 0,625$ , а толщина данной оболочки у красноухой черепахи имеет среднее значение  $54,47 \pm 1,174$  (рис. 8).

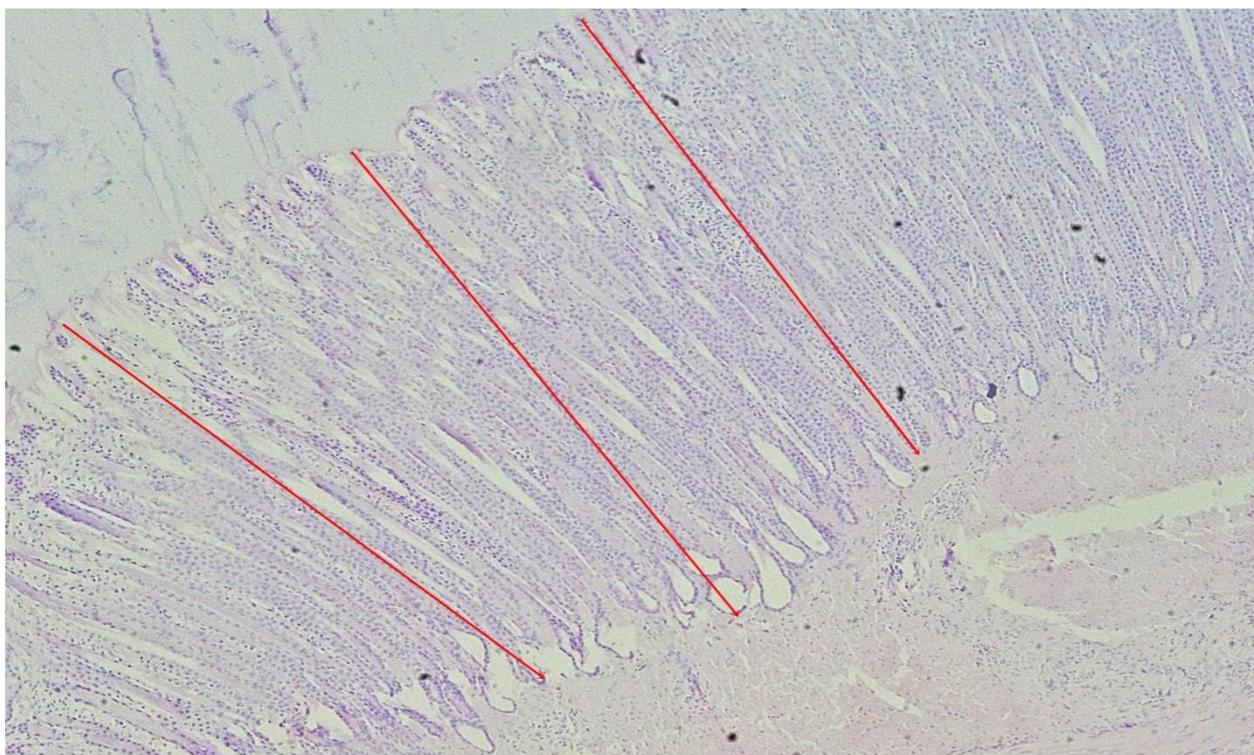


Рисунок 9. Слизистая оболочка в мускульном отделе у домашней курицы.

Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 400$  (об. 40; ок. 10)



Рисунок 10. Слизистая оболочка желудка гладкой шпорцевой лягушки.

Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 400$  (об. 40; ок. 10)

Было интересно рассмотреть такой показатель, как толщина мышечной оболочки у представителей позвоночных животных относительно всей стенки желудка. Нами были получены следующие данные (табл. 3).

Таблица 3 – Толщина мышечной оболочки относительно всей стенки желудка

Представитель	Мышечная оболочка ( $M \pm m$ ), %	Показатель достоверности
1	2	3
Сиамский пангасиус <sup>1</sup> ( <i>P. sutchi</i> )	29,55 $\pm$ 0,459	** ***** *****
Испанский тритон <sup>2</sup> ( <i>L. boscai</i> )	36,71 $\pm$ 0,968	* *** ***** *****

Таблица 3

1	2	3
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> ( <i>X. laevis</i> )	30,81±0,532	** ***** *****
Красноухая черепаха <sup>4</sup> ( <i>T. scripta</i> )	39,58±0,953	* *** ***** *****
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (железистый отдел)	16,79±0,353	* ** *** ***** *****
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (мышечный отдел)	75,28±2,376	* ** *** ***** *****
Серая крыса <sup>7</sup> ( <i>R. norvegicus</i> )	19,51±0,437	* ** *** ***** *****

\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>1</sup>

\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>2</sup>

\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>3</sup>

\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>4</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>5</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>6</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>7</sup>

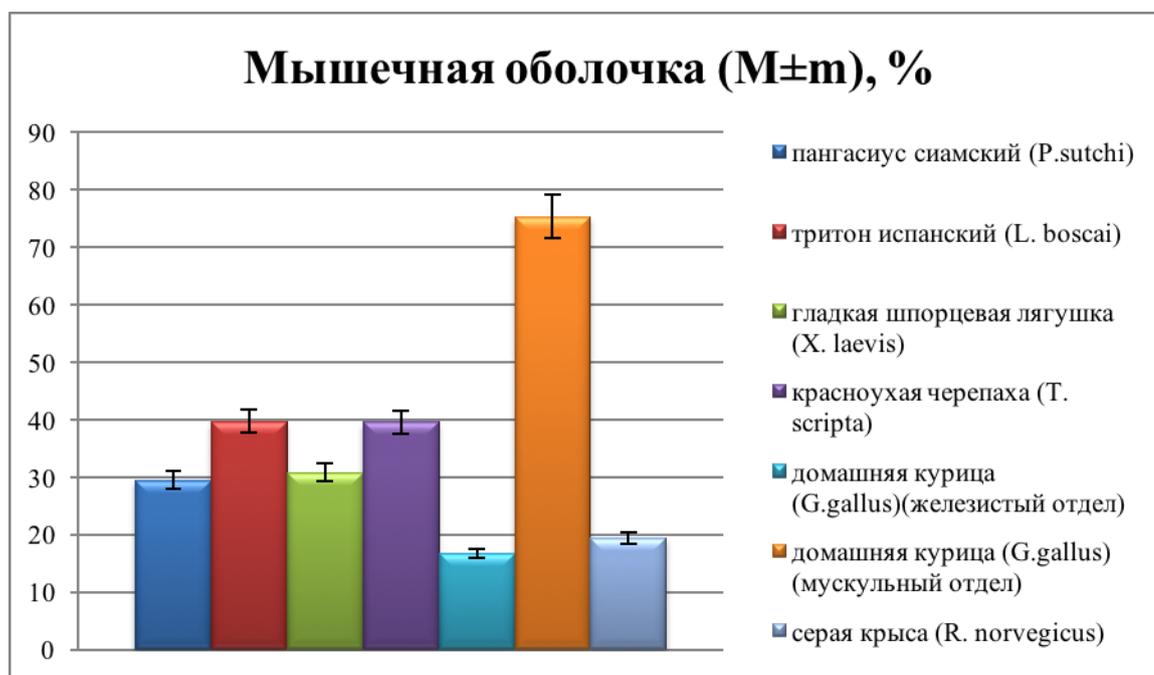


Рисунок 11. Толщина мышечной оболочки относительно всей стенки желудка

Наибольшая толщина среди всех изученных представителей позвоночных животных отмечается в мускульном отделе у домашней курицы  $75,28 \pm 2,376$ . Наименьшие значения данного показателя в железистом отделе у домашней курицы и у серой крысы  $16,79 \pm 0,353$  и  $19,51 \pm 0,437$  соответственно. Средние показатели и близкие по значению были получены у испанского тритона и красноухой черепахи и составляют  $36,71 \pm 0,968$  и  $39,58 \pm 0,953$ . Близкими по значению оказались показатели у сиамского пангасиуса и у гладкой шпорцевой лягушки  $29,55 \pm 0,459$  и  $30,81 \pm 0,532$  (рис. 11-13).

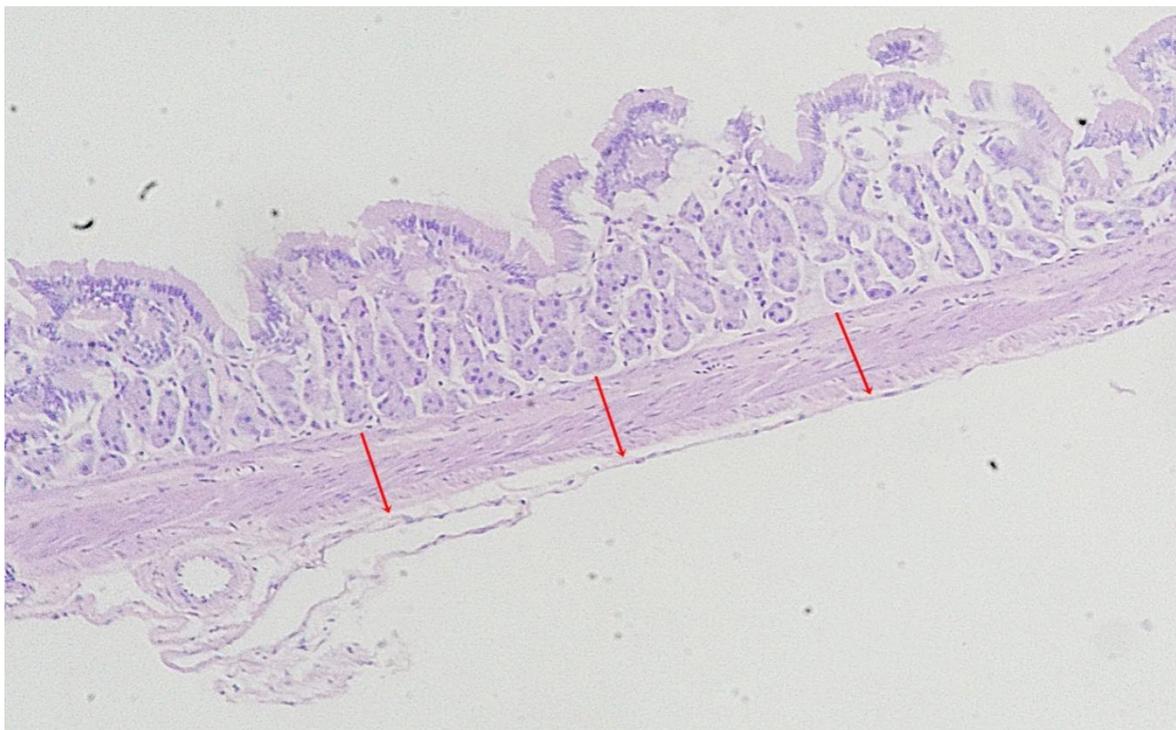


Рисунок 12. Мышечная оболочка желудка гладкой шпорцевой лягушки.

Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 100$  (об. 10; ок. 10)

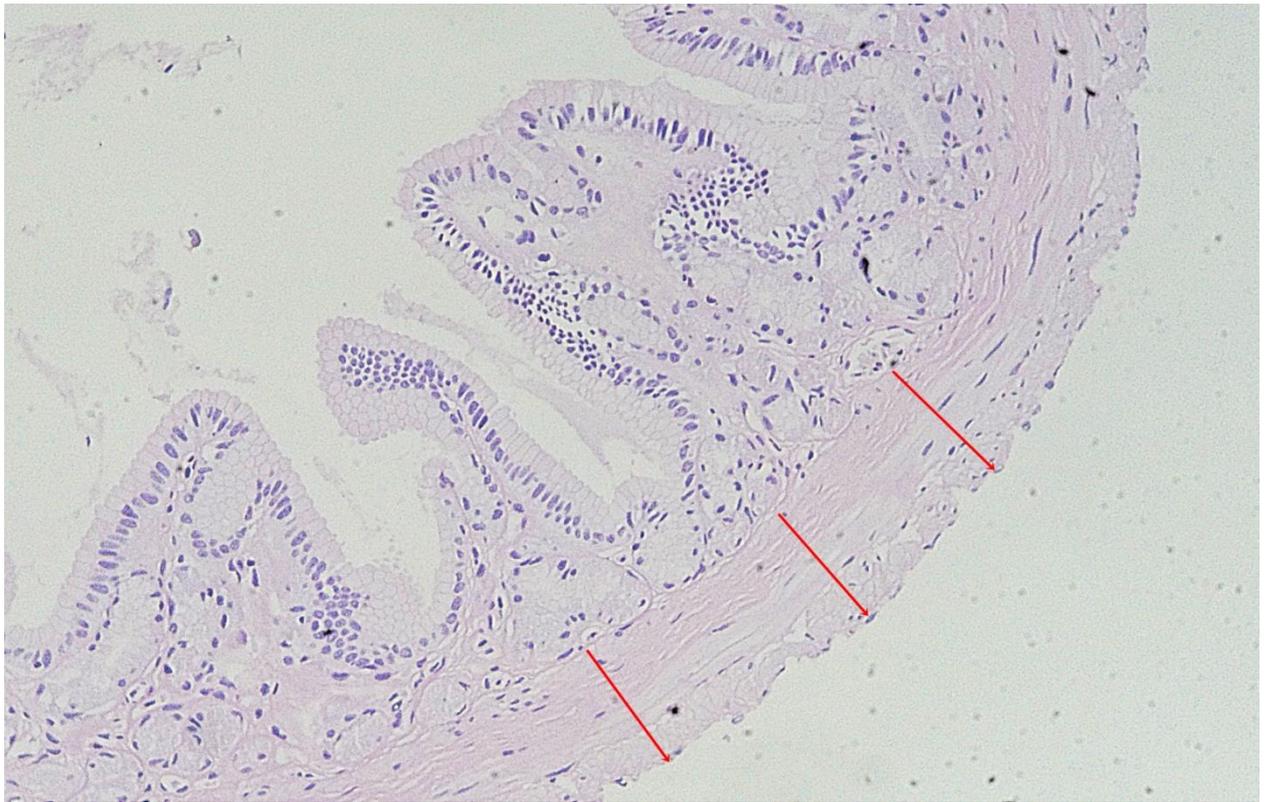


Рисунок 13. Мышечная оболочка желудка испанского тритона. Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 100$  (об. 10; ок. 10)

### 3.2. Морфологическая характеристика рельефа желудка

Рельеф слизистой оболочки желудка у всех изучаемых представителей представлен желудочными ямками. Нами были изучены линейные и количественные параметры желудочных ямок (табл. 4,5).

Таблица 4 – Глубина желудочных ямок относительно слизистой оболочки

Представитель	Глубина ямок ( $M \pm m$ ), %	Показатель достоверности
1	2	3
Сиамский пангасиус <sup>1</sup> ( <i>P.sutchi</i> )	20,51 $\pm$ 0,871	** *** **** ***** *****

Продолжение таблицы 4

1	2	3
Испанский тритон <sup>2</sup> ( <i>L. boscai</i> )	76,51±2,942	* * * * * * * * * *
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> ( <i>X. laevis</i> )	29,20±1,305	* * * * * * * * * *
Красноухая черепаха <sup>4</sup> ( <i>T. scripta</i> )	28,56±1,026	* * * * * * * * * *
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G. gallus</i> ) (железистый отдел)	56,49±1,774	* * * * * * * * * *
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G. gallus</i> ) (мускульный отдел)	19,07±0,506	* * * * * * * * * *
Серая крыса <sup>7</sup> ( <i>R. norvegicus</i> )	23,94±0,892	* * * * * * * * * *

\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>1</sup>

\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>2</sup>

\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>3</sup>

\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>4</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>5</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>6</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны ( $p < 0,05$ ) по сравнению с <sup>7</sup>

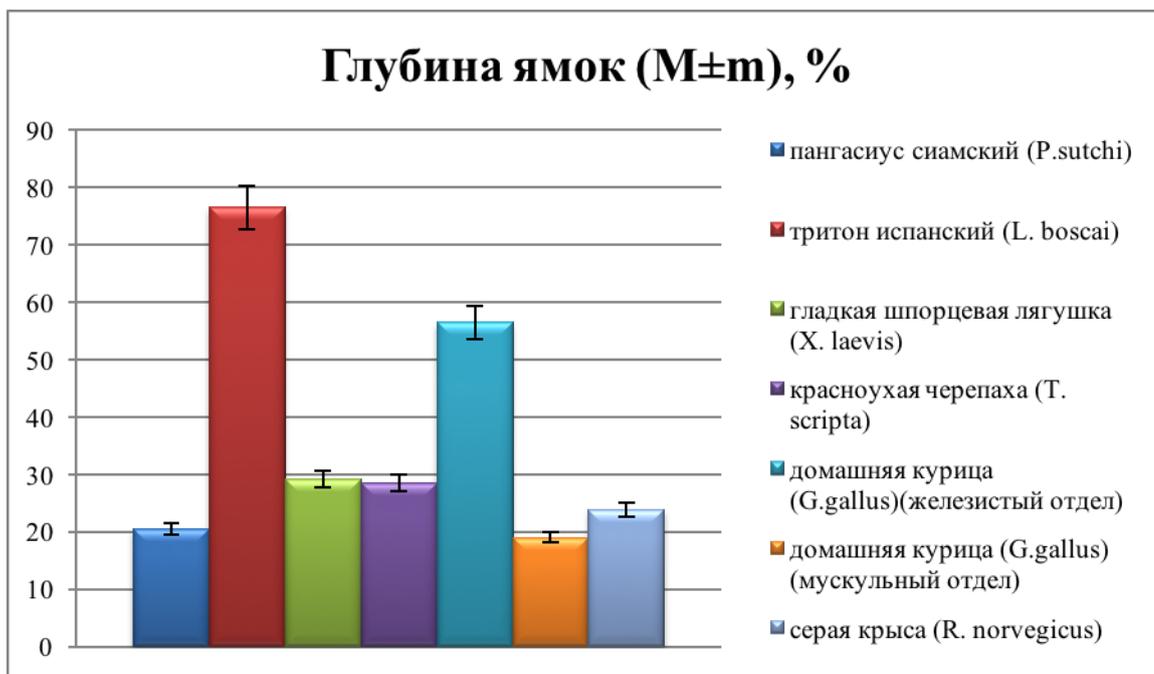


Рисунок 14. Глубина желудочных ямок относительно слизистой оболочки

Наибольшая глубина желудочных ямок отмечается у представителя низших позвоночных испанского тритона и составляет  $76,51 \pm 2,942$ , наименьшая глубина выявлена у пангасиуса сиамского (рис. 17) и в мускульном отделе у домашней курицы (рис. 16)  $20,51 \pm 0,871$  и  $19,07 \pm 0,506$ . Близкие и средние по значению показатели отмечены у гладкой шпорцевой лягушки ( $29,20 \pm 1,305$ ), у красноухой черепахи ( $28,56 \pm 1,026$ ) (рис. 15) и немного меньше у серой крысы ( $23,94 \pm 0,892$ ). У домашней курицы в железистом отделе глубина желудочных ямок относительно слизистой оболочек имеет значение ближе к максимальному и составляет  $56,49 \pm 1,774$  (рис. 14).

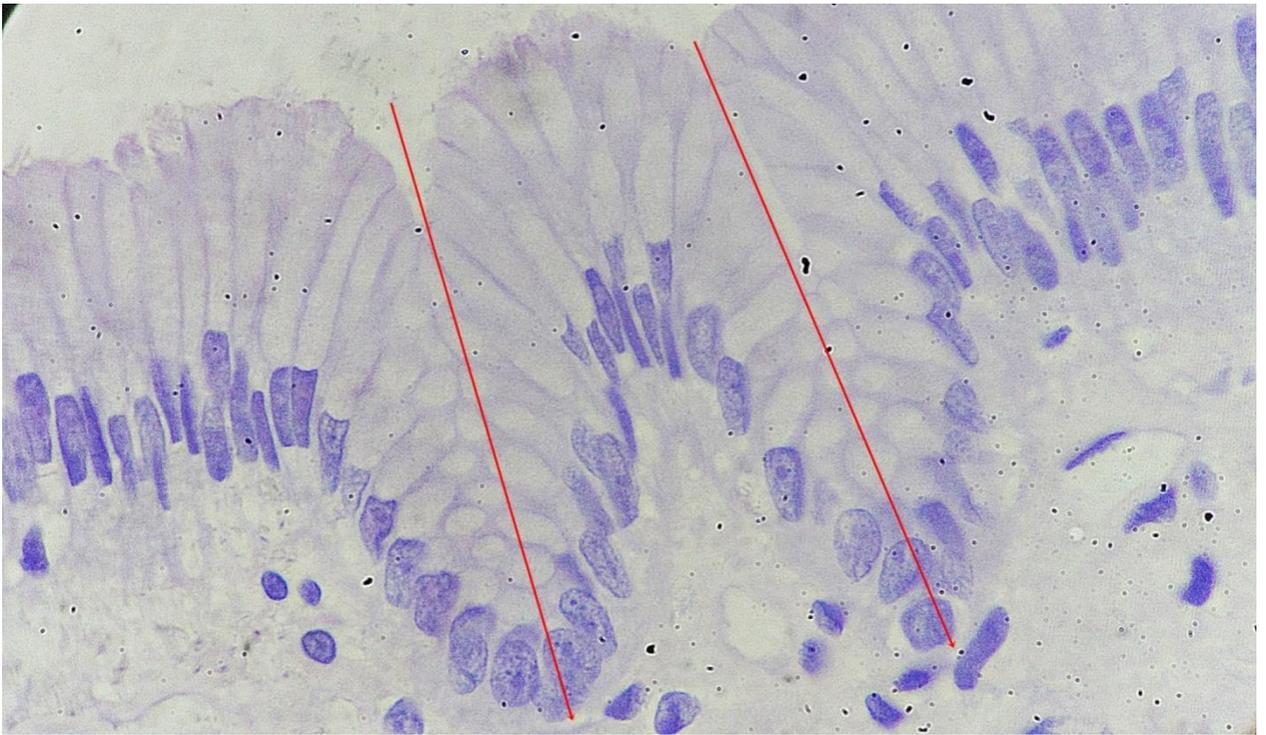


Рисунок 15. Глубина желудочных ямок у красноухой черепахи. Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)



Рисунок 16. Глубина желудочных ямок у домашней курицы (мышечный отдел). Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

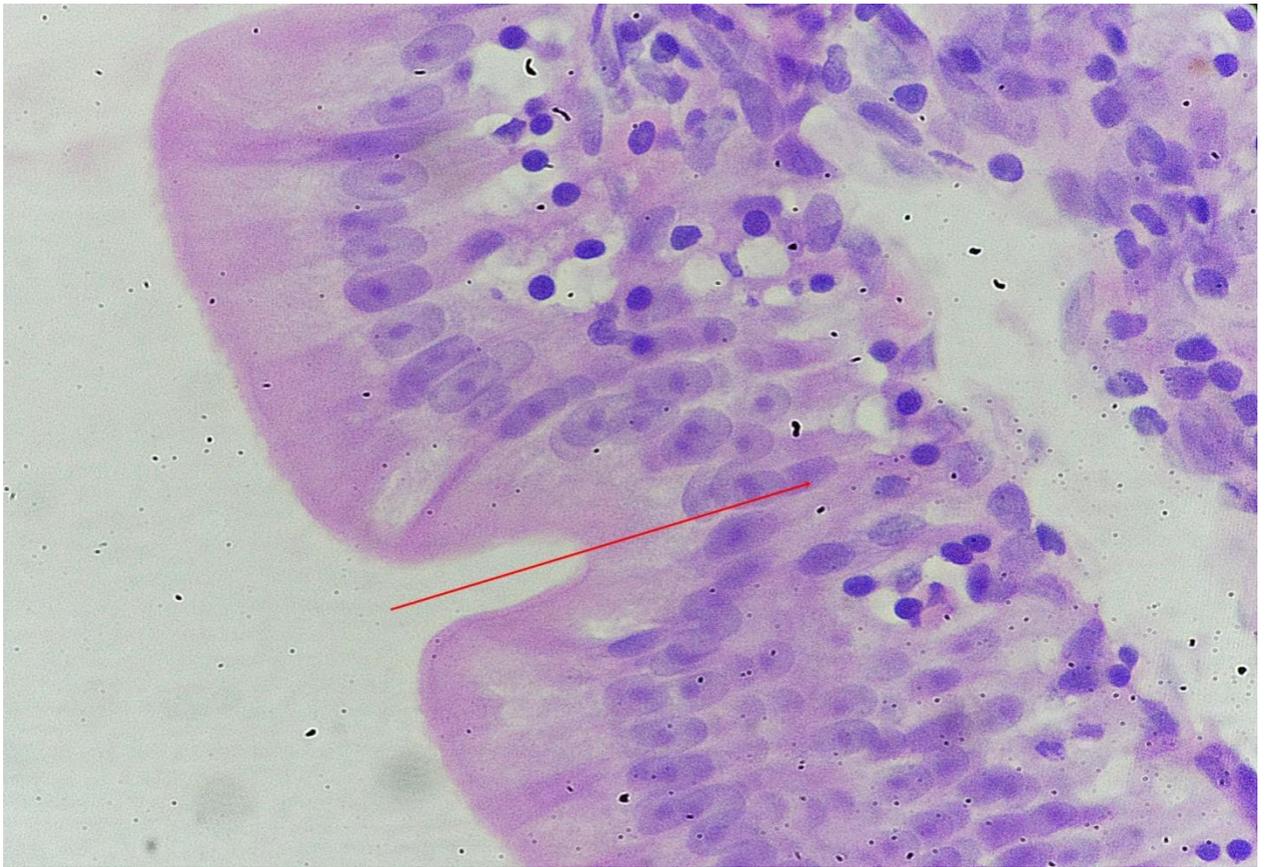


Рисунок 17. Глубина желудочных ямок у сиамского пангасиуса. Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

Таблица 5 – Количество желудочных ямок на длину основания – 100 мкм.

Представитель	Количество ямок ( $M \pm m$ ), шт	Показатель достоверности
1	2	3
Сиамский пангасиус <sup>1</sup> ( <i>P. sutchi</i> )	$3,84 \pm 0,317$	** *** ***** *****
Испанский тритон <sup>2</sup> ( <i>L. boscai</i> )	$6,55 \pm 0,225$	* *** ***** *****
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> ( <i>X. laevis</i> )	$10,87 \pm 0,268$	* ** ***** *****
Красноухая черепаха <sup>4</sup> ( <i>T. scripta</i> )	$12,66 \pm 0,208$	* ** ***** *****

1	2	3
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (железистый отдел)	15,27±0,376	* ** *** **** ***** *****
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (мускульный отдел)	39,61±0,337	* ** *** **** ***** *****
Серая крыса <sup>7</sup> ( <i>R. norvegicus</i> )	33,44±0,353	* ** *** **** ***** *****

\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>1</sup>  
 \*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>2</sup>  
 \*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>3</sup>  
 \*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>4</sup>  
 \*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>5</sup>  
 \*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>6</sup>  
 \*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>7</sup>

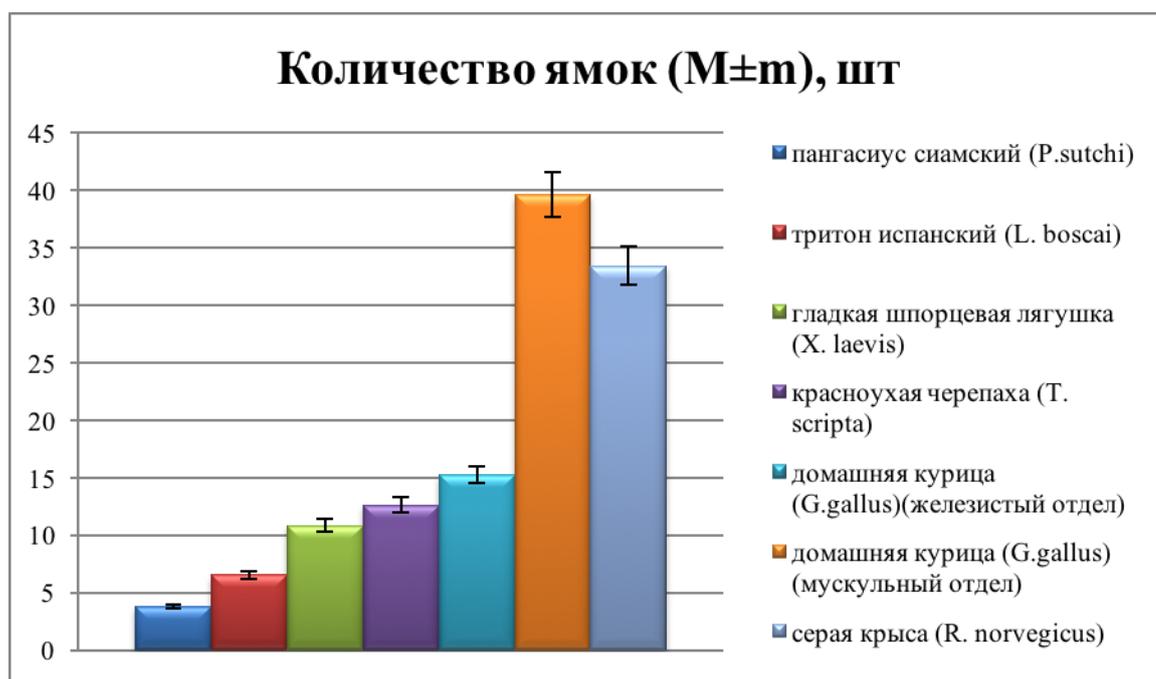


Рисунок 18. Количество желудочных ямок на длину основания – 100 мкм.

Значения, полученные в результате исследования, увеличиваются в эволюционном порядке, начиная с пангасиуса сиамского 3,84±0,317, который имеет наименьшее значение (рис. 20), и заканчивая мускульным отделом у

домашней курицы  $39,61 \pm 0,337$ , имеющей наибольшее количество ямок (рис. 19). Близким по количеству ямок с мускульным отделом домашней курицей находится серая крыса, которая имеет значение данного показателя  $33,44 \pm 0,353$ . У испанского тритона количество ямок составляет  $6,55 \pm 0,225$ , у гладкой шпорцевой лягушки  $10,87 \pm 0,268$ , у красноухой черепахи  $12,66 \pm 0,208$  и в железистом отделе у домашней курицы это значение равняется  $15,27 \pm 0,376$ . Следовательно, можно отметить эволюционное увеличение данного показателя у этих представителей (рис. 18).

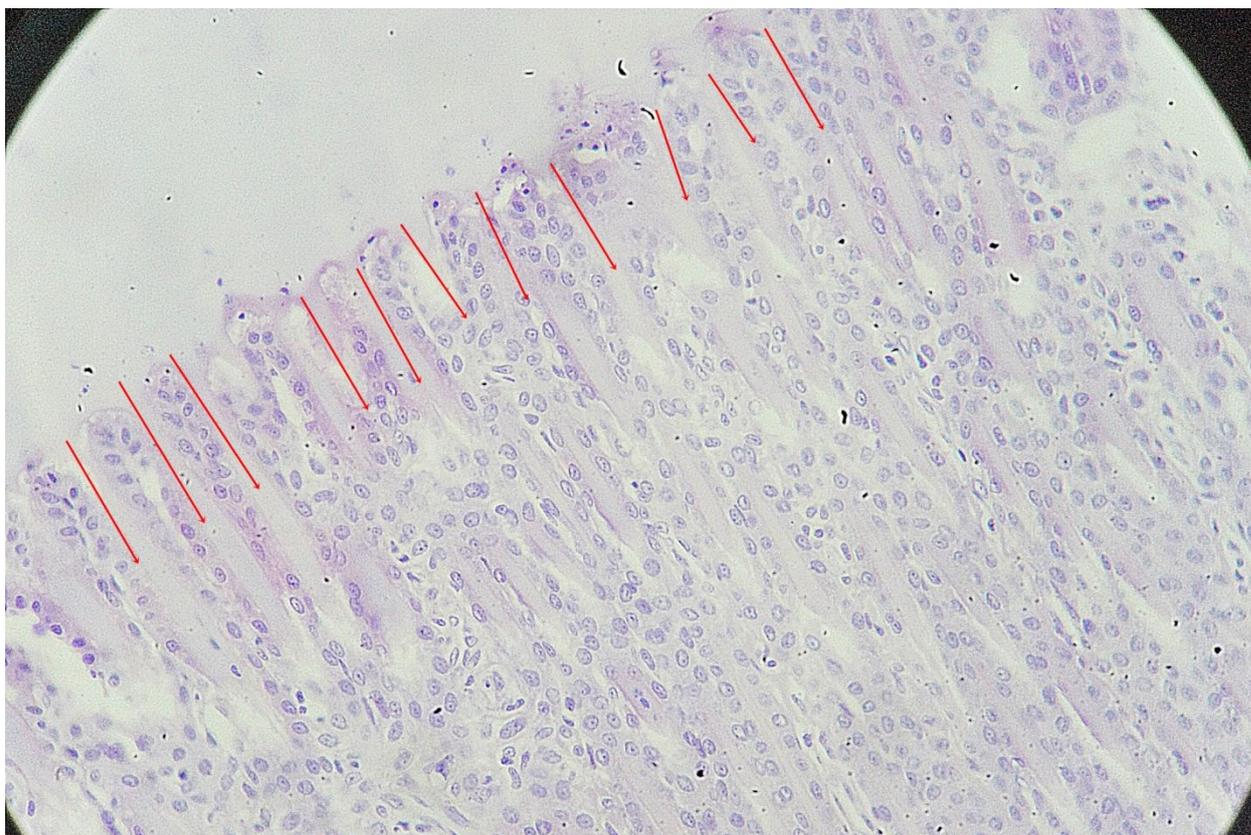


Рисунок 19. Количество желудочных ямок у домашней курицы (мускульный отдел). Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 400$  (об. 40; ок. 10)

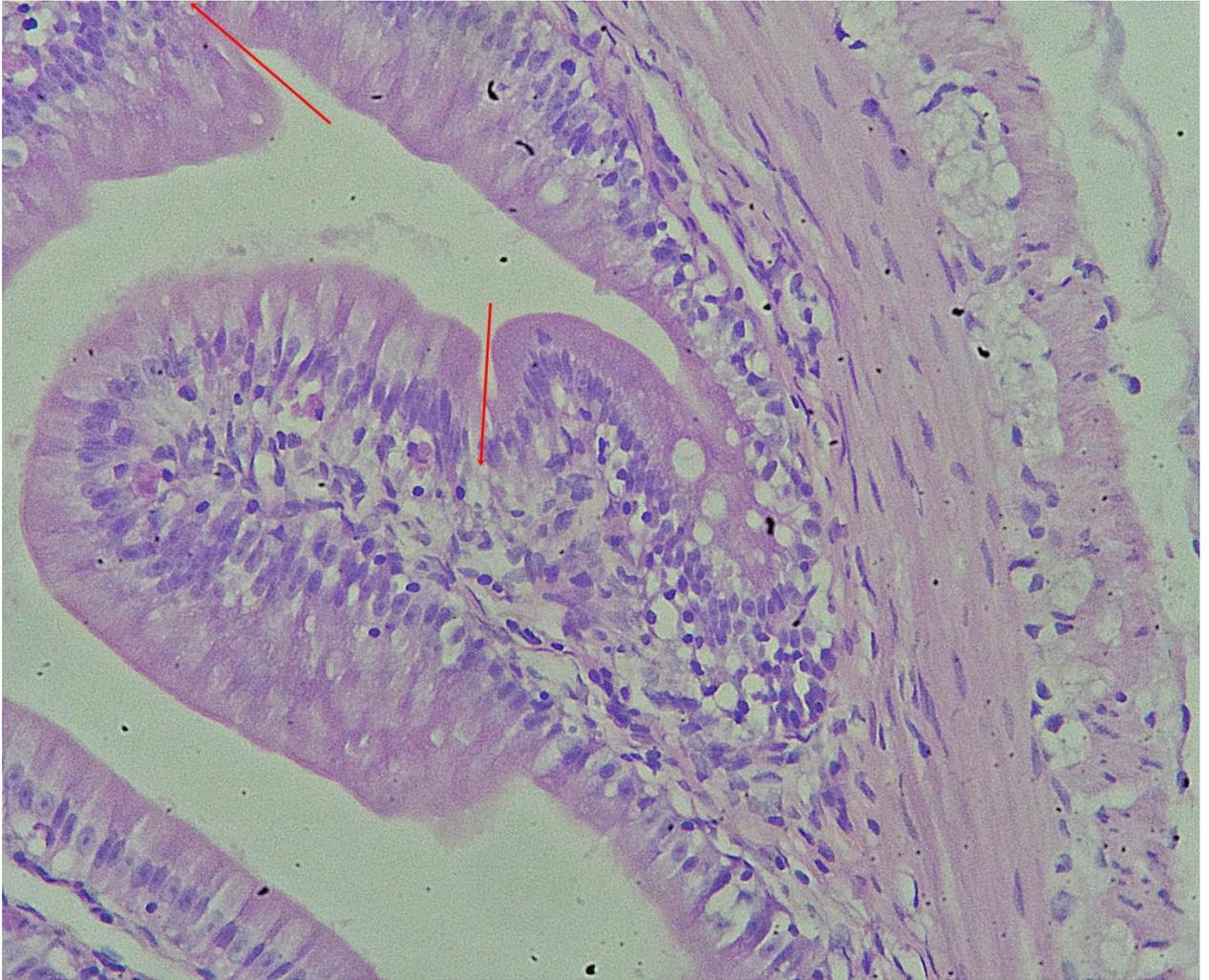


Рисунок 20. Количество желудочных ямок у сиамского пангасиуса.  
Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 400$  (об. 40; ок. 10)

### 3.3. Морфологическая характеристика клеточного состава желудка

В ходе исследования, мы изучали количественные характеристики клеточного состава, а именно количество секреторных клеток в железах желудка на единицу площади ( $100\text{мкм}^2$ ). Данный показатель свидетельствует о секреторной активности желудка у различных представителей. Мы получили следующие значения (табл. 6).

Таблица 6 – Количество секреторных клеток в железах желудка на единицу площади (100мкм<sup>2</sup>).

Представитель	Количество клеток (M±m), шт	Показатель достоверности
Сиамский пангасиус <sup>1</sup> ( <i>P.sutchi</i> )	5,47±0,342	** *** ***** *****
Испанский тритон <sup>2</sup> ( <i>L. boscai</i> )	14,44±0,298	* *** ***** *****
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> ( <i>X. laevis</i> )	29,59±0,487	* ** ***** *****
Красноухая черепаха <sup>4</sup> ( <i>T. scripta</i> )	40,36±0,317	* ** *** ***** *****
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (железистый отдел)	52,36±0,720	* ** *** ***** *****
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G.gallus</i> ) (мышечный отдел)	105,77±1,124	* ** *** ***** *****
Серая крыса <sup>7</sup> ( <i>R. norvegicus</i> )	46,09±0,356	* ** *** ***** *****

\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>1</sup>

\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>2</sup>

\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>3</sup>

\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>4</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>5</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>6</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p< 0,05) по сравнению с <sup>7</sup>

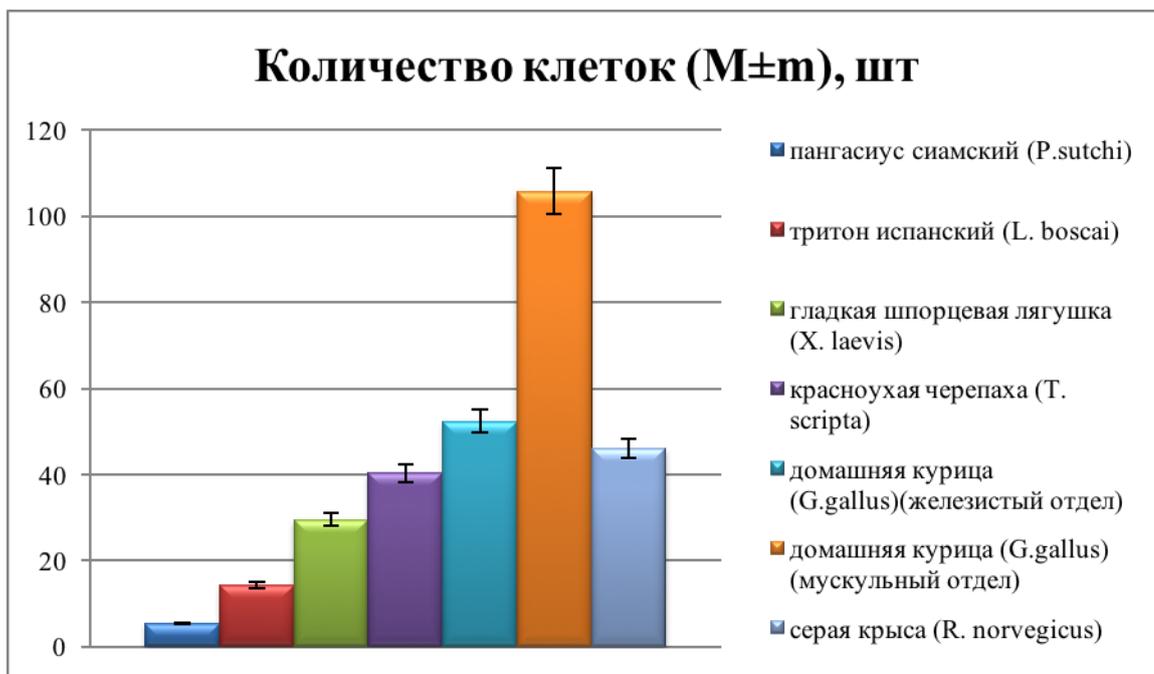


Рисунок 21. Количество секреторных клеток в железах желудка на единицу площади ( $100 \text{ мкм}^2$ )

Данный показатель так же возрастает в эволюционном порядке (рис. 18), но в желудке у серой крысы, полученные значения, очень близки со значениями в железистом отделе у домашней курицы  $46,09 \pm 0,356$  и  $52,36 \pm 0,720$ . Но при этом наибольшее значение отмечается в мускульном отделе у домашней курицы и оно составляет  $105,77 \pm 1,124$ , что минимум в 2 раза превышает значения других представителей. Наименьшее количество клеток выявлено у пангасиуса сиамского  $5,47 \pm 0,342$  (рис. 21-24).

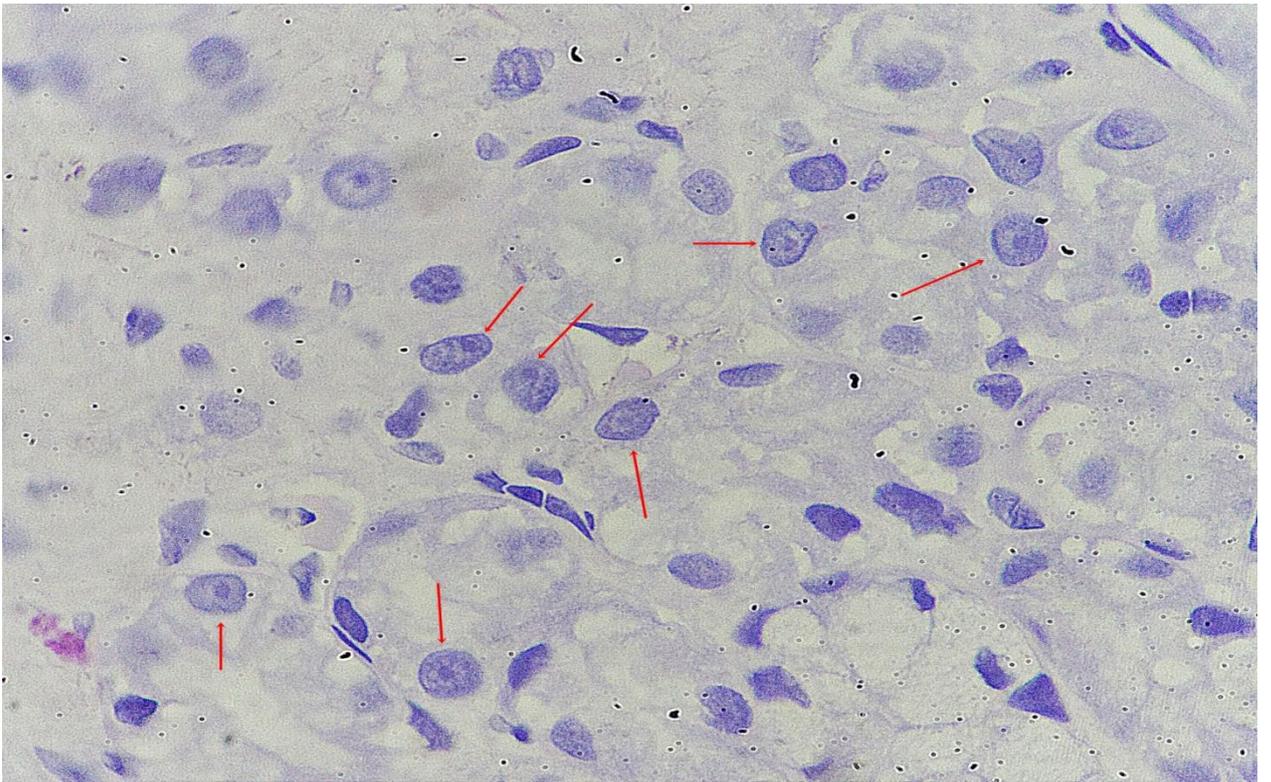


Рисунок 22. Количество секреторных клеток в железах желудка у красноухой черепахи. Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

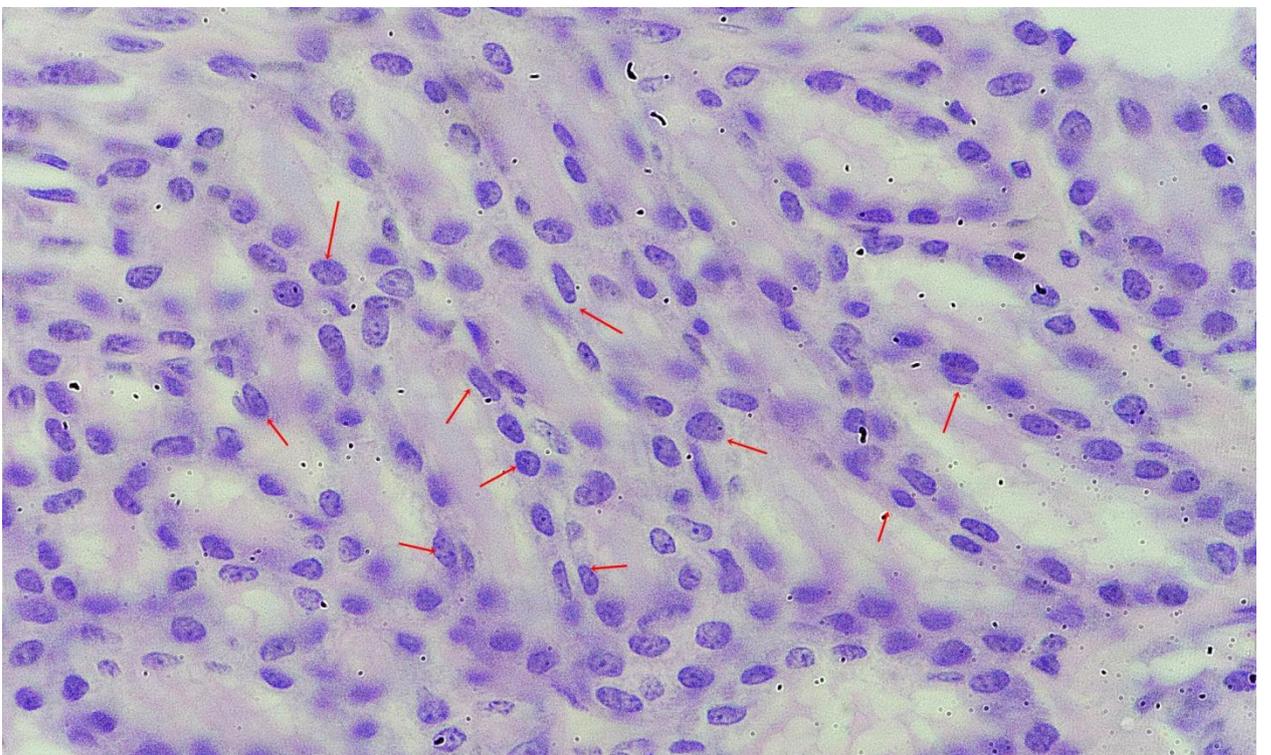


Рисунок 23. Количество секреторных клеток в железах желудка у домашней курицы (мускульный отдел). Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

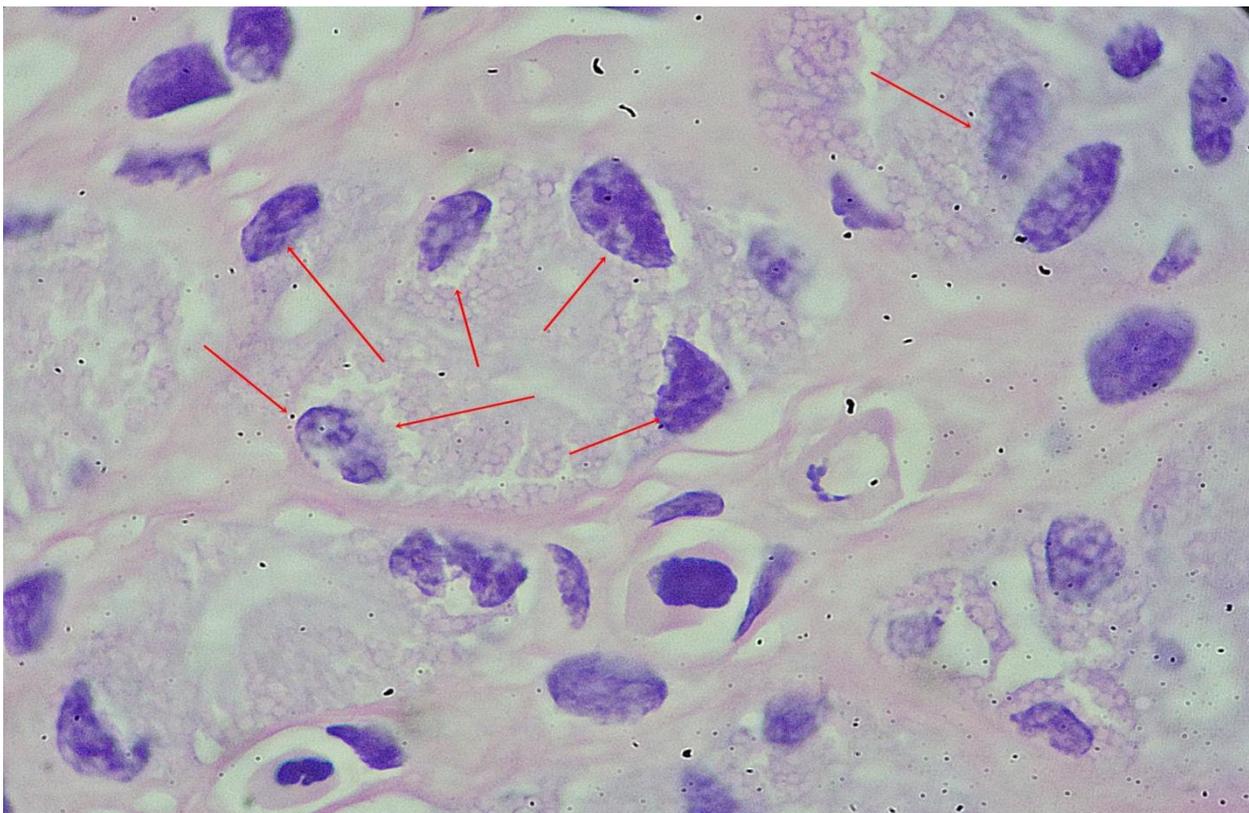


Рисунок 24. Количество секреторных клеток в железах желудка у испанского тритона. Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

Следующий исследуемый нами параметр – это ядерно-цитоплазматическое отношение клеток железистого эпителия. Данный показатель характеризует дифференцированность данных клеток, их метаболическую активность, а следовательно указывает на количество мукоидного секрета в желудке исследуемых представителей (табл.7).

Таблица 7 – Ядерно-цитоплазматическое соотношение эпителиоцитов

Представитель	ЯЦО эпителиоцитов ( $M \pm m$ ), %	Показатель достоверности
1	2	3
Сиамский пангасиус <sup>1</sup>	0,153 $\pm$ 0,0023	** *** *****

<i>(P. sutchi)</i>		*****
--------------------	--	-------

Продолжение таблицы 7

1	2	3
Испанский тритон <sup>2</sup> <i>(L. boscai)</i>	0,265±0,0439	* *** ***** *****
Гладкая шпорцевая лягушка <sup>3</sup> <i>(X. laevis)</i>	0,337±0,0679	* ** ***** *****
Красноухая черепаха <sup>4</sup> <i>(T. scripta)</i>	0,209±0,0264	* ** *** ***** *****
Домашняя курица <sup>5</sup> ( <i>G. gallus</i> ) (железистый отдел)	0,350±0,0663	* ** ***** *****
Домашняя курица <sup>6</sup> ( <i>G. gallus</i> ) (мускульный отдел)	0,232±0,0216	* ** *****
Серая крыса <sup>7</sup> <i>(R. norvegicus)</i>	0,285±0,0396	* *** ***** *****

\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>1</sup>

\*\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>2</sup>

\*\*\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>3</sup>

\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>4</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>5</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>6</sup>

\*\*\*\*\* – результаты статистически достоверны (p < 0,05) по сравнению с <sup>7</sup>

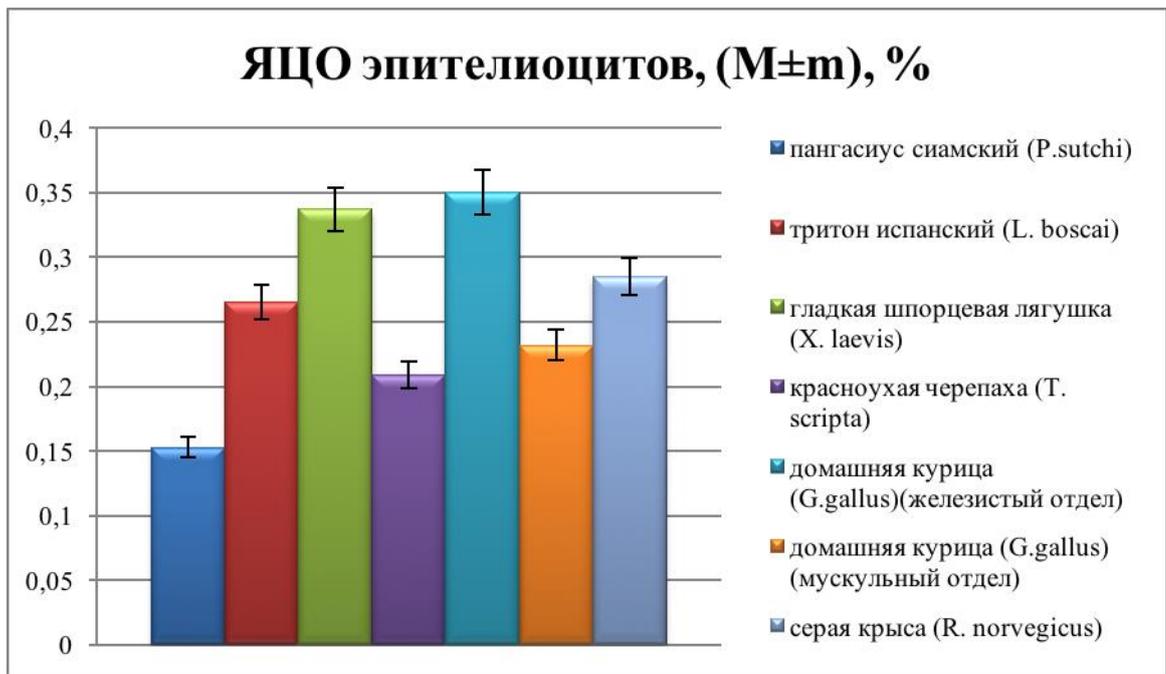


Рисунок 25. Ядерно-цитоплазматическое отношение эпителиоцитов

Наименьшее значение ЯЦО у эпителиоцитов отмечается у пангасиуса сиамского ( $0,153 \pm 0,0023$ ), наибольшее в железистом отделе у домашней курицы ( $0,350 \pm 0,0663$ ). Близким по значению к наибольшему результату отмечается ЯЦО у гладкой шпорцевой лягушки ( $0,337 \pm 0,0679$ ). Значения, полученные при изучении данного показателя у позвоночных животных, находятся в небольшом интервале друг от друга, так у испанского тритона и серой крысы результаты равны  $0,265 \pm 0,0439$  и  $0,285 \pm 0,0396$  соответственно. У красноухой черепахи и домашней курицы в мускульном отделе данный показатель так же отличаются не значительно  $0,209 \pm 0,0264$  (рис. 25-28).

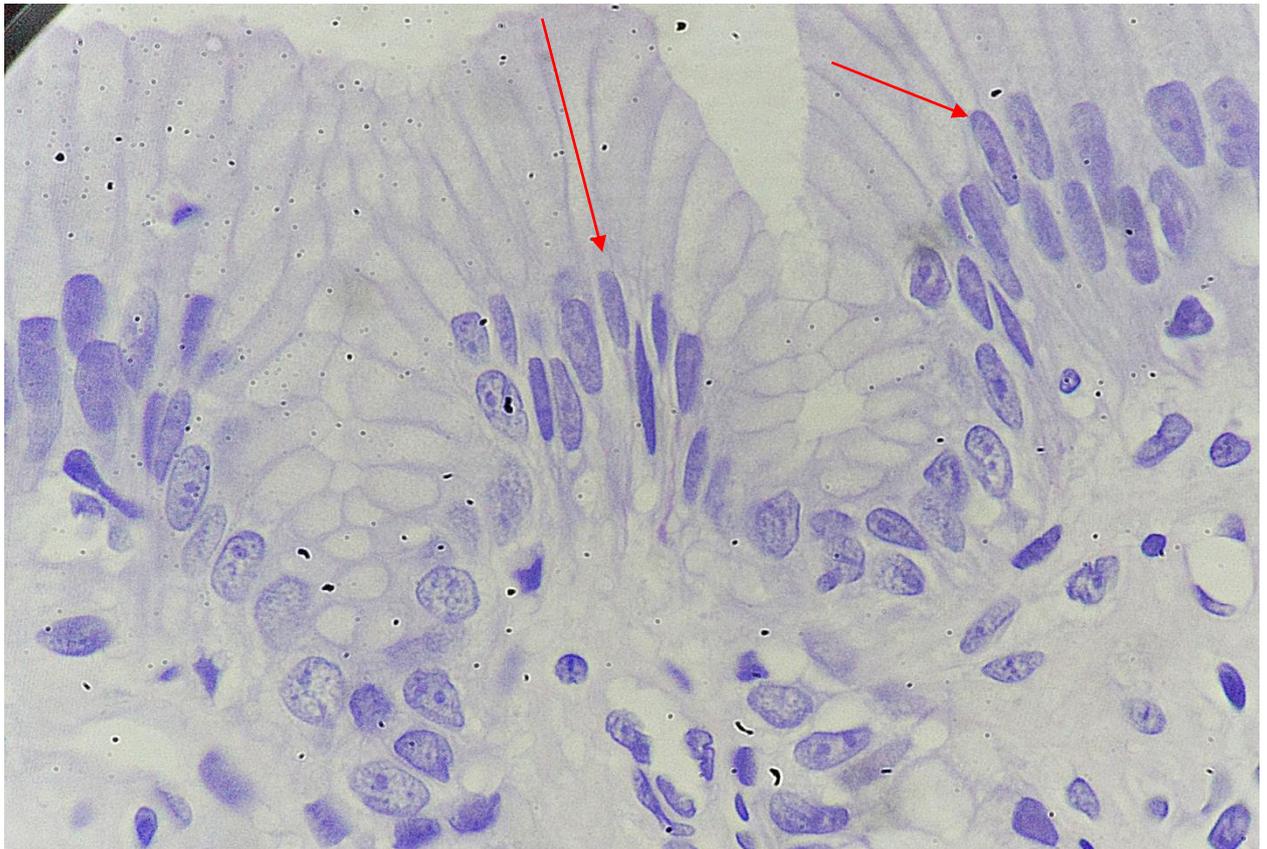


Рисунок 26. Эпителий желудка красноухой черепахи. Гематоксилин и эозин.

Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

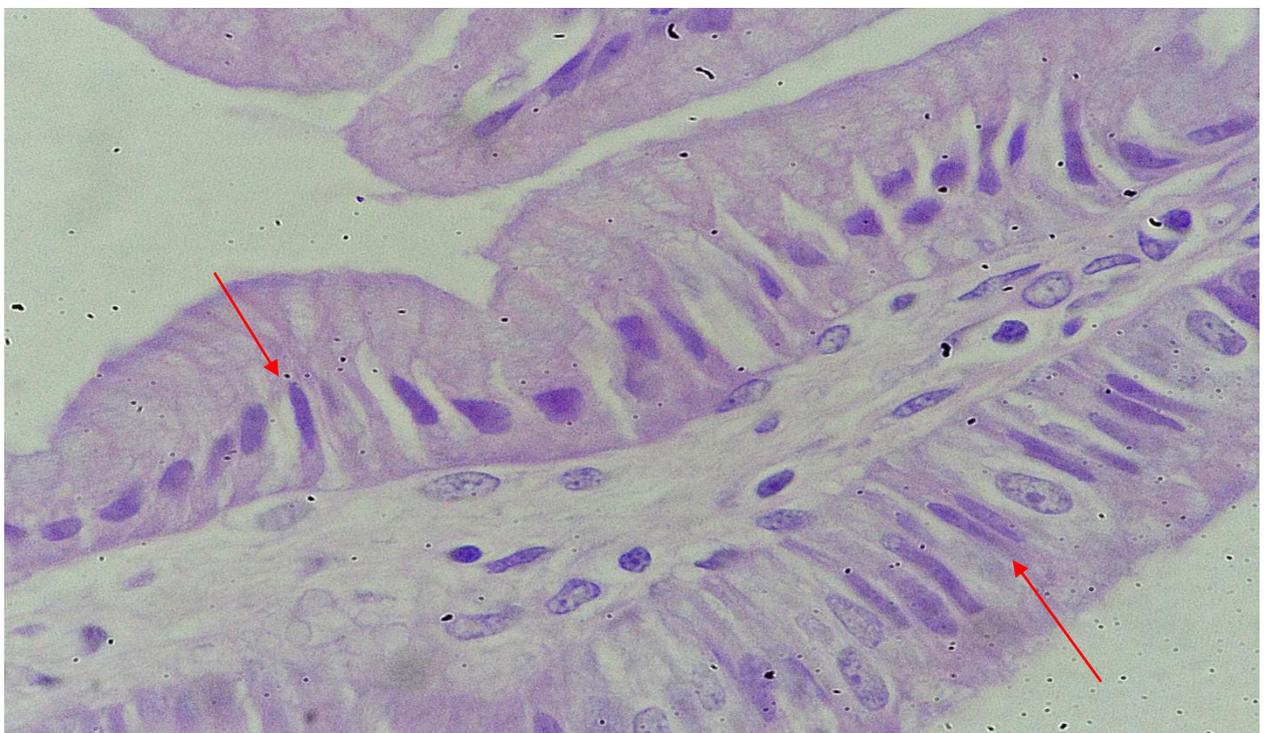


Рисунок 27. Эпителий желудка домашней курицы (железистый отдел).

Гематоксилин и эозин. Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)



Рисунок 28. Эпителий желудка пангасиуса сиамского. Гематоксилин и эозин.

Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)



Рисунок 29. Эпителий желудка тритона испанского. Гематоксилин и эозин.

Микрофото. Ув.  $\times 900$  (об. 90; ок. 10)

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гистологическое исследование желудка различных представителей животного мира являются наиболее важными для понимания физиологии пищеварения и эволюции данного процесса. Наше исследование может быть использовано для пополнения теоритических и статистических данных о представителях. Нами были изучены вопросы сравнительной гистологии и физиологии желудка различных позвоночных животных.

Целью нашего исследования являлся анализ особенностей строения желудка у различных классов позвоночных животных.

Таким образом, при изучении морфологических особенностей стенки желудка у исследуемых животных было обнаружено, что линейные параметры толщины стенки желудка находятся в равных пределах, почти у всех представителей. Только у птиц толщина стенки имеет наибольшие показатели в сравнении с другими животными, это связано с тем, что из всех исследуемых представителей домашняя курица является самым крупным животным, а так же их желудки имеют особые приспособления для лучшего переваривания. В железистом и мускульном отделе у птиц слабо развита слизистая оболочка, это связано с приспособлениями к питанию, так в железистом отделе осуществляется усиленная химическая обработка пищи с помощью желез, которые видны невооруженным глазом и располагаются подслизистой оболочке, в связи с отсутствием участия в процессе пищеварения ротовой полости и отсутствием зубов [31]. В мускульном отделе максимального развития достигает мышечная оболочка, в этом отделе происходит механическая обработка пищи, так же связанная с отсутствием данного процесса в ротовой полости [13].

При изучении толщины всей стенки и оболочек, входящих в её состав, было выявлено, что толщина стенки у всех представителей, кроме домашней курицы являются примерно одинаковыми. Данный показатель зависит от размеров и массы тела представителей различных классов, а так же количества

поступающей пищи. Толщина слизистой и мышечной оболочек относительно всей стенки, так же у всех представителей примерно равны.

При исследовании рельефа слизистой оболочки, а именно глубины и количества желудочных ямок нами была выявлена их наибольшая глубина у тритона испанского. Это может быть связано с увеличением площади поверхности слизистой оболочки, в связи с небольшим размером желудка у данного представителя. Наибольшее количество ямок отмечается в желудке у курицы в мускульном отделе, это связано с их наименьшей глубиной среди других представителей и расположением под плотной кератиноподобной пленкой – кутикулой [13]. Наименьшее количество и глубина желудочных ямок отмечается у пангасиуса сиамского, это связано с максимальным развитием крупных складок, увеличивающих площадь поверхности небольшого желудка данного представителя.

При оценке количественных показателей клеточного состава отмечается увеличение количества секреторных клеток на  $100 \text{ мкм}^2$  в ходе эволюции. Наибольшее количество клеток отмечается в мускульном отделе у домашней курицы и это связано с наименьшей толщиной слизистой оболочкой, в связи с этим клетки расположены очень плотно друг к другу, а наименьшее у пангасиуса сиамского, что связано с низкой, относительно других представителей, секреторной активности желудка у изучаемого животного.

Оценивая линейные параметры клеточного состава, а именно ЯЦО эпителиоцитов в желудке у изучаемых представителей, показатели были приблизительно равны. Наибольшее значение данного параметра отмечается у кур в железистом отделе, что говорит о высокодифференцированности клеток эпителия, их наибольшем функционировании и высоком уровне метаболизма относительно эпителиоцитов других представителей. Это говорит о том, что в железистом отделе у домашних кур образуется наибольшее количество слизи, в секрети которой участвует цилиндрический железистый эпителий желудка [29]. Наименьшее ЯЦО у эпителиоцитов отмечается у пангасиуса сиамского, в

желудке которого, слизистого секрета, относительно других представителей, наименьшее количество.

Таким образом, в ходе исследования была обнаружена тенденция к усложнению такого важнейшего органа пищеварительной системы, как желудок, а так же к появлению в нем приспособительных процессов, что в свою очередь отразилось на особенностях гистологического строения стенки желудка.

А также, изучив подробно литературу, мы обнаружили, что для представителя каждого класса имеются свои особенности питания, которые могут отразиться на строении желудка, а так же убедились в том, что даже незначительные изменения в питании любого конкретного вида могут привести к патологическим состояниям желудка, а так же других органов пищеварительного тракта.

## ВЫВОДЫ

1. При изучении морфологических особенностей стенки желудка у исследуемых животных нами были выявлены различия, которые связаны с компенсаторно-приспособительными реакциями представителей.

2. При исследовании рельефа слизистой оболочки желудка у изучаемых представителей была выявлена различная глубина желудочных ямок и их количество, что связано с увеличением поверхности желудка, а так же с адаптационными приспособлениями к типу питания у каждого представителя в отдельности.

3. При оценке количественной характеристики клеточного состава желудка у исследуемых животных нами было выявлено эволюционное увеличение такого показателя, как количество секреторных клеток на единицу площади, связанного с изменением типа питания и в связи с этим, с увеличением секреторной активности, в ходе эволюционного развития.

4. При оценке линейного показателя – ЯЦО эпителиоцитов, были выявлены различия, отражающие метаболическую активность данных клеток, участвующих в выделении мукоидного секрета, у различных представителей.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Автократов, Д.М. Курс анатомии домашних птиц: учебник [Текст] / Д.М. Автократов. М. – JL: Госиздат, 1928. – 245 с.
2. Акаевский, А.И. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных: учебник [Текст] / А.И. Акаевский. М.: Колос, 1984. – 376с.
3. Александровская, О.В. Цитология, гистология и эмбриология: учебник [Текст] / О.В. Александровская, Т.Н. Радостина, Н.А. Козлов. – М.: Агропромиздат, 1987. – 448 с.
4. Анисимова, И.М. Ихтиология [Текст] / И.М. Анисимова, В.В. Лавровский. – М.: Агропромиздат, 1938. – 288 с.
5. Афанасьева, Ю.И., Юрина, Н.А. Особенности строения земноводных [Текст] / Ю.И. Афаеасьева, Н.А. Юрина – М.: Мысль, 2003. – 198 с.
6. Афанасьева, Ю.И., Кузнецова, С.Л., Юрина, Н.А. Гистология, цитология и эмбриология [Текст] / Ю.И. Афаеасьева, С.Л. Кузнецова, Н.А. Юрина – 6-е изд. – М.: Медицина, 2006. – 786 с.
7. Бобринский, Н.А. Курс зоологии: учеб. пособие для вузов [Текст] / Н.А. Бобринский. – М.: Колос, 1949. – 409с.
8. Богач, П.Г. Моторная функция желудочно-кишечного тракта: учебно-метод. Пособие [Текст] / П.Г. Богач, Г.М. Чайненко. – Киев, 1965 – 184с.
9. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология. Функциональная морфология клеток и тканей человека / В.Л. Быков. – СПб.: Сотис., 2007. – 520 с.
10. Викторов, К.Р. К морфологии мускульного желудка птиц и гистологии его мышц [Текст] / К.Р. Викторов // Учён.зап.Казанск. вет. ин-та: сб. науч. тр. – Казань, 1904. – Т.21. – С.295-301.
11. Волкова, О.В. Основы гистологии с гистологической техникой [Текст] / О.В. Волкова, Ю.К. Елецкий. – 2-е изд. – М.: Медицина, 1982. – 304 с.
12. Воронина, Е.П.. Сравнительная морфология пищеварительной системы лососевидных рыб (Salmonoidei) на разных этапах онтогенеза [Текст]:

- авторефер. дис. ... кандидата биологических наук : 03.00.08. – Санкт-Петербург, 1993. – 22 с.
13. Вракин, В.Ф. Анатомия и гистология домашней птицы [Текст] / В.Ф. Вракин, М.В. Свиридова – М.: Колос, 1984. – 288 с.
  14. Гайворонский, И.В. Норм. Анатомия человека [Текст]: В 2 т. Учеб. – СПб.: Спец. литр., 2003-2004.
  15. Гурин, Г.И. Анатомия домашних птиц: учеб. пособие для вузов [Текст] / Г.И. Гурин. – М.: Медицина, 1911. – 458с.
  16. Гусейнов, Т.С. Сравнительная характеристика морфологии лимфоидных узелков желудочно-кишечного тракта при воздействии сероводородных ванн [Текст] / Т.С. Гусейнов // Актуальные проблемы морфологии: сб. науч. тр. – Красноярск, 2003. – С. 57–58.
  17. Гуртовой, Н.Н. Практическая зоотомия позвоночных: земноводные, пресмыкающиеся [Текст] / Н. Н. Гуртовой, Б. С. Матвеева, Ф. Я. Держинский. – М.: Высшая школа, 1978. – 407 с.
  18. Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных (птицы, млекопитающие) [Текст] / Н.Н. Гуртовой, Б.С. Матвеев, Ф.Я. Держинский – М.: Высшая школа, 1992. – 414 с.
  19. Данилов, Р.К. Гистология. Эмбриология. Цитология: учебник для студентов медицинских вузов [Текст] / Р.К. Данилов. – М.: «Медицинское информационное агентство», 2006. – 454 с.
  20. Дементьев, Г.П. Анатомия и физиология домашней птицы [Текст] / Г.П. Дементьев, В.Ф. Ларионов, Н.П. Федоровский // Сельскохозяйственная птица. 1962. – №7. – С.31-38.
  21. Держинский, Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных [Текст] / Ф.Я. Держинский. – 2-е изд., испр., перераб. и доп. – М.: Аспект Пресс, 2005. – 304 с.
  22. Ибишов, Д.Ф. Болезни пищеварительной системы сельскохозяйственных животных [Текст] / Д.Ф. Ибишов, С.Л. Расторгуева. – Пермь: ИПЦ «Прокрость», 2015. – 84 с.

23. Кисели, Д. Практическая микротехника и гистохимия [Текст] / Д. Кисели. – Будапешт: ИАНВ, 1962г. – 401 с.
24. Климов, П.К. Физиология желудка: механизмы регуляции: учебно-метод. пособие [Текст] / П.К. Климов. – J1.: Наука, 1991. – 304 с.
25. Королева, Н.А. Микроморфология железистого отдела желудка кур [Текст] / Н.А. Королева // Макро-микроморфология и гистохимия сельскохозяйственных животных в сравнительно-видовом и возрастном аспектах: сб. науч. тр. – Омск, 1987. – С. 88-95.
26. Крыгин, А.В. Морфология постэмбрионального развития мышечной части желудка курицы [Текст] / А.В. Крыгин // Эколого-экспериментальные аспекты функциональной и возрастной морфологии домашних птиц: межвузовский сб. науч. тр. – Воронеж, 1988. – С.45-49.
27. Кузнецов, С.Л. Гистология, цитология и эмбриология: учебник для студентов медицинских вузов. [Текст] / С.Л. Кузнецов – М.: Медицинское информационное агентство, 2005. – 600 с.
28. Моисеев, П.А., Азизова, Н.А., Куранова, И.И. Ихтиология [Текст] / П.А. Моисеев, Н.А. Азизова, И.И. Куранова – М.: «Легкая и пищевая промышленность», 1981. – 383 с.
29. Мяделец, О.Д. Гистология, цитология и эмбриология человека: Уч. в 2 ч. Ч. 1 : Цитология, эмбриология и общая гистология [Текст] / О.Д. Мяделец ; М-во здравоохранения Республики Беларусь, Витебский гос. мед.ун-т. – Витебск : [ВГМУ], 2014. – 439 с.
30. Мяделец, О.Д. Гистология, цитология и эмбриология человека: Уч. в 2 ч. Ч. 2 : Частная гистология [Текст] / О.Д. Мяделец; М-во здравоохранения Республики Беларусь, Витебский гос. мед.ун-т. – Витебск: [ВГМУ], 2014. – 439 с.
31. Налетова, Л.А. Анатомо- гистологическая характеристика железистого желудка кур и гусей [Текст] / Л.А. Налетова // Вестник Бурятского государственного университета. – 2013. – №4. – С.186-188.

32. Налетова, Л.А. Макро- и микроморфологические особенности мускульного желудка кур и гусей [Текст] / Л.А. Налетова // Вестник Бурятского государственного университета. – 2010. – №4. – С. 186-191.
33. Налетова, Л.А. Особенности кутикулы и кутикулярной пластины мускульного желудка кур и гусей [Текст] / Л.А. Налетова // Вестник Бурятского государственного университета. – 2009. – №4. – С. 190-192.
34. Ноздрачев, А.Д., Поляков, Е.Л. Анатомия крысы [Текст] / А.Д. Ноздрачев, Е.Л. Поляков – М.: Высшая школа, 2001. – 464 с.
35. Ноздрачев, А.Д., Поляков, Е.Л. Анатомия лягушки [Текст] / А.Д. Ноздрачев, Е.Л. Поляков – М.: Высшая школа, 1994. – 320 с.
36. Петренко, В.М. Форма и топография желудка у белой крысы [Текст] / В.М. Петренко // Успехи современного естествознания. – 2012. – №4. – С. 227-229.
37. Порублев, В.А. Биология и морфология черепах: учебное пособие [Текст] / В.А. Порублев – Ставрополь: АРГУС, 2008. – 84 с.
38. Прибытов, И.В. Макро-микроморфология железистого и мышечного отделов желудка, его кровоснабжение и иннервация у птиц из отряда курообразные [Текст] : дис. ... канд. биол. наук: 16.00.02. – Троицк, 2007. – 185 с.
39. Рихтер, И.Д. Краткий учебник анатомии и физиологии домашних птиц: учебник [Текст] / И.Д. Рихтер. М. – JL: Сельхозгиз, 1931. – 274с.
40. Роскин, Г.И. Микроскопическая техника [Текст] / Г. И. Роскин, Л. Б. Левинсон. – 3-е изд. – М.: Советская наука, 1957. – 469 с.
41. Сапожников, А. Г. Гистологическая и микроскопическая техника [Текст] / А. Г. Сапожников, А. Е. Доросевич. – Смоленск: САУ, 2000. – 476 с.
42. Семченко, В.В. Гистологическая техника [Текст] / В.В. Семченко. – Омск-Орел: Омская областная типография, 2006. – 290 с.
43. Скорняков, В.И., Аполлова Т.И., Мухордова Л.Л. Практикум по ихтиологии [Текст] / В.И. Скорняков, Т.И. Аполлова, Л.Л. Мухордова – М.: Агропромиздат, 1986. – 241 с.

44. Смит, Л.С. Введение в физиологию рыб [Текст] / Л.С. Смит, В.И. Лапина. – М.: Агропромиздат, 1986. – 168 с.
45. Соловей, М.Я. Строение пищевода и желудка кур [Текст] / М.Я. Соловей, К.И. Симонова // Доклады ТСХА. М., 1958. – Вып. 37. – С.166-170.
46. Сорвачев, К.Ф. Основы биохимии питания рыб [Текст] / К.Ф. Сорвачев. – М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. – 247 с.
47. Фисинин, В.И. Кормление сельскохозяйственной птицы [Текст] / В.И. Фисинин, И.А. Егоров, И.Ф. Драганов. – М.: ГЭОТР-Медиа, 2001. – 344 с.
48. Шумихина, Г.В. Частная гистология: уч.-метод.пособие [Текст] / Г.В. Шумихина – Ижевск: 2009. – 94 с.
49. Щербаков, Г.Г. Внутренние болезни животных [Текст] / Г.Г. Щербаков, А.В. Коробов. – СПб.: Издательство «Лань», 2002. – 736 с.
50. Bufler, E.J. Physiology and Biochemistry of the Domestic Fowl. -London, 1983. Vol. 4. – 476 p.
51. Crause, R. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. Vogel und Reptilien. Berlin, Leipzig, 1922. – 458p.
52. Gegenbaur, C. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere / C. Gegenbaur. Leipzig, 1898. – Bd.1. – 967s.
53. Krause, R. Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Vogel und Reptilien / R. Krause. Bd. II. – Berlin-Leipzig, 1922. – 379 s.
54. Martin, P. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere / P. Martin. – Stuttgart, 1904. Bd. 2. – S. 1138-1162.
55. Martin, P. Lehrbuch der Anatomie der Haustiere / P. Martin. -Stuttgart, 1923. Bd. IV. – S.339-391