

На правах рукописи

Прусаков Алексей Викторович

**МОРФОЛОГИЯ И ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА
ЖИВОТНЫХ**

06.02.01 – диагностика болезней и терапия животных, патология,
онкология и морфология животных

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора ветеринарных наук

Санкт-Петербург – 2019

Работа выполнена на кафедре анатомии животных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины»

Научный консультант –Зеленевский Николай Вячеславович,

доктор ветеринарных наук, профессор, профессор кафедры анатомии животных ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины».

Официальные оппоненты: Дроздова Людмила Ивановна,

Заслуженный деятель наук РФ, доктор ветеринарных наук, профессор, заведующая кафедрой анатомии и физиологии ФГБОУ ВО «Уральский государственный аграрный университет»;

Бушукина Ольга Сергеевна,

доктор ветеринарных наук, доцент, профессор кафедры морфологии, физиологии и ветеринарной патологии ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва»;

Мусина Ляля Ахияровна,

доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник отдела морфологии ФГБУ «Всероссийский центр глазной и пластической хирургии Минздрава РФ».

Ведущая организация –

ФГБОУ ВО «Государственный аграрный университет Северного Зауралья».

Защита диссертации состоится «13» февраля 2020 года в 11.00 часов на заседании диссертационного совета Д 220.059.05 на базе Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины» по адресу: 196084, Санкт-Петербург, ул. Черниговская, д. 5, тел/факс (812)388-36-31.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВО СПбГАВМ по адресу: 196084, Санкт-Петербург, ул. Черниговская, д. 5, и на официальном сайте <http://www.spbgavm.ru>.

Автореферат размещен на сайтах: ВАК Министерства науки и высшего образования РФ: <https://vak.minobrnauki.gov.ru> «11» ноября 2019 г. и ФГБОУ ВО СПбГАВМ: <http://www.spbgavm.ru> «11» ноября 2019 г.

Автореферат разослан « ___ » _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Кузнецова Татьяна Шамильевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Нервная система представляет собой одну из ведущих интегрирующих систем организма. В комплексе с сердечно-сосудистой и эндокринной системами она объединяет организм в единое целое. Нервная система контролирует уровень приспособительных реакций живого организма к изменяющимся условиям внешней среды. Воспринимая различную информацию, поступающую от внутренних органов и из внешней среды, она анализирует ее и генерирует сигналы, обеспечивающие соответствующие реакции, адекватные действующим раздражителям.

Изучение особенностей морфологии и функций компонентов центральной нервной системы животных и человека является актуальным направлением современной науки. Эти данные имеют огромное теоретическое значение для сравнительной морфологии и физиологии (Шулунова, А. Н., 2015). Именно поэтому все чаще появляются работы, посвященные исследованию различных структур нервной системы у человека и животных (Шулунова, А. Н., Некрасова, И. И., Мещеряков, Ф. А., 2016).

Литературные источники, отражающие особенности морфологии головного мозга у животных, в своем большинстве относятся к учебным пособиям (Андреева, Н. Г., Обухов, Д. К., 1999, 2005; Зеленевский, Н. В., Хонин, Г. А., 2004; Хрусталева, И. В., Михайлов, Н. В., Шнейберг, Я. И. и др., 2006; Klaus-Dieter Budras, Robert, E., 2003) и содержат усредненные, а порой противоречивые данные.

Научные публикации по данной проблеме содержат сведения об анатомии некоторых отделов головного мозга животных (Сусленко, С. А., 2009; Шулунова, А. Н., 2015; Дроздова, Л. И., Мадонова С. В., 2015; Семченко, В. В., Степанов, С. С., 2018; Peng, K., Feng, Y., Zhang, G., Liu, H. & Song, H., 2010) и не дают полного представления о его строении целиком.

Также обстоят дела и с литературой, касающейся основных источников кровоснабжения головного мозга животных в целом и его отделов в частности (Мануйлов, Э. А., 2001; Татарникова, Н. А., Кочетова, О. В., Сидорова, К. А., 2007; Шевченко, Б. П., 2008; Бушукина, О. С., Мусина, Л. А., 2018; Ozudogru, Z., Balkaya, H. and Ozdemir, D., 2016).

Точные знания об особенностях строения и кровоснабжения головного мозга животных крайне необходимы. Это связано с тем, что актуальным направлением современной морфологии является изучение нормы строения органов, которая отражает закономерности их индивидуальной изменчивости (Автандилов, Г. Г., 2002). Также знания о точных морфометрических параметрах органов имеют прикладное значение для практической медицины (Байбаков, С. Е., 2008).

Помимо этого, кровеносная система, в частности артериальная система головного мозга, является путем распространения по организму таких опаснейших паразитарных заболеваний животных и человека как нейроцистицеркоз, эхинококкоз и ценуроз. Ценуроз церебральный имеет широкое распространение во всем мире. В особенности часто данное заболевание встречается в регионах с интенсивно развитым овцеводством (Василевич, Ф. И., Есаулова, Н. В., Акбаев, Р. М., 2010; Косминков, Н. Е., Лайпанов, Б. К., 2010). Наиболее опасным поражением для человека и

животных является заражение цистами эхинококка. В отличие от ценурозных пузырей, они имеют богатое кровоснабжение за счет сосудистой системы головного мозга хозяина. При удалении они плохо отделяются от мозговой ткани, вызывая обширные кровотечения (Hovhannes Z. Naghashyan, Hektor G. Narutunyan, 2001).

В связи с вышесказанным новые данные об особенностях морфологии сосудов головного мозга позволяют понять и дополнить данные по этиологии вышеперечисленных заболеваний и выбрать рекомендации по их лечению и ветеринарно-санитарной экспертизе продуктов убоя.

Степень разработанности темы. В настоящее время недостаточно изучена морфология головного мозга у домашних млекопитающих, их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, и домашней птицы. Отсутствуют точные морфометрические данные, характеризующие степень развития головного мозга у животных. Не разработана методика адекватной морфометрической оценки, весовых параметров головного мозга и его структур после фиксации и уплотнения в 4,0% растворе формальдегида, по сравнению с их прижизненным значением. Данные об особенностях синтопии и морфологии источников кровоснабжения головного мозга у животных различных видов скудны и не систематизированы. Не проведен сравнительный анализ гистоструктуры основных источников артериального кровоснабжения головного мозга животных. Не раскрыта сравнительная морфология полостей головного мозга, а также входящих в их состав сосудистых тел. Не раскрыта сравнительная ультраструктура гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у птицы и млекопитающих.

Цель и задачи исследования. Основная цель данного исследования – с применением классических и современных морфологических методик исследования изучить особенности морфологии и васкуляризации головного мозга у домашней птицы, домашних млекопитающих, а также их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе. Изучить особенности строения системы полостей головного мозга. Установить закономерности ультраструктурной организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров.

Для достижения поставленной цели перед нами стояли следующие задачи:

- разработать методики морфометрической оценки показателей головного мозга животных, системы его полостей, рассчитав поправочный коэффициент для прижизненной характеристики его структур;
- уточнить скелетотопические и синтопические закономерности головного мозга у птицы и млекопитающих, определить индексы церебрализации и энцефализации;
- определить закономерности васкуляризации, морфометрические параметры и гистоструктуру основных источников кровоснабжения головного мозга птицы и млекопитающих;
- установить закономерности строения системы полостей головного мозга животных, гисто- и ультраструктурную организацию их сосудистых тел;

- определить ультраструктуру тканевой организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров животных.

Объект исследования. Объектом для исследования послужил кадаверный материал взрослых животных, не страдавших при жизни заболеваниями центральной нервной системы. Исследование провели на достаточных по числу групп животных: курица домашняя кросса белый ломан; кролик домашний породы немецкий великан; лошадь домашняя; свинья домашняя породы ландрас; кабан центральноевропейский; бык домашний (крупный рогатый скот черно-пестрой породы); козадомашняязааненской породы; овца домашняя романовской породы; собакадомашняя (крупных, средних и мелких пород); кошка домашняя;рысь евразийская.

Предмет исследования.Предметом исследования являлись: морфология головного мозга птицы и млекопитающих; синтопия и скелетотопия экстрамуральных источников васкуляризации головного мозга животных; гистоструктура источников артериального кровоснабжения головного мозга животных, включая чудесные артериальные сети основания черепа; организация системы полостей головного мозга животных; ультраструктура тканевой организации гематоэнцефалического барьера животных; гистоструктура и ультраструктура сосудистых тел желудочков головного мозга животных;ультраструктура тканевых элементов гематоликворного барьера.

Научная новизна и ценность полученных результатов заключаются в том, что впервые с применением классических и современных методов морфологических исследований установлен ряд уникальных морфологических закономерностей строения головного мозга у различных видов домашних животных, их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, и домашней птицы. Впервые разработана методика адекватной морфометрической оценки весовых показателей головного мозга и его структур после фиксации в 4,0% растворе формальдегида, по сравнению с их прижизненными значениями. Рассчитаны соответствующий поправочный коэффициент. Уточнена топография основных борозд и извилин на поверхности плаща полушарий большого мозга животных. Впервые в сравнительном аспекте установлены закономерности синтопии и гистоструктуры основных источников кровоснабжения головного мозга и их ветвей у животных, проведен их морфометрический анализ. Впервые определена степень участия (%) каротидного и вертебробазиллярного источников в кровоснабжении головного мозга животных. Получены новые данные о морфологии сосудистого русла головного мозга, обуславливающие его гемодинамику, что позволяет иметь полное представление о кровообращении головного мозга представителей классов птиц и млекопитающих в сравнительном аспекте. Определена структура гематоэнцефалического барьера у птиц и млекопитающих. Определены ультраструктурные особенности строения сосудистых тел желудочков мозга и составляющих гематоликворного барьера животных. Обновлена и серьезно дополнена коллекция препаратов по центральной нервной системе кафедры анатомии животных ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины».

В результате проведенных исследований разработаны три оригинальные методики исследования головного мозга и его сосудистой системы, защищенные патентами на изобретение: «Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных» – регистрационный номер 2530159 от 16.04.2013; «Способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных (включая вымерших)» – регистрационный номер 2673386 от 9.10.2017; «Способ двухсторонней ангиорентгенографии органов головы, головного мозга и шеи животных» – регистрационный номер 2662189 от 30.11.2017.

Также разработаны универсальные методики изучения артериального русла птиц (Прусаков, А. В., Щипакин, М. В., Вирунен, С. В., Бартенева, Ю. Ю., Васильев, Д. В., 2017), посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга животных (Прусаков, А. В., 2016; Грибова, А. А., Прусаков, А. В., 2016) и изучения системы полостей мозга животных (Прусаков, А. В., Зеленевский, Н. В., 2018).

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные об особенностях морфологии и васкуляризации головного мозга у различных видов домашних животных, их диких сородичей, обитающих в естественном биоценозе, и домашней птицы обогащают сравнительную анатомию. Они являются основополагающими для дальнейшего развития теории эволюции, использовались при написании учебников и учебных пособий. Их можно применять при: изучении видовой, сравнительной и породной морфофизиологии и патоморфологии головного мозга животных; оценке морфофункционального состояния головного мозга животных для определения границы нормы и патологии; изучении морфофизиологических механизмов регуляции кровообращения и терморегуляции головного мозга; проведении научно-исследовательской работы в лабораториях, изучающих морфологию и физиологию головного мозга млекопитающих и птиц; изучении патогенеза различных заболеваний, связанных с нарушением мозгового кровообращения; при проведении диагностических, профилактических и лечебных мероприятий; составлении атласов по анатомии головного мозга животных.

Разработанные в ходе изысканий методики изучения артериального русла птиц, посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга животных, а также методику изучения полостей мозга животных мы рекомендуем в качестве базисных, для проведения исследований по морфологии и физиологии центральной нервной системы.

Методология и методы исследования. При изучении особенностей морфологии и васкуляризации головного мозга у изучаемых животных использовали комплекс современных и традиционных морфологических методов исследования, включающий тонкое анатомическое препарирование под контролем стереоскопического микроскопа МБС-10, фотографирование, макро- и микроморфометрию, вазорентгенографию, изготовление коррозионных препаратов с применением безусадочных пластических масс акрилового ряда, а также гистологический и электронномикроскопический

методы. Систему полостей головного мозга изучали с применением магнитно-резонансной томографии.

Достоверность полученных результатов подтверждается: доказанностью повторения результатов; использованием сертифицированных приборов; использованием репрезентативной выборки объектов, которая соответствовала целям и задачам исследования; применением комплекса морфологических методов исследования, включающего тонкое анатомическое препарирование, макро- и микроморфометрию, вазорентгенографию, изготовление коррозионных препаратов, световую и электронную микроскопию, магнитно-резонансную томографию; достаточным объемом фактического материала, обработанного методом вариационной статистики, адаптированным к проведению биологических исследований; публикацией результатов работы в рецензируемых журналах, учебно-методических пособиях и учебнике «Анатомия лошади» (Стекольников, А. А., Василевич, Ф. И., Зеленевский, Н. В., Дугучиев, И. Б., Щипакин, М. В., Прусаков, А. В., 2018).

Внедрение результатов исследований. Материалы диссертационной работы вошли в учебник, а также в учебные и методические пособия:

- учебник «Анатомия лошади» – допущенный Федеральным учебно-методическим объединением высших учебных заведений Российской Федерации по образованию в области зоотехнии и ветеринарии в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности 36.05.01 «Ветеринария» квалификации «ветеринарный врач»; по направлениям подготовки 36.03.01 Ветеринарно-санитарная экспертиза (квалификация (степень) "бакалавр"); по направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния (квалификация (степень) "бакалавр") (Санкт-Петербург, 2018);

- «Анатомия рыси евразийской» Том 1 «остеология, артрология, миология, ангиология» – монография (Санкт-Петербург, 2015);

- «Тесты по анатомии животных» – учебное пособие, составленное в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом профессионального образования по направлению подготовки (специалиста) «Ветеринария», «Ветеринарно-санитарная экспертиза» (Санкт-Петербург, 2016);

- «Неврология» – учебно-методическое пособие по анатомии животных, допущенное Методическим советом ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности 111801 «Ветеринария» (Санкт-Петербург, 2013);

- «Кровеносная система» – учебно-методическое пособие по анатомии животных, допущенное Методическим советом ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности 111801 «Ветеринария» (Санкт-Петербург, 2014);

- «Нервная система» – учебно-методическое пособие по анатомии животных, допущенное Методическим советом ФГБОУ ВО «СПбГАВМ» в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений по специальности 111801 «Ветеринария» (Санкт-Петербург, 2017).

Данные учебные пособия изданы массовым тиражом и используются в образовательном процессе ветеринарных и сельскохозяйственных вузов России.

Полученные уникальные данные о морфологии и васкуляризации головного мозга, а также разработанные уникальные методики, используются в научно-исследовательской работе и учебном процессе ряда вузов России: ФГБОУ ВО «Брянский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Воронежский государственный аграрный университет имени Императора Петра I», ФГБОУ ВО «Вятская государственная сельскохозяйственная академия», ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный аграрный университет имени М. М. Джамбулатова», ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Саратовский государственный аграрный университет имени Н. И. Вавилова», ФГБОУ ВО «Государственный аграрный университет Северного Зауралья», ФГБОУ ВО «Ставропольский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарёва», ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», ФГБОУ ВО «Ивановская государственная сельскохозяйственная академия имени Д. К. Беляева».

Апробация материалов диссертации. Материалы диссертации доложены на симпозиумах, семинарах и конференциях различных уровней включая международные, где получили признание и одобрение ведущих отечественных и зарубежных морфологов: международной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ (Санкт-Петербург, 2014); Международном II Ветеринарном Конгрессе VET Istanbul Group-2015 (Санкт-Петербург, 2015); международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, доктора сельскохозяйственных наук, профессора В.М. Куликова 8-10 декабря 2015 г. «Аграрная наука: поиск, проблемы, решения» (Волгоград, 2015); международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора О. П. Стуловой «Актуальные вопросы морфологии и биотехнологии в животноводстве» (Кинель, 2015); международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны» (Санкт-Петербург, 2016); XI международной научно-практической конференции молодых ученых «Инновационные тенденции развития Российской науки» Часть 1 (10-11 апреля) (Красноярск, 2018); национальной научно-практической конференции, посвященной 80-летию со дня рождения заслуженного работника высшей школы РФ, почетного профессора Брянской ГСХА, доктора ветеринарных наук, профессора Ткачева Анатолия Алексеевича «Актуальные проблемы ветеринарии и интенсивного животноводства» (Брянская область, 2018); национальной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ (Санкт-Петербург, 2018); международной научно-практической конференции молодых ученых «Молодые ученые – науке и практике АПК» (Витебск, 2018); международной

научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны» (Санкт-Петербург, 2018); национальной научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы ветеринарной морфологии и высшего зооветеринарного образования», посвященная 100-летию со дня рождения выдающегося ученого-морфолога, профессора Ирины Владимировны Хрусталевой (Москва, 2019).

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 47 работ в сборниках всероссийских и международных конференций, центральных журналах и отдельных изданиях. Из них: в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК Министерством науки и высшего образования РФ для публикации основных результатов диссертационной работы на соискание ученой степени кандидата и доктора наук – 18 (Иппология и ветеринария – 6; Международный вестник ветеринарии – 3; Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии – 5; Ученые записки КГАВМ им. Н.Э. Баумана – 2; Актуальные вопросы ветеринарной биологии – 2); статьи в изданиях, индексируемых в международной базе цитирования Web of Science – 1; в зарубежной печати – 2; в региональной печати – 17; на основании результатов научного исследования выданы 3 патента РФ. Материалы диссертационной работы включены: в учебник – «Анатомия лошади» (2018); монографию – «Анатомия рыси евразийской» Том 1 (Остеология, артрология, миология, ангиология) (2015); учебное пособие – «Тесты по анатомии животных»; Учебно-методические пособия – «Неврология» (часть первая) (2013), «Неврология» (часть вторая) (2014), «Нервная система» (2017). Общий объем публикаций – 58,5 п.л., в том числе 15,31 п.л. принадлежат лично соискателю.

Личный вклад соискателя. Диссертация является результатом исследований автора в период с 2008 по 2019 гг. Автором самостоятельно поставлена цель и определены задачи исследования, разработан план по исследованию морфологии и васкуляризации головного мозга у изучаемых животных, лично проведены все исследования, исключая электронномикроскопические, а также проведен анализ и обобщение всего фактического материала.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 343 страницах компьютерного текста. Состоит из обзора литературы, результатов собственных исследований, включающих материалы и методы исследования, обсуждения результатов собственных исследований, заключения, практических предложений и списка литературы, включающего 404 источника, в том числе 277 отечественных и 127 иностранных авторов, приложений. Диссертация содержит 10 таблиц, 103 макро- и микрофотографии.

Соответствие работы паспорту научной специальности. Работа соответствует паспорту научной специальности 06.02.01 – Диагностика болезней и терапия животных, патология, онкология и морфология животных.

Основные положения, выносимые на защиту:

- морфология и степень развития головного мозга лиссэнцефальных и гурээнцефальных животных;

- сравнительная синтопия и скелетотопия экстра- и интрамурального кровеносного русла головного мозга птицы и млекопитающих;
- гистоструктура источников артериального кровоснабжения и чудесной артериальной сети головного мозга животных;
- морфология сосудистых тел желудочков головного мозга животных;
- ультраструктурная организация гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров птицы и млекопитающих.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Материал и методы исследования

Работа выполнена на базе кафедры анатомии животных Федерального государственного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургская государственная академия ветеринарной медицины» в период с 2008 по 2019 гг. Материалом для исследования послужил кадаверный материал взрослых животных, не страдавших при жизни заболеваниями центральной нервной системы.

Исследование провели на достаточной по числу группе животных обоих полов в пределах двух биологических классов – птицы и млекопитающие. Набор объектов для исследования выбран не случайно. Во-первых, из всех представителей современной фауны, только птицы и млекопитающие являются теплокровными животными, что должно накладывать определенный отпечаток на строение их кровеносной системы в целом и на строение кровеносного русла их головного мозга, в частности, а, следовательно, и на его морфологию. Во-вторых, выбранные нами представители классов птиц и млекопитающих являются наиболее распространенными домашними животными. Большинство из них обладает хозяйственной ценностью, а некоторые имеют промысловую ценность.

Морфологию и васкуляризацию головного мозга животных изучали в пределах: отряда курообразных у курицы домашней на примере курицы кросса белый ломан; отряда зайцеобразных на примере кролика домашнего породы немецкий великан; отряда непарнокопытных на примере лошади домашней; отряда парнокопытных в пределах двух подсемейств – нежвачные (на примере представителей семейства свиней в пределах двух видов - у свиньи домашней, на примере свиньи породы ландрас и у центральноевропейского кабана) и жвачные (на примере представителей семейства полорогих в пределах трех видов: бык домашний – на примере коров черно-пестрой породы; овца домашняя – на примере овцы романовской породы; коза домашняя – на примере козы зааненской породы); отряда хищных в пределах двух семейств – псовые (на примере собак крупных (немецкая овчарка), средних (английский бульдог) и мелких (такса) пород) и кошачьи (в пределах двух родов – кошки (на примере кошки домашней) и рыси (на примере рыси евразийской)). Характеристика исследуемого материала приведена в таблице 1. Всего нами было исследовано 526 животных.

Возраст исследуемых животных определяли по ветеринарным и бонитеровочным картам и с устных указаний владельцев. Массу трупов, доставленных на кафедру анатомии животных ФГБОУ ВО СПбГАВМ

определяли при помощи электронных настольных весов DIGIDS-1100. При этом трупы крупных животных взвешивали частями.

Морфологию головного мозга и его полостей изучали на выделенных фиксированных в 4,0% растворе формальдегида препаратах. Массу головного мозга и его частей у изучаемых животных определяли с помощью электронных лабораторных весов CAS MWP-1500. Линейные размеры головного мозга и его частей определяли при помощи электронного штангенциркуля Stainless hardened с шкалой деления 0,05 мм.

Изучение топографии борозд и извилин полушарий конечного мозга, наружного рельефа поверхности головного мозга и его линейных размеров проводили по фиксированным препаратам мозга, а также по слепкам, полученным с использованием запатентованной нами методики – «Способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных (включая вымерших)» – регистрационный номер 2673386 от 9.10.2017.

Степень развития головного мозга у изучаемых животных оценивали по выраженности его структур, а также путем расчета индекса церебрализации, предложенного Я. Я.Рогинским и М. Г. Левиным (1978).

Последний рассчитывается по формуле:

$$\text{ИЦ} = \frac{E^2}{M},$$

где ИЦ – индекс церебрализации;

E – масса мозга, г;

M – масса тела, г.

Данный индекс отражает степень развития головного мозга относительно массы тела. По сути он является произведением абсолютной массы мозга на относительную и позволяет сравнить животных по степени развития их головного мозга.

Для оценки предполагаемой степени развития интеллекта (когнитивных способностей) у исследуемых нами животных, мы использовали коэффициент энцефализации, предложенный Джерисоном, Г. (1973). Коэффициент энцефализации (индекс энцефализации; EQ) – мера относительного размера мозга, определяющаяся как отношение фактической массы мозга к средней прогнозируемой массе тела для млекопитающего данного размера. Расчет данного коэффициента проводили по формуле:

$$\text{EQ} = \frac{m}{0,12M^{2/3}},$$

где EQ – коэффициент энцефализации;

m – масса мозга, г;

M – масса тела, г.

Данный коэффициент призван приблизительно характеризовать степень развития интеллекта (когнитивных способностей) животного. Он находит широкое применение в такой области как когнитивная этология.

Артериальное русло головного мозга птицы и источники его образования изучали с применением разработанной нами инъекционной методики изучения артериального русла птиц (Прусаков, А. В., Щипакин, М. В., Вирунен, С. В., Бартенева, Ю. Ю., Васильев, Д. В., 2017).

Артериальное русло головного мозга и источники его образования млекопитающих исследовали с применением разработанной инъекционной методики посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга у животных (Прусаков, А. В., 2016).

При применении методики вазорентгенографии использовали массу, приготовленную по прописи: 1 часть сурика марки М-5, 8 частей скипидара живичного и 2 части глицерина марки Д-98. Также использовали инъекционную массу, разработанную нами и защищенную патентом на изобретение – «Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных» – регистрационный номер 2530159 от 12.08.2013. Рентгенографию проводили на извлеченных препаратах головного мозга, а также на его препаратах, подготовленных по разработанной и запатентованной нами методике «Способ двухсторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных» регистрационный номер 2662189 от 30.11.2017.

При применении методики изготовления коррозионных препаратов, для изучения морфологии сосудистого русла головного мозга и путей его образования, в качестве инъекционной массы использовали пластмассу для изготовления ортодонтических протезов «Редонт-03» и ее модификацию «Редонт-колир».

Изучение особенностей строения полостей мозга осуществляли по разработанной методике (Прусаков, А. В., Зеленевский, Н. В., 2018), а также на живых животных с использованием магнитно-резонансной томографии. Последнюю проводили на высокопольном магнитно-резонансном томографе 1.5 T General Elektrik. Для визуализации желудочков мозга проводили внутривенное введение йодсодержащего рентгеноконтрастного препарата омнипак 300. Обработку полученных данных с целью определения основных морфометрических параметров проводили с применением компьютерной программы RadiAnt DICOM Viewer (64-bit).

Фотосъемку полученных результатов исследования осуществляли на цифровую фотокамеру SONY Cyber-shot DSC-H300.

Гистологическому исследованию подвергали основные артериальные сосуды, питающие головной мозг. У курицы, домашних жвачных, домашней свиньи и кабана отбирали кусочки от конечной части мозговых сонных и средней части базилярной артерий. У кролика, лошади, собаки, кошки и рыси евразийской отбирали кусочки с окружающими тканями от конечной части внутренних сонных и средней части базилярной артерий. Фиксацию материала осуществляли в 4,0% растворе нейтрального формальдегида в течение 24 часов. Далее отобранные пробы по общепринятой методике заливали в парафин. Изготавливали срезы толщиной 5-7 мкм, которые окрашивали гематоксилином и эозином, трихромом по Массону и по Ван-Гизон. Анализ гистологических препаратов проводился при помощи светооптического микроскопа Carl Zeiss

Axio Score A1 (Германия) при увеличении 25, 50, 100, 200 и 400. Микрофотографирование проводили при помощи цифровой фотокамеры AxioCam ICc 1. Морфометрические измерения проводили при помощи программного обеспечения AxioVision Rel. 4.8. (Германия).

Для проведения электронно-микроскопического исследования структур гематоэнцефалического барьера отбирали кусочки нервной ткани из полушарий и ствола головного мозга курицы домашней, а также из коры полушарий большого мозга и коры полушарий мозжечка быка домашнего.

Для проведения электронно-микроскопического исследования структур гематоэнцефалического барьера отбирали кусочки нервной ткани из полушарий и ствола головного мозга курицы домашней, а также из коры полушарий большого мозга и коры полушарий мозжечка быка домашнего. Для электронно-микроскопического исследования сосудистых тел желудочков мозга и структур гематоликворного барьера отбирали фрагменты тканей из средней части бокового желудочка мозга объемом не более 2 мм³.

Полученные образцы фиксировали в растворе 2,0% глутарового альдегида на какодилатном буфере (рН 7,2-7,4) в течение 2 часов, отмывали в трех порциях того же буфера. Постфиксировали в 1,0% растворе четырехокси осмия (приготовленном на какодилатном буфере, рН 7,2-7,4) – 1 час. Обезвоживали в спиртах восходящей концентрации и абсолютном ацетоне. Заливку проводили в эпон-812 по общепринятой методике (Уикли, Б., 1975). Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме (ЛКВ-III - Швеция), контрастировали 2,0% водным раствором уранилацетата и раствором цитрата свинца (Reynolds, E. S., 1963). Фотографировали в электронном микроскопе Jem-1011 (JEOL, Япония) при увеличениях 25000-30 000.

Все указанные в диссертационной работе анатомические термины приводили в соответствии с пятой редакцией «Международной ветеринарной анатомической номенклатуры» (Зеленевский, Н. В., 2013). При описании гистоструктуры и ультраструктуры сосудистых компонентов артериального русла головного мозга терминология указывалась в соответствии с «Международной гистологической номенклатурой» (Семченко, В. В., Самусева, Р. П., Моисеева, М. В., Колосова, В. Л., 1999).

Текст диссертационной работы и автореферата оформляли в соответствии с ГОСТ Р 7.0.11 – 2011 «Диссертация и автореферат диссертации. Структура и правила оформления».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ АНАЛИЗ

Сравнительная морфология головного мозга животных

В строении головного мозга курицы домашней прослеживается ряд принципиальных отличий, свойственных для птиц. Наибольшего развития из всех его отделов получает передний мозг. В основе полушарий большого мозга лежат мощные базальные ганглии, при этом его крыша развита слабо. Таким образом, мы согласны с мнениями Н. Г. Андреевой, Д. К. Обухова (1999), Д. К. Обухова (1999), Л. Н. Воронова (2003), G. Rehkamper et al. (2001), что у птиц сохраняется зауропсидный тип строения головного мозга.

Таблица 1 – Характеристика исследованного материала по видам животных и методам исследований

Изучаемое животное	Вид исследования								Итого
	Анатомическое препарирование и морфометрия	Инъекция сосудов и препарирование	Вазорентгенография	Инъекция сосудов и изготовление коррозионных препаратов	Гистологический метод исследования	Электронномикроскопический метод исследования	Изготовление коррозионных препаратов полостей мозга	Магниторезонансная томография	
Курица домашняя	5	5	5	5	5	2	5	-	32
Кролик домашний	5	7	5	5	5	-	5	-	32
Лошадь домашняя	5	5	5	5	5	-	5	-	30
Свинья домашняя	9	10	10	5	5	-	6	-	45
Кабан центрально-европейский	5	5	5	5	5	-	3	-	28
Бык домашний	7	7	5	5	5	2	4	-	35
Коза домашняя	5	8	7	5	5	-	3	-	33
Овца домашняя	5	7	6	5	5	-	3	-	31
Собаки крупных пород	9	11	11	10	5	-	3	5	54
Собаки средних пород	11	13	12	9	5	-	3	5	58
Собаки мелких пород	13	10	10	10	5	-	5	5	58
Кошка домашняя	15	17	10	9	5	-	3	7	66
Рысь евразийская	5	5	6	3	3	-	2	-	24
Итого	99	110	97	81	63	4	49	22	526

Поверхность полушарий домашней курицы по нашим данным фактически гладкая. Напротив, Н. В. Галитовская, О. С. Гольдштейн, (2015) указывают на наличие у домашних кур слабых борозд, разграничивающих доли полушарий.

Однако нами обнаружена одна пологая борозда – *valecula* – следующая вдоль латерального края полушарий. Установленная нами средняя масса головного мозга у домашней курицы, равная $3,12 \pm 0,31$, совпадает с данными В. Ф. Вракина, М. В. Сидоровой (1984), В. А. Гудина, В. Ф. Лысова, В. И. Максимова (2010), которые указывают что у кур масса головного мозга колеблется в пределах 3-4 г. Однако его относительная масса у изученных нами домашних кур, при их средней массе тела $1976,38 \pm 123,44$ г, составляет 0,16%, что не совпадает с мнением А. Ю. Ландышевой и В. В. Алексеева (2016), которые указывают на то, что величина данного показателя у птиц колеблется в пределах от 0,20 до 5,00%.

Нами было установлено, что на долю конечного мозга у курицы домашней, при его средней массе $2,13 \pm 0,21$ г, приходится 68,27% от массы головного мозга. На долю ромбовидного мозга у курицы домашней, при его средней массе $0,98 \pm 0,08$ г, приходится в среднем 31,41% от общей массы головного мозга.

В соответствии со значениями индекса церебрализации, характеризующего степень развития головного мозга, и коэффициента энцефализации, характеризующего степень развития интеллекта (когнитивных способностей), изученных нами животных можно выстроить в два ряда, отраженных в таблице 2.

Из таблицы видно, что оба ряда не совпадают друг с другом. Таким образом, можно сделать вывод, что не у всех животных степень развития интеллекта зависит от степени развития головного мозга. Однако возможно данная закономерность имеет место в классе птиц и у лиссэнцефальных млекопитающих.

Таблица 2 – Степень развития головного мозга и когнитивных способностей животных в соответствии с значениями их индекса церебрализации и коэффициента энцефализации

Изучаемое животное	Индекс церебрализации	Изучаемое животное	Коэффициент энцефализации
Курица домашняя	0,005	Курица домашняя	0,166
Кролик домашний	0,018	Кролик домашний	0,261
Свинья домашняя	1. 0,096	Свинья домашняя	0,369
Кошка домашняя	0,128	Кабан центральноевропейский	0,436
Кабан центральноевропейский	0,131	Рысь евразийская	0,545
Овца домашняя	0,249	Бык домашний	0,620
Собаки средних пород	0,296	Овца домашняя	0,691
Собаки малых пород	0,305	Лошадь домашняя	0,717
Собаки крупных пород	0,351	Кошка домашняя	0,757
Коза домашняя	0,353	Коза домашняя	0,824
Бык домашний	0,420	Собаки крупных пород	0,907
Рысь евразийская	0,491	Собаки средних пород	0,910
Лошадь домашняя	0,551	Собаки малых пород	1,029

По мнению С. В. Савельева (2005) масса мозга по отношению к единице массы тела уменьшается в соответствии с увеличением размеров животного. Однако, как видно из таблицы 3, не у всех изученных нами животных прослеживается данная закономерность. Таким образом, мы не совсем согласны с данным заключением С. В. Савельева (2005), и считаем, что данная закономерность прослеживается не у всех животных, а только в пределах таксономических групп.

Головной мозг у кролика домашнего сохранил множество архаических черт в строении, однако он устроен в соответствии с общим планом строения головного мозга млекопитающих. Его архаичность связана со слабым развитием коры полушарий конечного мозга. Что подтверждается наличием на ней малого числа борозд и, как следствие этого, отсутствием извилин. Таким образом, кролика домашнего можно отнести к лиссэнцефальным животным. Однако у кролика на латероventральной поверхности полушария различима базальная пограничная борозда, состоящая из ростральной и каудальной частей. Границей между ними служит короткая Сильвиева борозда, следующая дорсально. Наличие данных борозд мы наблюдали у остальных изученных нами млекопитающих. Это обстоятельство дает возможность сделать вывод, что они являются постоянными для данного класса животных.

Таблица 3 – Степень отношения массы мозга (г) к единице массы тела (г) у изученных животных

Изучаемое животное	Масса мозга (г)	Масса тела (г)	Отношение массы головного мозга к массе тела
Свинья домашняя	108,36±10,72	122327,56±7356,34	1/1129
Бык домашний	438,69±42,76	458367,57±27483,68	1/1045
Кабан центральноевропейский	123,51±11,96	116236,44±6978,59	1/941
Лошадь домашняя	488,36±46,79	432659,36±29423,46	1/886
Курица домашняя	3,12±0,31	1976,38±123,44	1/633
Кролик домашний	10,85±1,07	6523,56±436,24	1/600
Овца домашняя	110,87±10,98	49365,47±2974,66	1/445
Коза домашняя	131,12±12,87	48769,37±2964,77	1/371
Собаки крупных пород	118,12±11,77	39732,63±2381,69	1/336
Собаки средних пород	82,31±8,09	22863,21±1379,78	1/278
Рысь евразийская	98,26±9,36	19637,23±1825,11	1/200
Кошка домашняя	22,37±2,13	3894,82±371,73	1/174
Собаки малых пород	50,16±4,97	8261,28±483,66	1/164

Из всех изученных животных поверхность полушарий большого мозга лошади обладает самым сложным рисунком. Он образован множеством змеевидно и угловато идущих, многократно делящихся борозд. К последним можно отнести Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву, эктомаргинальную, эктолатеральную и пресильвиеву борозды.

Извилины на поверхности полушарий конечного мозга у представителей семейства свиней выражены менее четко, чем у хищных. У свиньи домашней ход и ветвление борозд на поверхности полушарий схож со жвачными и идентичен с кабаном центральноевропейским. К ним можно отнести Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву, эктомаргинальную и латеральную

борозды. При этом Сильвиева борозда у свиней, в отличие от жвачных, не разделяется на ветви, а следует дорсально. В ее глубине заметен островок Рейля. В отличие от лошади, у представителей рода свиней наблюдается отсутствие пресильвиевой борозды.

На поверхности полушарий головного мозга у домашних жвачных располагаются те же борозды, что и у представителей семейства свиней. Однако у жвачных имеется пресильвиева борозда, характерная для лошади домашней и кошки домашней.

На дорсолатеральной поверхности полушарий большого мозга собаки можно различить борозды и извилины свойственные для лошади домашней, а также представителей семейства свиней и подотряда жвачных: Сильвиеву, эктосильвиеву, надсильвиеву и эктомаргинальную борозды. Латеральная борозда, в отличие от вышеперечисленных животных, отсутствует, а Сильвиева борозда идет дорсально и не разветвляется. Также у собаки наблюдается отсутствие пресильвиевой борозды, свойственной лошади домашней, кошке домашней и жвачным. Помимо этого, у собаки на дорсолатеральной поверхности плаща имеются крестовидная, петлевидная и венечная борозды, не свойственные лошади домашней, а также представителей семейства свиней и подотряда жвачных.

Рисунок борозд поверхности полушария большого мозга кошки домашней и рыси евразийской схож с собакой домашней. Однако в отличие от собаки, у кошачьих имеется пресильвиева борозда, характерная для лошади домашней и жвачных. Так же у кошки домашней эктосильвиева борозда не полная и состоит из краниальной и каудальной частей. За счет отсутствия средней части у кошки она не замыкается дорсально. У рыси евразийской эктосильвиева борозда полная и включает в своем составе все три части.

Таким образом, у всех изученных нами млекопитающих, можно отметить наличие Сильвиевой борозды. То есть данная борозда является для них постоянной. Помимо этого, у всех изученных нами млекопитающих, кроме кролика, можно отметить наличие эктосильвиевой, надсильвиевой и эктомаргинальной борозд. Данное обстоятельство дает возможность предположить, что они являются постоянными бороздами дорсолатеральной поверхности полушарий большого мозга для гуреэнцефальных млекопитающих.

У кролика домашнего на медиальной поверхности полушария располагаются борозда мозолистого тела и слабо развитая поясная борозда. У данного вида млекопитающих, а также у лошади домашней, свиней и жвачных в составе поясной борозды можно различить борозду колена и борозду валика.

У собаки домашней данные борозды разобщены, поэтому поясная борозда представлена только бороздой валика. У кошачьих в составе поясной борозды можно также выделить только борозду валика, так как борозда колена у них отсутствует. Таким образом, мы наблюдали наличие у всех изученных млекопитающих на медиальной поверхности полушария борозды мозолистого тела и поясной борозды в разной степени их развития. В связи с этим мы считаем, что они являются постоянными для млекопитающих.

Помимо вышеперечисленных борозд у всех изученных млекопитающих, кроме кролика, мы наблюдали наличие эктогенуальной, энтосплениальной и затылочно-височной борозд. В связи с этим мы считаем, что данные борозды медиальной поверхности полушария большого мозга являются постоянными для гуреэнцефальных млекопитающих.

Помимо данных борозд у собаки мы наблюдали наличие энтогенуальной борозды, расположенной между бороздой колена и эктогенуальной бороздой. Так же у кошачьих мы наблюдали сильное развитие борозды мозолистого тела. По нашему мнению, наличие данных структур и степень их выраженности связана с сильным развитием обонятельного мозга у хищных.

Также у собаки домашней и кошачьих нами отмечено наличие крестовидной, петлевидной и венечной борозд, несвойственных остальным видам изученных нами млекопитающих. Таким образом мы склонны считать, что данные борозды являются постоянными для хищных.

Проанализировав наличие, ход и расположение борозд на поверхности полушарий конечного мозга, мы пришли к выводу что каждому из отрядов, изученных нами млекопитающих, характерна особая схема их расположения. При этом данная схема более отчетливо выражена у мелких видов животных по сравнению с более сложной схемой, характерной для более крупных видов. Усложнение рисунка борозд полушарий большого мозга у различных видов млекопитающих связано с увеличением поверхности их коры, что, по-видимому, связано с увеличением массы тела.

Сравнительная морфология артериального русла головного мозга животных

Основными источниками артериального кровоснабжения головного мозга у домашней курицы являются внутренняя сонная и позвоночная артерии. По аналогии с млекопитающими они образуют каротидный и вертебробазиллярный бассейны. Внутренняя сонная артерия, проникнув в полость черепа, получает название мозговой сонной артерии. Обе мозговые сонные артерии на базальной поверхности головного мозга у курицы домашней не образуют артериального кольца, свойственного млекопитающим. Однако они образуют межкаротидный анастомоз, который имеет вид буквы Н за счет наличия толстой соединительной ветви между ними, расположенной за гипофизом. Наличие этого анастомоза у кур кросса белый ломан описано нами впервые. Напротив, зарубежные авторы указывают, что данный анастомоз имеет Х-образную форму и образуется путем бокового слияния мозговых сонных артерий.

Сопоставив диаметр просвета источников кровоснабжения головного мозга, мы пришли к выводу, что на долю мозговых сонных артерий приходится 84,47%, а на долю базилярных артерий – 15,53% от общего объема, поступающей к нему артериальной крови. Приведенные морфометрические данные характеризуют степень участия в кровоснабжении головного мозга вертебробазиллярного и каротидного бассейнов и установлены нами впервые.

Установлено, что мозговые сонные и базилярная артерии курицы домашней – артерии мышечного типа. По нашему мнению, это не случайно. Артерии данного типа за счет превалирующего развития гладкомышечных

волокон в составе меди способны создавать сопротивление движущемуся потоку крови, а также регулировать поступление крови к органам. У птицы существует острая необходимость в частых изменениях гемодинамики в органах и в особенности в головном мозге. Эта необходимость возникает в связи с тем, что в момент полета частота сердечных сокращений у данного класса животных увеличивается в 2,5 и более раз. Подобные изменения пульсовой волны у птиц во время полета описаны в работе Ю., Кескпайк, Р. Лехт, П. Хрома (2012). Таким образом, по нашему мнению, наличие у мозговых сонных и базилярной артерий птиц признаков свойственных артериям мышечного типа можно считать адаптогенным приспособлением к полету в связи с этологией и экологией данного класса животных.

Кровоснабжение головного мозга у изученных млекопитающих осуществляется за счет крови поступающей из двух относительно самостоятельных бассейнов – каротидного и вертебробазилярного. Каротидный бассейн образуется за счет системы сонных артерий, а вертебробазилярный за счет позвоночных артерий.

У кролика домашнего, лошади домашней, собаки домашней и кошки домашней из каротидного бассейна берут начало внутренние сонные артерии, а из вертебробазилярного бассейна базилярная артерия.

У кролика домашнего, лошади домашней, собаки домашней и кошки домашней внутренние сонные артерии имеют каротидное происхождение, а базилярная артерия – вертебробазилярное. Сопоставив у данных животных значение среднего диаметра этих сосудов, мы пришли к выводу, что доля участия в кровоснабжении головного мозга каротидной системы у них неодинакова. Так, доля участия каротидной системы в кровоснабжении головного мозга у кролика домашнего составляет 68,39%, у собак мелких пород – 71,57%, у собак крупных пород – 73,85%, у кошки домашней – 74,55%, у собак средних пород – 75,15%, у лошади домашней – 80,41%, от общего объема крови, поступающей к головному мозгу. Соответственно на долю вертебробазилярного бассейна у кролика домашнего приходится 31,07%, у собак мелких пород – 28,43%, у собак крупных пород – 26,15%, у кошки домашней – 25,45%, у собак средних пород – 24,85%, у лошади домашней – 19,59%. Таким образом, для данных животных характерен преимущественно каротидный тип кровоснабжения головного мозга.

Базилярная артерия парнокопытных по типу строения стенки относится к артериям смешанного типа. У лошади домашней, кошки домашней, собаки домашней и рыси евразийской наоборот она относится к артериям мышечного типа. Данное обстоятельство мы связываем с источниками ее образования. Так, базилярная артерия у парнокопытных имеет каротидное происхождение, а у остальных вышеперечисленных животных вертебробазилярное.

У изученных животных установлено наличие ряда изгибов позвоночной артерии на участке от выхода из поперечного канала до межпозвоночного отверстия атланта. По-видимому, за счет такого строения образуется запас длины позвоночной артерии – «резервная петля» – необходимый при поворотах головы и шеи для сохранения гемодинамики. Также подобная «резервная петля» внутренней сонной артерии образуется за счет ее S-образного изгиба до

погружения в череп. У исследованных животных внутренняя сонная артерия перед разделением на ростральную и аборальную соединительные артерии в полости черепа делает несколько поворотов. По-видимому, данная извилистость способствует гашению систолической волны.

Также нами был установлен тот факт, что у лошади домашней каждая из внутренних сонных артерий до проникновения в полость черепа следует по латеральной поверхности воздухоносного мешка (дивертикул слуховой трубы). Вероятно, за счет соприкосновения стенок внутренней сонной артерии и воздухоносного мешка во время чрезмерной физической нагрузки может происходить охлаждение потока крови, идущего в головной мозг.

У изученных млекопитающих имеет место наличие на базальной поверхности головного мозга артериального анастомоза (Виллизиева круга), образованного за счет внутренних сонных (мозговых сонных у парнокопытных и рыси евразийской) и базилярной артерии. Благодаря его наличию создаются уникальные условия для кровоснабжения головного мозга. Эта уникальность заключается в возможности компенсации при недостатке кровоснабжения от одного или нескольких источников, образующих данный анастомоз. Так же его наличие делает возможным перераспределение потоков крови в головном мозге при различных физиологических состояниях и при локомоции.

У всех изученных млекопитающих постоянными сосудами ростральной петли артериального анастомоза основания головного мозга являются ростральные и средние мозговые артерии, а также ростральные артерии сосудистых сплетений. Исходя из вышесказанного, данные сосуды можно считать постоянными для данного класса животных.

Изменчивость сосудов ростральной петли артериального анастомоза выражена слабо. В основном она касается ростральной мозговой артерии, а также незамкнутости ростральной петли артериального анастомоза. Так у лошади домашней, ростральная мозговая артерия является непарной. У остальных изученных млекопитающих данный сосуд является парным. При этом у овцы домашней наблюдается отхождение этих артерий общим стволом в 93,30% случаев, а у свиньи домашней в 89,00% случаев. Также можно наблюдать незамкнутость ростральной петли в виду отсутствия соединительной ветви между двумя ростральными мозговыми артериями. Данная ветвь отсутствовала у собак в 69,00%, у козы домашней в 62,00%, у кошки домашней в 57,00% и у свиньи домашней в 11,00% случаев. Мы отметили особенность отхождения сосудов ростральной петли у рыси евразийской. Они отходят от передней трети ростральных соединительных артерий. В особенности это касается средней мозговой артерии, которая у других изученных нами млекопитающих отходит от ее аборального участка.

Для сосудов аборальной петли артериального анастомоза головного мозга характерна большая изменчивость. Она связана с наличием или отсутствием отходящих от нее ростральных артерий мозжечка. По нашим данным, у жвачных они являются постоянными сосудами аборальной петли. Мы наблюдали, что у лошади, собаки, кошки и рыси евразийской ростральные артерии мозжечка берут начало от базилярной артерии. У кролика в 20,00% случаев они берут начало от аборальной петли артериального анастомоза, а в

остальных случаях от базилярной артерии. У свиньи в 56,00% случаев наблюдается отхождение от аборальной петли артериального анастомоза передней краниальной артерии мозжечка, а в остальных случаях данный сосуд отходит от базилярной артерии.

У всех исследованных млекопитающих от аборальной петли артериального анастомоза основания головного мозга берут начало каудальные мозговые артерии и каудальные артерии сосудистых сплетений. Поэтому их можно считать постоянными ветвями аборальной петли артериального анастомоза основания головного мозга, свойственными для млекопитающих.

Базилярная артерия у всех исследованных млекопитающих отдает артериальные ветви мозговому мосту и продолговатому мозгу, что позволяет считать данные ветви базилярных артерий постоянными для млекопитающих. Изменчивость отходящих от нее сосудов у изученных млекопитающих, характеризуется наличием или отсутствием артерий мозжечка. Так, у лошади домашней от базилярной артерии берут начало ростральные, средние и каудальные артерии мозжечка. У собаки домашней и кошки домашней базилярная артерия дает начало ростральным и каудальным артериям мозжечка. У кролика домашнего в 80,00% случаев ростральные артерии мозжечка берут начало от базилярной артерии, а каудальные являются ее постоянными сосудами.

У свиньи домашней и кабана центральноевропейского имеются четыре парные артерии мозжечка. Так, передние краниальные артерии мозжечка в 44,00% берут начало от базилярной артерии. Ее постоянными ветвями у свиньи домашней и кабана являются задние краниальные, передние каудальные и задние каудальные артерии мозжечка.

У рыси евразийской ростральные и средние артерии мозжечка берут начало от базилярной артерии, а каудальные артерии мозжечка ответвляются от медиальных ветвей позвоночных артерий.

Артерии мозжечка у изученных животных следуют в глубине борозд полушарий и червячка. В соответствии с ходом борозд они распадаются на артериальные ветви, образующие единую пиальную сеть, имеющую большой потенциал для коллатерального кровотока.

Нами отмечено наличие на базальной поверхности продолговатого мозга артериального кольца ромбовидной формы. Оно характерно для кролика домашнего, лошади домашней, собаки домашней, кошки домашней и рыси евразийской. В его образовании принимают участие медиальные ветви позвоночных артерий. Последние проникают в позвоночный канал через межпозвоночные отверстия атланта и, прободая твердую оболочку, следуют рострально, объединяясь друг с другом. Путем их слияния образуется базилярная артерия. До слияния, они отдают каудальные ветви, которые, объединяясь, образуют вентральную спинномозговую артерию. Таким образом образуется артериальное кольцо ромбовидной формы. Передний угол этого ромба представлен началом базилярной артерии, а задний – вентральной спинномозговой артерией.

По нашему мнению, наличие данного анастомоза обеспечивает равномерное распределение кровотока, как в шейном отделе спинного мозга,

так и в ромбовидном мозге. За его счет возможно перераспределение давления между кровью каротидного бассейна, текущей по артериальному анастомозу основания головного мозга, и кровью вертебробазилярного бассейна, текущей по базилярной артерии. Так же его наличие может обеспечивать адекватное кровоснабжение структур ромбовидного мозга и шейного отдела спинного мозга при нарушениях кровотока. Отсутствие подобного анастомоза у изученных парнокопытных мы связываем с тем, что базилярная артерия у них образуется за счет ветвей затылочных артерий, имеющих каротидное происхождение.

Сравнительная морфология чудесных артериальных сетей основания головного мозга животных

У парнокопытных и рыси евразийской сосуды каротидного бассейна принимают участие в образовании чудесных артериальных сетей основания головного мозга. По расположению данные сети являются интродуральными, а не эпидуральными, как это указывается в литературе (Шевченко, Б. П., 2008; Малофеев, Ю. М., Бассауэр, Г. М., 2012). Они лежат между листками твердой оболочки в составе циркулярного венозного синуса. Суммарный диаметр просвета сосудов, образующих данные сети у изученных животных, превышает суммарный диаметр выходящих из них мозговых сонных артерий. Сопоставив их диаметры можно прийти к выводу, что за счет наличия данных сосудистых структур скорость кровотока в мозговых сонных артерий у быка домашнего может увеличиваться в 3,86 раза, у свиньи домашней в 1,51 раза, у кабана в 1,46 раза, у овцы домашней в 2,82 раза, у козы домашней в 3,79 раза, у рыси евразийской в 2,98 раза.

За счет густоты расположения сосудов, образующих сети, а также индекса ветвления приносящих сосудов, превышающего единицу, скорость кровотока в сетях снижается. Это обуславливает гашение систолической волны. Также, учитывая то обстоятельство, что кровь к головному мозгу поступает по нескольким путям, имеющим разный диаметр просвета и впадающих в сеть, за счет ее наличия осуществляется постоянный и равномерный приток крови к тканям мозга. За счет снижения скорости крови в сосудах сети увеличивается время, необходимое для теплообмена. Последний проходит между имеющей большую температуру артериальной кровью, поступающей в мозг, и венозной кровью циркулярного синуса с меньшей температурой, омывающей сосуды сети. При этом за счет сильного ветвления сосудов, образующих сети, увеличивается площадь соприкосновения их стенок с венозной кровью. Последнее обстоятельство объясняет тот факт, что адвентиция сосудов, образующих чудесные артериальные сети, снаружи покрыта эндотелием.

Таким образом, по нашему мнению, основными функциями чудесной артериальной сети основания головного мозга являются – гемодинамическая и терморегулирующая. Также мы наблюдали отхождение от нее артериальных ветвей, следующих в сторону гипофиза. Это позволяет предположить, что сосуды, входящие в состав сети также являются транспортными путями для его гормонов.

Нами установлено, что артерии, образующие чудесные сети, относятся к сосудам мышечного типа. По нашему мнению, за счет преобладания в составе их средней оболочке гладких миоцитов, данные сосуды способны регулировать кровоток при различных физиологических нагрузках.

Наиболее примитивно устроенные, но физиологически достаточные, чудесные артериальные сети характерны для овцы домашней, свиньи домашней и кабана центральноевропейского.

У овцы домашней данное сосудистое образование представлено рostrальной чудесной артериальной сетью. В ее формировании принимают участие только рostrальные и аборальные ветви верхнечелюстной артерии, имеющие каротидное происхождение.

У свиньи домашней и кабана центральноевропейского данные сети представлены аборальными сетями. В их образовании принимают участие внутренние сонные и мышцелковые артерии, а также ветви, отходящие от верхнечелюстных артерий. Внутренние сонные артерии у представителей рода свиней сохраняются на протяжении всей жизни. Вне черепной полости они делятся на несколько ветвей, образуя внечерепные части сети. Данные ветви следуют в полость черепа через разорванные отверстия и вливаются во внутричерепную часть чудесной сети, около впадения в нее мышцелковой артерии, берущей начало от наружной сонной артерии. При этом позвоночная артерия у свиньи не участвует в кровоснабжении головного мозга. Таким образом, аборальная чудесная артериальная сеть у свиньи домашней и у кабана центральноевропейского образуется артериальными ветвями, берущими начало только из каротидного бассейна.

Базилярная артерия у овцы домашней, свиньи домашней и кабана центральноевропейского образуется за счет слияния медиальных ветвей затылочных артерий, берущих начало от общих сонных артерий. Таким образом, головной мозг у данных животных получает кровь исключительно из каротидного бассейна кровоснабжения, что противоречит мнению многих авторов.

У рыси евразийской в образовании рostrальной чудесной сети принимают участие рostrальные ветви верхнечелюстной артерии. Аборальная чудесная сеть формируется за счет аборальных ветвей верхнечелюстных артерий и за счет внутренних сонных артерий. Таким образом, все сосуды, формирующие чудесную артериальную сеть основания головного мозга у рыси евразийской, имеют каротидное происхождение. Базилярная артерия у рыси евразийской образуется путем слияния медиальных ветвей позвоночных артерий. То есть, текущая по ней кровь имеет вертебробазилярное происхождение. Сопоставив друг с другом диаметры просвета источников, принимающих участие в кровоснабжении головного мозга рыси евразийской, мы пришли к выводу, что на долю каротидной системы приходится 74,30%, а на долю вертебробазилярной – 25,70% от общего объема крови, поступающей в головной мозг.

У козы домашней чудесная артериальная сеть основания головного мозга состоит из рostrальной и аборальной сетей. В образовании рostrальной сети принимают участие рostrальные ветви верхнечелюстных артерий. В

образовании аборальной сети принимают участие три постоянных источника: аборальные ветви верхнечелюстных артерий, внутренние сонные артерии и медиальные ветви позвоночных артерий. У козы домашней внутренняя сонная артерия сохраняется на протяжении всей жизни. Поэтому мы не согласны с мнением Шевченко, Б. П. (2008) который утверждает, что внутренняя сонная артерия у жвачных функционирует только у молодняка, а с возрастом наблюдается ее возрастная редукция. За счет наличия медиальных ветвей позвоночных артерий, в формировании чудесной артериальной сети основания головного мозга у козы домашней принимает участие вертебробазилярный бассейн. Сопоставив величину просветов сосудов, образующих сеть, мы пришли к выводу, что на долю вертебробазилярного бассейна в ее формировании у козы домашней приходится 13,78% от всего объема поступающей крови, а на каротидный бассейн приходится 86,22%.

В формировании чудесной артериальной сети основания головного мозга у быка домашнего также участвуют оба бассейна. В образовании ростральной чудесной сети принимают участие ростральные ветви верхнечелюстных артерий. В образовании каудальной сети принимают участие аборальные ветви верхнечелюстных артерий, а также помимо свойственных для козы домашней медиальных ветвей позвоночных артерий, еще и сильно развитые мышечковые артерии, имеющие каротидное происхождение. В связи с этим степень участия вертебробазилярного бассейна в формировании чудесной артериальной сети основания головного мозга у быка домашнего составляет 14,51%, а каротидного 85,49% от всего объема поступающей в нее крови.

Базилярная артерия у козы и быка домашнего образуется слиянием медиальных ветвей затылочных артерий, берущих начало от общих сонных артерий. Таким образом базилярная артерия у данных видов животных имеет каротидное происхождение. Сопоставив диаметр просвета мозговых сонных и базилярной артерий, а также учитывая тот факт, что в составе крови, поступающей в мозг из мозговых сонных артерий у быка домашнего, содержится 14,51% крови из вертебробазилярного бассейна мы пришли к выводу, что на долю каротидной системы у быка домашнего приходится 88,98% от всего объема артериальной крови, поступающей в мозг. При этом доля участия вертебробазилярной системы в кровоснабжении мозга составляет 11,02%. Сопоставив диаметр просветамозговых сонных и базилярной артерий, а также учитывая тот факт, что в составе крови, поступающей в мозг из мозговых сонных артерий у козы домашней, содержится 13,78% крови из вертебробазилярного бассейна мы пришли к выводу, что на долю каротидной системы у козы домашней приходится 88,38% от всего объема артериальной крови, поступающей в мозг. При этом доля участия вертебробазилярной системы в кровоснабжении мозга составляет 11,62%.

У быка домашнего нами установлено наличие на базальной поверхности мозгового моста и продолговатого мозга, расположенной между листками твердой оболочки головного мозга, плоской крупнопетливой артериальной сети. Данная сеть образуется за счет извилистого хода мышечковых артерий и медиальных ветвей позвоночных артерий.

Ликворная система головного мозга животных

У изученных млекопитающих животных ликворная система головного мозга представлена системой полостей головного мозга, а также сосудистыми телами. Полости головного мозга представлены системой взаимосвязанных друг с другом желудочков мозга, а также мозговым водопроводом. В ее составе можно различить четвертый желудочек, мозговой (Сильвиев) водопровод, третий желудочек и два боковых желудочка мозга.

Четвертый желудочек мозга располагается в составе заднего мозга. Его дно формируют дорсальные поверхности продолговатого мозга и мозгового моста. Оно имеет ромбовидную форму и образует ромбовидную ямку. Верхняя граница четвертого желудочка мозга – крыша шатра лежит между передней и задней долями червячка мозжечка. Спереди и сзади она ограничена роstralным и каудальным мозговыми парусами. Боковыми стенками желудочка служат ножки мозжечка. С подпаутинным пространством четвертый желудочек мозга сообщается через парные отверстия – боковые апертуры. Последние располагаются в области латеральных углов ромбовидной ямки. Роstralно полость четвертого желудочка мозга сообщается с мозговым водопроводом.

Мозговой (Сильвиев) водопровод располагается в составе среднего мозга и образует его полость. Он берет начало из четвертого желудочка мозга отверстием, расположенным в области роstralного угла ромбовидной ямки и ограниченным сверху роstralным мозговым парусом. Третий желудочек мозга заключен между частями промежуточного мозга и занимает центральное положение. Он имеет вид вертикальной щели, и лежит между зрительными буграми. Таким образом, у изученных млекопитающих он имеет форму, напоминающую кольцо. Боковые желудочки мозга у исследованных млекопитающих – симметричные полости, имеющие сложную щелевидную форму. Сложность их формы связана с тем, что они заходят во все отделы полушария за исключением островка.

Система полостей головного мозга курицы домашней включает те же структуры, что и у млекопитающих. Последние располагаются у птиц в тех же отделах головного мозга что и у млекопитающих. Данное обстоятельство мы связываем с филогенетической близостью класса птиц и класса млекопитающих.

Четвертый желудочек мозга у курицы лежит в составе ромбовидного мозга. По аналогии с млекопитающими его дно образовано ромбовидной ямкой. Крышей четвертого мозгового желудочка служит сосудистая покрывка, заключенная между долями червячка мозжечка. По нашему мнению, наличие ромбовидной ямки на дорсальной поверхности продолговатого мозга у птиц и млекопитающих связано с тем, что продолговатый мозг представляет собой архаичный стволовой отдел головного мозга позвоночных и склонен к слабой изменчивости. Четвертый желудочек мозга через широкий мозговой водопровод соединяется с полостью третьего желудочка мозга. Наличие широкого мозгового водопровода у птиц мы связываем с отсутствием слуховых холмов и наличием двуххолмия, образованного крупными зрительными холмами, смещенными латерально.

Третий желудочек мозга курицы домашней имеет вид вертикальной щели, расположенной в составе промежуточного мозга. В его верхней части располагаются межжелудочковые отверстия, соединяющие его полость с полостями боковых желудочков мозга. В связи с тем, что у курицы домашней не наблюдается соединение зрительных бугров, полость третьего желудочка у данного вида животного не имеет выраженной кольцевидной формы, свойственной млекопитающим. Ее форма приближена к форме двояковогнутого диска.

Боковые желудочки мозга у курицы домашней слабо развиты и представляют собой узкие щели, лежащие в дорсомедиальных участках полушарий. Их слабое развитие у птиц мы связываем с сильным развитием базальных ганглиев, занимающих большую часть полушарий большого мозга.

Ультраструктура гематоэнцефалического барьера животных

Было установлено, что структуры гематоэнцефалического барьера (ГЭБ) капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы хорошо визуализируются на электронно-микроскопическом уровне. Они представлены эндотелиальными клетками, базальной мембраной, сопровождающими клетками перицитами.

Для капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птицы характерны плотные контакты между эндотелиоцитами, наличие базальной мембраны, в дубликатах которой содержатся перициты, а также наличие сплошной астроцитарной оболочки вокруг сосудов в виде «муфты». Для эндотелиоцитов характерными чертами являются малочисленность пиноцитозных пузырьков, что свидетельствует о их низкой пиноцитозной активности.

Нами не было обнаружено наличие фенестр в эндотелиальной выстилке капилляров мозга. Базальная мембрана эндотелиальных клеток в капиллярах полушарий большого мозга птицы представлена непрерывным слоем электроноплотного фибриллярного материала. У отдельных капилляров ствола головного мозга птицы, особенно при отсутствии перицитов, базальная мембрана относительно тонкая и несколько рыхлая. При этом в капиллярах, окруженных сопровождающими клетками – перицитами, базальная мембрана толще и плотнее.

Гемокапиллярисследуемых областей мозга птицы могут сопровождать один или два перицита. Они лежат в расщепленных участках базальной мембраны. В их цитоплазме выявляется небольшое количество органелл, представленных вытянутыми короткими каналами гранулярного эндоплазматического ретикулума, единичными светлыми митохондриями, единичными мелкими электроноплотными лизосомами, различными пузырьками и везикулами. Малое количество последних свидетельствует о низкой пиноцитозной активности.

Кровеносные капилляры тканей мозга окружены выростами – «ножками» астроцитов, образующими непрерывный защитный слой, окружающий их стенки и расположенный за базальной мембраной. В электроносветлой цитоплазме отростков астроцитов птицы выявляются редкие округлые

митохондрии, микрофибриллы, мелкодисперсные гранулы, редкие протофибриллы, а также единичные пузырьки и везикулы. Малое количество последних в составе цитоплазмы астроцитов свидетельствует о их низкой пиноцитозной активности. Так же иногда в цитоплазме астроцитов встречаются единичные фаголизосомы – остаточные тельца, свидетельствующие о фагоцитарной функции.

Для ГЭБ капилляров коры мозжечка и коры полушарий большого мозга млекопитающих характерны те же структуры, что и для ГЭБ капилляров коры большого мозга и ствола головного мозга птиц. Он состоит из слоя эндотелиальных клеток, их базальной мембраны, включающей в свой состав перициты, и клеток астроцитарной глии, формирующей своеобразные «муфты» вокруг кровеносных сосудов.

Однако, в отличие от птиц, у млекопитающих можно отметить более сильное развитие базальной мембраны. Помимо этого, нами было отмечено, что у птиц клетки астроцитарной глии контактируют с базальной мембраной эпителиоцитов за счет ножек. У млекопитающих помимо контактов с ножками астроцитов наблюдается наличие контактов непосредственно с телами астроцитарных клеток. Так же интересным фактом является то, что капилляр у птицы сопровождают обычно до двух перицитов, расположенных в поле зрения, а у млекопитающих их число может достигать трех. По-видимому, перечисленные выше различия в структуре ГЭБ птиц и млекопитающих являются характерными для класса птиц и класса млекопитающих.

Так же нами отмечены изменения в клетках ГЭБ на электронно-микроскопическом уровне, происходящие в период повышения их функциональной активности. Так, в этих случаях ядерная оболочка перицита становится извилистой, ядро укрупняется, а в цитоплазме выявляются крупные гетерогенные осмиофильные темные фаголизосомы. На люминальной поверхности эндотелиоцитов образуются выросты и выпячивания.

Ультраструктура сосудистых тел желудочков мозга и гематоликворного барьера животных

У изученных животных к сосудистым телам (покрышкам) желудочков мозга можно отнести сосудистое тело четвертого желудочка, сосудистое тело третьего желудочка и сосудистые тела боковых желудочков. Несмотря на анатомическую разобщенность данных отделов, мы склонны к мнению, что функционально они представляют собой единую структуру.

Сосудистое тело четвертого желудочка имеет вид треугольной пластинки, прилегающей к каудальному мозговому парусу. Сосудистое тело третьего желудочка входит в состав гипоталамуса, имеет вид тонкой пластинки, лежащей под сводом мозга между зрительными буграми. Через межжелудочковые отверстия оно соединяется с сосудистыми телами боковых желудочков. Последние в составе боковых желудочков мозга занимают центральное положение, заходя в их височные рога.

Установлено, что сосудистые тела по сути представляют ворсинчатые образования. С наружи их покрывает однослойный эпителий. В их основе лежит соединительная ткань, с проходящими в ней нервными волокнами и

сеть кровеносных сосудов, включающую сосудистые элементы терминального русла. По нашему мнению, наличие нервных волокон в составе сосудистых тел указывает на участие нервной системы в регуляции их деятельности.

Каждая ворсинка сосудистого тела содержит кровеносный капилляр, выстланный фенестрированными эндотелиальными клетками. При помощи электронной микроскопии нами было установлено, что в ворсинках встречается несколько типов капилляров, отличающихся по своей морфологии.

Первый тип – тонкостенные капилляры не имеющие сопровождения перицитов. Их стенка состоит из одного слоя светлых вытянутых эндотелиальных клеток, контактирующих при помощи плотных контактов и лежащих на слабо выраженной тонкофибриллярной базальной мембране. Плотные контакты местами переходят в контакты по типу "замка". Однако Л. В. Васина, Т. Д. Власов, Н. Н. Петрищев (2017) отмечают сильное развитие базальной мембраны в капиллярах сосудистых тел. По нашему мнению, наличие капилляров, устроенных по первому типу, в составе гематоликворного барьера подтверждает, что основной его составляющей являются эндотелиоциты.

Второй тип – капилляры, окруженные слоем вытянутых клеток-перицитов. Между перицитами и эндотелиальными клетками располагается тонкая базальная мембрана, получающая большее развитие, чем в капиллярах первого типа. В светлой цитоплазме перицитов, окружающих капилляр, выявляется небольшое число органелл и умеренное количество пиноцитозных пузырьков.

Третий тип – капилляры, окруженные толстой «муфтой» из нескольких замурованных между листками расщепленной толстой базальной мембраны перицитов. Клетки эндотелия данных капилляров лежат на толстой плотной базальной мембране. Перициты по структуре напоминают миофибробласты, так как в их цитоплазме на больших увеличениях хорошо просматриваются тончайшие микрофиламенты. На внутренних мембранах перицитов располагается множество пиноцитозных пузырьков, расположенных как в сторону окружающей соединительной ткани, так и со стороны эндотелиоцитов.

В цитоплазме эндотелиоцитов всех типов капилляров определяется множество мелких и крупных пузырьков, в том числе и множество пиноцитозных пузырьков.

Установлены изменения в клетках данных капилляров при увеличении их функциональной активности. Так, эндотелиоциты, вытянутые в состоянии покоя вдоль хода сосуда, в фазе функциональной активности выбухают внутрь его просвета. Особенно это заметно в области ядра. За счет таких изменений они становятся «высокими» вглубь сосуда, по-видимому увеличивая всасывающую поверхность. Последняя, также увеличивается за счет образования цитоплазматических выростов, направленных в сторону просвета сосуда.

Также в цитоплазме эндотелиоцитов и перицитов увеличивается количество округлых электроноплотных митохондрий. Клетки

гипертрофируются, цитоплазма становится электроплотной из-за увеличения микрофиламентов, полирибосом и пиноцитозных пузырьков. При больших увеличениях хорошо видно утолщение базальной мембраны сосуда за счет ее разрыхления.

В цитоплазме на внутренних клеточных мембранах апикальных частей эпителиальных клеток, покрывающих наружную поверхность сосудистых тел, в период их функциональной активности, мы не обнаружили признаков пиноцитоза. При этом цитоплазма базальной части клетки содержала большое количество пузырьков и везикул разных размеров. В этой части цитоплазмы обращало на себя внимание расширение каналов гранулярного эндоплазматического ретикулума и превращение их в вакуоли, содержащие хлопьевидное вещество при большом скоплении митохондрий с темным матриксом, то есть с большой затратой энергии. В период функциональной активности апикальная часть цитоплазмы данных клеток также становится электроплотной, а микроворсинки сплетаясь, формируют лабиринтообразные структуры. В составе последних, вероятно, содержится выработанный клетками ликвор.

Таким образом, проанализировав ультраструктурную организацию сосудистых тел желудочков мозга, мы пришли к выводу, что к структурам, образующим гематоликворный барьер у животных, относятся: капилляр висцерального типа с фенестрированными эндотелиоцитами, его непрерывная базальная мембрана, соединительнотканые элементы толщи ворсинки сосудистого тела, кубический эпителий и его непрерывная базальная мембрана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основная цель проведенного нами исследования – изучение особенностей морфологии и васкуляризации головного мозга птицы и млекопитающих. Перед нами стояли задачи: установить основные морфометрические показатели головного мозга курицы домашней, кролика домашнего, лошади домашней, быка домашнего, козы домашней, овцы домашней, собаки домашней, кошки домашней, свиньи домашней, кабана центральноевропейского и рыси евразийской; изучить особенности строения системы полостей головного мозга данных животных; установить закономерности гистоструктуры и ультраструктуры сосудистых тел желудочков головного мозга; установить закономерности ультраструктурной организации гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у животных. Цель исследования достигнута, а все задачи выполнены.

Установлено, что в морфологии головного мозга птицы и млекопитающих, включая формирование экстрамурального и распределение внутриоргана кровеносного русла, гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров, имеются общие закономерности структурирования, отражающие их филогенетическую близость. Установлены показатели массы головного мозга и его частей. На основе полученных данных мы пришли к выводу, что индекс церебрализации и коэффициент энцефализации могут быть признаны объективными для сравнительной характеристики интеллектуальных способностей животных. Установлено, что

основными источниками кровоснабжения головного мозга у большинства животных являются сонные и позвоночные артерии, формирующие каротидный и вертебральный бассейны кровоснабжения. Однако у овцы домашней, свиньи домашней и кабана в кровоснабжении мозга принимает участие только каротидный бассейн. У парнокопытных и рыси евразийской в области основания головного мозга обнаружено наличие интрадуральной чудесной артериальной сети, имеющей выраженные видовые закономерности синтопии и морфометрических параметров. Определена морфология гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров у изученных животных. Показано, что в состав первого входят капилляры соматического типа, а второго – фенестрированные терминальные кровеносные сосуды.

В результате проведенных исследований мы пришли к следующим выводам:

1. В морфологии головного мозга птицы и млекопитающих, включая формирование экстрамурального и распределении внутриорганного кровеносного русла, гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров, имеются общие закономерности структурирования, отражающие филогенетическую близость классов гомойотермных животных.

2. Разработаны: методика морфометрической оценки показателей массы головного мозга после его фиксации в 4,0% растворе формальдегида; методика изучения системы полостей мозга животных; методики изучения кровеносной системы головного мозга птицы и млекопитающих; методика изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных; методика двухсторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных; способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных.

3. Курица домашняя – лиссэнцефальное животное: для нее характерен зауропсидный тип строения головного мозга. Преобладающее развитие получает передний мозг. Плащ большого мозга несет одну борозду – *vallecula*, имеется двуххолмие с оптическими буграми. Новая кора, мозговой мост и мозолистое тело отсутствуют. Боковые доли мозжечка представлены парными клочками. У млекопитающих филогенез головного мозга детерминирован приоритетным развитием новой коры, формированием мозгового моста, полушарий мозжечка и каудальных бугров четверохолмия. Плащ большого мозга у них несет постоянные Сильвиеву, пограничную, поясную и коллозальную борозды. Каждому виду из отряда млекопитающих присущи особые закономерности их синтопии.

4. Масса головного мозга у изученных животных в среднем равна: у курицы домашней – $3,12 \pm 0,31$ г; у кролика домашнего – $10,85 \pm 1,07$ г; у лошади домашней – $488,36 \pm 46,79$ г; у свиньи домашней – $108,36 \pm 10,72$ г; у кабана центральноевропейского – $123,51 \pm 11,96$ г; у быка домашнего – $438,69 \pm 42,76$ г; у козы домашней – $131,12 \pm 12,87$ г; у овцы домашней – $110,87 \pm 10,98$ г; у собак крупных пород – $118,12 \pm 11,77$ г; у собак средних пород – $82,31 \pm 8,09$ г; у собак малых пород – $50,16 \pm 4,97$ г; у кошки домашней – $22,37 \pm 2,13$ г; у рыси евразийской – $98,26 \pm 9,36$ г.

5. У птицы и млекопитающих ни абсолютные, ни относительные морфометрические параметры головного мозга не являются критериями оценки когнитивных способностей животных. Индекс церебрализации и коэффициент энцефализации могут быть признаны объективными для сравнительной характеристики интеллектуальных способностей животных. Индекс церебрализации у птицы составляет 0,005, у парнокопытных в среднем равен 0,096-0,420 у лошади домашней достигает 0,551, у кролика домашнего не превышает 0,018, а у хищных равен 0,128-0,491. Коэффициент энцефализации наибольший у собак малых пород и составляет 1,028, средние показатели от 0,824 до 0,436 характерен для козы, овцы, кошки, рыси евразийской и кабана центральноевропейского, а наименьший от 0,369 до 0,166 присущ кролику, свинье домашней и курице.

6. Основными источниками артериальной васкуляризации головного мозга птиц, парнокопытных, непарнокопытных, зайцеобразных и хищных животных являются сонные и позвоночные артерии, формирующие каротидный и вертебральный бассейны кровоснабжения. Только у млекопитающих сонные артерии образуют артериальное кольцо (Виллизиев круг), отсутствующее у птицы. На сектор каротидного бассейна у птицы приходится 84,47%, а на вертебральный сектор – 15,53% объема крови, поступающей к мозгу. У быка домашнего, зааненской козы эти параметры соответственно равны: 85,49 и 14,51%; 86,22 и 13,78%. Для хищных млекопитающих они составляют: у собаки домашней в среднем 73,53 и 26,47%; у рыси евразийской – 74,30 и 25,70%; у кошки домашней – 74,54 и 25,45%. У кролика они составляют 68,39 и 31,07%, а у лошади – 80,41 и 19,59%. У овцы домашней, свиньи домашней и кабана центральноевропейского в кровоснабжении головного принимает участие только каротидный бассейн.

7. У кролика, лошади, собаки, кошки и рыси на базальной поверхности продолговатого мозга располагается анастомоз ромбовидной формы, формирующийся ветвями позвоночных артерий. Ростральный угол соустья переходит в базилярную артерию, а каудальный – в вентральную спинномозговую артерию. Ранее у животных он не был описан. Наличие анастомоза обеспечивает распределение кровотока как в шейном отделе спинного мозга, так и в ромбовидном мозге. При этом морфологически обеспечивается возможность перераспределения потоков крови между каротидным и вертебробазиллярным бассейнами. Отсутствие подобной структуры у парнокопытных связано с тем, что их базилярная артерия образуется за счет ветвей затылочных артерий, имеющих каротидное происхождение.

8. У исследованных животных сонная артерия относится к сосудам мышечно-эластического типа. Базилярная артерия парнокопытных является сосудом смешанного типа, а у лошади и исследованных хищных животных – сосудом мышечного типа, что детерминировано источниками их образования. Базилярная артерия у парнокопытных имеет каротидное происхождение, а у других исследованных животных – вертебральное. Толщина стенки мозговой сонной артерии у парнокопытных в среднем равна $304,03 \pm 28,66$ мкм, доля меди в ней составляет 63,17%; у непарнокопытных эти параметры для

внутренней сонной артерии соответственно равны $273,84 \pm 25,98$ мкм и $68,45\%$; для хищных они составляют $221,20 \pm 21,06$ мкм и $52,14\%$ а для зайцеобразных $65,27 \pm 5,93$ мкм и $43,83\%$.

9. Суммарный диаметр просвета кровеносных сосудов, образующих чудесную сеть, в значительной степени превышает суммарный диаметр эфферентных мозговых сонных артерий. Установленная закономерность детерминирует возможность регулирования скорости кровотока в каротидной системе артерий, проникающих к тканям головного мозга. Так, у быка домашнего скорость кровотока может увеличиваться в 3,86 раза в сравнении с изначальной, у козы домашней – в 3,79 раза, у рыси евразийской – 2,98 аза, у романовской овцы – в 2,82 раза, у свиньи домашней – в 1,51 раза и у кабана центральноевропейского – в 1,46 раза.

10. У парнокопытных и рыси евразийской в области основания головного мозга располагается интрадуральная чудесная артериальная сеть, с выраженными видовыми закономерностями синтопии и морфометрических параметров. Её функциями являются регуляция параметров гемодинамики, включая коллатеральный кровоток, термообмен, а, возможно, и транспорта гормонов гипофиза. У млекопитающих, лишенных чудесной артериальной сети основания головного мозга, регулирование гемодинамики осуществляется интракраниальной частью внутренней сонной артерии, а термообмен у лошади домашней – за счет ее синтопических отношений с воздухоносным мешком, сформированным расширением перепончатой части слуховой трубы. Объем чудесной артериальной сети основания головного мозга быка домашнего составил $29,18 \pm 2,61$ см³, у козы зааненской породы – $8,53 \pm 0,76$ см³, у кабана центральноевропейского – $6,84 \pm 0,57$ см³, у свиньи домашней – $6,43 \pm 0,51$ см³, а у рыси евразийской – $5,76 \pm 0,49$ см³.

11. Полости головного мозга птицы и млекопитающих имеют аналогичное строение и синтопию. Они представлены четвертым желудочком мозга, мозговым водопроводом, третьим и парными боковыми желудочками мозга. Вместе с тем, для этих образований у птицы и млекопитающих присущи выраженные видовые закономерности морфологии. У птицы мозговой водопровод имеет значительный внутренний диаметр, полость третьего желудочка приближается по форме к двояковогнутому диску, а боковые желудочки слабо развиты. У млекопитающих полости боковых желудочков обширны. Они включают в себя центральные части, ростральные, каудальные и вентральные рога. Ростральные из них соединяются с желудочками обонятельных лукович, а вентральные простираются в височные доли полушарий конечного мозга.

12. Гематоэнцефалический барьер представляет собой совокупность гистологических структур, обеспечивающих избирательный двунаправленный поток веществ между кровью и тканями головного мозга. У птиц и млекопитающих он формируется аналогичными структурами: эндотелиоцитами капилляров соматического типа, непрерывной базальной мембраной, разрозненно лежащими перицитами и астроцитами, формирующими на отдельных участках капилляра «муфты». У птиц астроциты контактируют с

базальной мембраной капилляра исключительно за счет ножек, а у млекопитающих – еще и за счет поверхности тела астроцита.

13. У птицы и млекопитающих в желудочках головного мозга располагаются сосудистые тела. Они формируются складками мягкой мозговой оболочки, приносящими и выносящими кровеносными сосудами, включая звенья гемомикроциркуляторного русла. Сосудистые тела снабжены ворсинками, покрытыми кубическим эпителием. Каждая из них содержит сосудистую петлю, сформированную капилляром фенестрированного типа трех видов. В стенке капилляров первого вида отсутствуют перициты; стенка капилляров второго вида они имеются, а для капилляров третьего вида характерно наличие монослоя, сформированного несколькими перицитами. Сосудистые тела обеспечивают синтез и поток ликвора по полостям мозга.

14. К структурам, образующим гематоликворный барьер у животных, относятся: капилляр висцерального типа с фенестрированными эндотелиоцитами, его непрерывная базальная мембрана, соединительнотканые элементы толщи ворсинки сосудистого тела, кубический эпителий и его непрерывная базальная мембрана.

Практические предложения и рекомендации производству

Полученные данные о морфологии и васкуляризации головного мозга животных используются в учебном процессе и при проведении научно-исследовательской работы в ряде высших учебных заведений РФ. Разработанные методики морфометрической оценки показателей массы головного мозга после фиксации его в 4,0% растворе формальдегида, изучения системы полостей мозга животных, изучения кровеносной системы головного мозга птицы и млекопитающих, изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных, двухсторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных, изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных, являются легко исполнимыми и универсальными. Они рекомендуются к использованию в качестве базовых при проведении научно-исследовательской работы, касающейся морфологии и васкуляризации головного мозга.

Установленные закономерности рекомендуем использовать в лабораториях, изучающих филогенез и онтогенез центральной нервной системы, морфологию и физиологию головного мозга млекопитающих и птиц, при проведении научно-исследовательской работы по изучению проницаемости гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров, изучению видовой, сравнительной и породной морфофизиологии и патоморфологии головного мозга животных. Они являются основополагающими источниками информации при проведении диагностических, профилактических и лечебных мероприятий, а также при изучении патогенеза различных заболеваний, связанных с нарушением мозгового кровообращения.

Фактический материал диссертации по морфологии головного мозга животных рекомендуем использовать при написании соответствующих разделов учебников и учебных пособий по анатомии и физиологии животных, а

также при составлении атласов по анатомии головного мозга млекопитающих и птицы.

Перспективы разработки темы

Результат проведенного исследования – установлены закономерности морфологии головного мозга, его экстра- и интрамуральной васкуляризации, гисто- и ультраструктура гематоэнцефалического и гематоликворного барьеров. Дальнейшие исследования по обозначенной тематике видятся в изучении: сравнительной морфологии отдельных структур головного мозга в связи с когнитивными возможностями животных; геронтологических закономерностей васкуляризации отделов головного мозга, как предрасполагающих факторов в возникновении ишемических и геморрагических инсультов; определении степени проницаемости лекарственных и токсических препаратов, вирусов и микроорганизмов через гематоэнцефалический и гематоликворный барьеры; морфологии сосудистых тел полостей головного мозга животных с целью познания патогенеза нарушений синтеза, транспорта и утилизации цереброспинальной жидкости.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ

1. Прусаков, А. В. Основные источники кровоснабжения головного мозга кролика / А. В. Прусаков // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2013. – № 2. – С. 24 – 25.
2. Прусаков, А. В. Морфологические особенности артериальной системы головного мозга дикого кабана / А. В. Прусаков // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2014. – № 3. – С. 263 – 265.
3. Прусаков, А. В. Особенности анатомии артериального русла головного мозга козы зааненской породы / А. В. Прусаков // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. – 2014. – № 1. – С. 13 – 16.
4. Прусаков, А. В. Морфология основных источников кровоснабжения головного мозга быка домашнего / А. В. Прусаков // Международный вестник ветеринарии. – 2014. – №1. – С. 60 – 64.
5. Прусаков, А. В. Позвоночная артерия как один из путей кровоснабжения головного и спинного мозга таксы / А.В. Прусаков, С.В. Вирунен // Международный вестник ветеринарии. – 2014. – №2. – С. 63 – 66.
6. Прусаков, А. В. Особенности рентгеноанатомии артериального сосудистого русла головного мозга таксы / А. В. Прусаков // Ученые записки КГАВМ им. Н.Э. Баумана – 2014. – т.218. – С. 215-220.
7. Прусаков, А. В. Морфология артериальных анастомозов основания головного мозга рыси евразийской / А. В. Прусаков // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2015. – № 2. – С. 380 – 383.
8. Прусаков, А. В. Артериальная система головного мозга английского бульдога / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленевский, М.В. Щипакин и др. // Ученые записки КГАВМ им. Н.Э. Баумана. – 2015. – т.222(2). – С. 191 – 195.
9. Прусаков, А. В. Пути образования, особенности хода и ветвления основной артерии мозга у собак породы бассетхаунд/ А. В. Прусаков //

Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2015. – № 3 – С. 254 – 256.

10. Прусаков, А. В. Методика посмертного анатомического изучения артериальной системы головного мозга у животных / А. В. Прусаков // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. – 2016. – № 2 – С. 123 – 127.

11. Прусаков, А. В. Методика изучения артериального русла птиц / А.В. Прусаков, М.В. Щипакин, С.В. Вирунен и др. // Международный вестник ветеринарии. – 2017. – № 1 – С. 34 – 36.

12. Прусаков, А. В. Гистологическое строение внутренних сонных артерий и их ветвей у кошки и собаки / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленевский // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 2 – С. 107 – 112.

13. Прусаков, А. В. Пути образования и морфология источников артериального кровоснабжения головного мозга кошки домашней/ А.В. Прусаков, Н. В. Зеленевский// Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2017.- №3 – С. 8 – 11.

14. Прусаков, А. В. Синтопия артерий головного мозга лошади / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленевский // Иппология и ветеринария. – 2017. – № 4 – С. 13 – 16.

15. Прусаков, А. В. Основные борозды полушарий большого мозга лошади / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 1 – С. 9 – 11.

16. Прусаков, А. В. Методика изучения полостей мозга животных / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленевский // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 4 – С. 53 – 56.

17. Прусаков, А. В. Артериальное кровоснабжения и морфология головного мозга курицы домашней / А.В. Прусаков, Н.В. Зеленевский // Иппология и ветеринария. – 2018. – № 4 – С. 61 – 64.

18. Прусаков, А. В. Источники формирования чудесной артериальной сети основания головного мозга у парнокопытных / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский // Иппология и ветеринария – 2019. – № 3 – С. 117-121.

*Статьи в изданиях, индексируемых в международной базе цитирования
Web of Science*

19. Прусаков, А. В. Ультраструктура гематоэнцефалического барьера курицы/ А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский, М. В. Щипакин, К. В. Племяшов, Д. С. Былинская // Ветеринария. – 2019. – №8. – с.45-48.

Статьи в других изданиях

20. Прусаков, А. В. Основные источники кровоснабжения головного мозга кошки европейской / А. В. Прусаков // Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини: Збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії. – РВВ ХДЗВА., 2013. – Випуск 26, ч.2 «Ветеринарні науки». – С. 60 – 61.

21. Прусаков, А. В. Основные источники кровоснабжения органов головы у овцы романовской породы / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 2 – С. 94 – 97.

22. Прусаков, А. В. Основные источники артериального кровоснабжения головного мозга козы зааненской породы / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 2 – С. 89 – 94.
23. Прусаков, А. В. Особенности морфологии артериального кольца основания головного мозга (Виллизиева круга) и отходящих от него ветвей у свиньи породы ландрас / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 3 – С. 131 – 134.
24. Прусаков, А. В. Позвоночная артерия как один из путей кровоснабжения головного мозга у козы зааненской породы / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 4 – С. 78 – 80.
25. Прусаков, А. В. Морфология источников кровоснабжения головного мозга быка домашнего / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2013. – № 4 – С. 74 – 77.
26. Прусаков, А. В. Морфология основных источников кровоснабжения большого мозга таксы / А. В. Прусаков // Иппология и ветеринария. – 2014. – № 1 – С. 104 – 108.
27. Прусаков, А. В. Основные источники васкуляризации ромбовидного мозга быка домашнего / А. В. Прусаков // Материалы международной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ. – СПб, 2014. – С. 66 – 68.
28. Прусаков, А. В. Особенности васкуляризации спинного мозга у немецкой овчарки / А.В. Прусаков, М.В. Щипакин, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская // Аграрная наука: поиск, проблемы, решения: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, доктора сельскохозяйственных наук, профессора В.М. Куликова. – Волгоград, 2015. – С. 293-296.
29. Прусаков, А. В. Основные морфометрические показатели головного мозга домашних животных / А. В. Прусаков // Молодые ученые – науке и практике АПК: Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых. – Витебск, 2018 – С. 72 – 73.
30. Прусаков, А. В. Особенности васкуляризации ромбовидного мозга немецкой овчарки / А. В. Прусаков // Актуальные вопросы морфологии и биотехнологии в животноводстве: Материалы международной научно-практической конференции, посвященная 100-летию со дня рождения профессора О. П. Стуловой. – Кинель, 2015 г. – С. 47 – 50.
31. Прусаков, А. В. Пути артериального кровоснабжения головного мозга ягнят романовской породы / А. В. Прусаков // Материалы II Международного Ветеринарного Конгресса VETistanbul Group-2015. – СПб, 2015. – С. 350 – 351.
32. Прусаков, А. В. Методика изучения артериального русла у животных/ А. А. Грибова, А. В. Прусаков//Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны». – СПб, 2016. – С. 55 – 56.
33. Прусаков, А. В. Морфология головного мозга у некоторых представителей семейства свиней/А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский // Актуальные проблемы ветеринарии и интенсивного животноводства: Материалы национальной научно-практической конференции, посвященной 80-

летию со дня рождения заслуженного работника высшей школы РФ, почетного профессора Брянской ГСХА, доктора ветеринарных наук, профессора Ткачева А.А. – Брянская область, 2018 – С. 33 – 36.

34. Прусаков, А. В. Морфология головного мозга хищных млекопитающих / А. В. Прусаков // Инновационные тенденции развития Российской науки: Материалы XI Международной научно-практической конференции молодых ученых. – Часть 1. – Красноярск, 2018. – С. 83 – 86.

35. Прусаков, А. В. Источники кровоснабжения головного мозга свиньи породы ландрас / А. В. Прусаков // Материалы международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Знания молодых для развития ветеринарной медицины и АПК страны». – Санкт-Петербург, 2018 – С. 198 – 199.

36. Прусаков, А. В. Морфология головного мозга собаки/ А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский//Материалы национальной научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов СПбГАВМ. – Санкт-Петербург, 2018 г. – С. 93 – 95.

37. Прусаков, А. В. Основные борозды полушарий большого мозга домашних жвачных/А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский//Актуальные проблемы ветеринарной медицины: Сборник научных трудов № 150 – СПб.: Из-во ФГБОУ ВО СПбГАВМ, 2019. – С. 44-46.

38. Прусаков А. В. Морфология головного мозга представителей семейства Felidae / А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский//Актуальные проблемы ветеринарной морфологии и высшего зооветеринарного образования. Сборник трудов Национальной научно-практической конференции с международным участием. Издательство: ФГБОУ ВО МГАВМиБ– МВА имени К. И. Скрябина, Москва, 2019. – С. 20-23.

Учебники

39. Стекольников, А. А. Анатомия лошади : учебник для студентов вузов, обучающихся по специальности 36.05.01 Ветеринария (квалификация "ветеринарный врач"); по направлениям подготовки 36.03.01 ВСЭ (квалификация (степень) "бакалавр"); по направлению подготовки 36.03.02 Зоотехния (квалификация (степень) "бакалавр") / А.А. Стекольников, Ф.И. Василевич, Н.В. Зеленевский, И.Б. Дугучиев, М.В. Щипакин, А.В. Прусаков; под общ. ред. Н.В. Зеленевского. – Санкт-Петербург : Проспект Науки, 2018. – 592 с. – ISBN 978-5-906109-78-1.

Монографии

40. Зеленевский, Н. В. «Анатомия рыси евразийской» Том 1 (Остеология, артрология, миология, ангиология) / Н.В. Зеленевский, М.В. Щипакин, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская, В.В. Шедько, Д.В. Васильев, Е.О. Чуркина// СПб.: НЧОУ ВПО «Национальный открытый институт, 2015. – 168 с.

Учебные пособия

41. Щипакин, М. В. Тесты по анатомии животных: Учебное пособие. / М.В. Щипакин, Н.В. Зеленевский, А.В. Прусаков, С.В. Вирунен, Д.С. Былинская// СПб.: Издательство «Лань», 2016. – 256 с.

Учебно-методические пособия

43. Прусаков, А. В. Неврология (часть первая): учебно-методическое пособие по анатомии животных для студентов 2 курса очного, очно-заочного и заочного отделений факультета ветеринарной медицины и факультета ветеринарно-санитарной экспертизы СПб/ А. В. Прусаков// Изд-во «Периферия», 2013 г. – 77 с.

43. Прусаков, А.В. Неврология (часть вторая): учебное пособие по анатомии животных для студентов 2 курса очной, очно-заочной и заочной форм обучения факультета ветеринарной медицины и очной формы обучения факультета ветеринарно-санитарной экспертизы/ А. В.Прусаков, М.В.Щипакин, Ю.Ю.Бартенева, С.В. Вирунен, Д.С.Былинская //СПб.: Изд-во «Периферия», 2014 г. – 89 с.

44. Прусаков, А. В. «Нервная система»: учебно-методическое пособие по анатомии животных предназначено для студентов 1 курса очной, очно-заочной (вечерней) и заочной форм обучения факультета ветеринарной медицины, факультета ветеринарно-санитарной экспертизы/ М.В.Щипакин, Н.В.Зеленевский, А. В.Прусаков, С.В.Вирунен, Ю.Ю.Бартенева, Д.С.Былинская, Д.В. Васильев//СПб.: Изд-во «Периферия», 2017 г. – 78 с.

Патенты

45. Прусаков, А. В. Способ изготовления рентгеноконтрастной массы для вазорентгенографии при посмертных исследованиях животных»/М. В. Щипакин, А. В. Прусаков, Д. С. Былинская, С. А. Куга// патент на изобретение RUS 2530159 от 16.04.2013.

46. Прусаков, А. В. Способ изготовления рельефных слепков коры и ствола головного мозга животных/ А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский, М. В. Щипакин, С. В. Вирунен, Д. С. Былинская// патент на изобретение RUS 2673386 от 9.10.2017.

47. Прусаков, А. В.Способ двусторонней ангиографии органов головы, головного мозга и шеи животных/ А. В. Прусаков, Н. В. Зеленевский, М. В. Щипакин, Ю. Ю. Бартенева, Д. В. Васильев// патент на изобретение RUS 2662189 30.10.2017.

Подписано в печать 11.11.2019
Формат 60x90/16. Объем 2,38 п. л. Тираж 110 экз. Заказ № 981
Гарнитура Миньон. Печать офсетная.
Отпечатано с готовых диапозитивов
в типографии «Периферия»