

<https://doi.org/10.33647/2074-5982-20-4-59-69>



ИММУНОГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕЙРОГЛИИ В СТРУКТУРАХ СРЕДОСТЕНИЯ НОВОРОЖДЁННОЙ КРЫСЫ

Е.И. Чумасов^{1,2,*}, Е.С. Петрова¹, Д.Э. Коржевский¹

¹ ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины»
197022, Российская Федерация, Санкт-Петербург, ул. Академика Павлова, 12

² ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины»
196084, Российская Федерация, Санкт-Петербург, ул. Черниговская, 5

Цель настоящей работы — сравнительно-морфологическое изучение разнообразия глиальных клеток в тканях и органах средостения новорожденных крыс с помощью иммуногистохимических маркеров. У крыс в возрасте 1 сут на фронтальных срезах через сердечно-лёгочный комплекс изучали иннервацию органов сердечно-сосудистой, пищеварительной и дыхательной систем (с помощью применения нейрального иммуногистохимического маркера белка PGP 9.5 и глиальных маркеров — GFAP и S100β). В органах средостения выявлены два типа глии: астроцитоподобные клетки и нейролеммоциты. Астроцитоподобные клетки имеют сходство с глией центральной нервной системы, нейролеммоциты или шванновские клетки — с глией периферической нервной системы. Одни обнаружены в нейропиле ауэрбахова ганглиозного сплетения энтеральной нервной системы пищевода, а другие — в ганглиях, микроганглиях, в крупных стволах и пучках нервных сплетений парасимпатического и симпатического отделов соматической и автономной нервной системы. Среди нейролеммоцитов в средостении выделены популяции: миелинообразующие шванновские клетки, нейролеммоциты немиелинизированных нервных волокон, нейролеммоциты пучков Ремака основного терминального синаптического сплетения, а также сателлитные или капсульные клетки нейроцитов интрамуральных ганглиев. Учитывая современное представление о значении глии для функционирования жизненно важных органов в норме, а также её влияние на сохранение целостности нервных структур при патологии, результаты настоящего исследования важны для проведения биомедицинских исследований по разработке новых способов терапии, направленных на изменение функционального статуса глиальных клеток, в будущем.

Ключевые слова: органы средостения, новорожденная крыса, глия, белок S100β, глиальный фибриллярный кислый белок, иммуногистохимия

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Финансирование: исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины».

Для цитирования: Чумасов Е.И., Петрова Е.С., Коржевский Д.Э. Иммуногистохимическое исследование нейроглии в структурах средостения новорожденной крысы. *Биомедицина*. 2024;20(4):59–69. <https://doi.org/10.33647/2074-5982-20-4-59-69>

Поступила 17.05.2024

Принята после доработки 05.06.2024

Опубликована 10.12.2024

IMMUNOHISTOCHEMICAL STUDY OF NEUROGLIA IN THE MEDIASTINUM STRUCTURES OF NEWBORN RATS

Evgenii I. Chumasov^{1,2,*}, Elena S. Petrova¹, Dmitry E. Korzhevskii¹

¹ Institute of Experimental Medicine
197022, Russian Federation, Saint Petersburg, Akademika Pavlova Str., 12

² Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine
196084, Russian Federation, Saint Petersburg, Chernigovskaya Str., 5

In this work, we conduct a comparative morphological study of the diversity of glial cells in the tissues and organs of the mediastinum of newborn rats using immunohistochemical markers. In rats aged 1 day, the innervation of the organs of the cardiovascular, digestive, and respiratory systems was studied in frontal sections through the cardiopulmonary complex (using the neural immunohistochemical protein marker PGP 9.5 and glial markers GFAP and S100 β). In the mediastinal organs (SRDS), two type of glia — astrocyte-like cells and neurolemmocytes — were revealed. Astrocyte-like cells are similar to the glia of the CNS, neurolemmocytes or Schwann cells are similar to the glia of the PNS. Some were found in the neuropil of the Aurbach's ganglionic plexus of the enteric nervous system of the esophagus, and others were detected in the ganglia, microganglia, in the large trunks, and bundles of the nerve plexuses of the parasympathetic and sympathetic divisions of the somatic and autonomic nervous system. Among the neurolemmocytes in the SRDS, the following populations were identified: myelin-forming Schwann cells, neurolemmocytes of unmyelinated nerve fibers, neurolemmocytes of the Remak fascicles of the main terminal synaptic plexus, as well as satellite or capsule cells of neurocytes of the intramural ganglia. According to the modern knowledge, glia plays an important role in the functioning of vital organs in the norm, as well as in the preservation of the integrity of neural structures in pathology. Therefore, the results obtained are important for biomedical research on the development of new therapies aimed at changing the functional status of glial cells.

Keywords: mediastinal organs, postnatal period of ontogenesis, glia, S100 β protein, glial fibrillary acidic protein, immunohistochemistry

Conflict of interest: the authors declare no conflict of interest.

Funding: the study was carried out within the framework of the state assignment of the Federal State Budgetary Scientific Institution “Institute of Experimental Medicine”.

For citation: Chumasov E.I., Petrova E.S., Korzhevskii D.E. Immunohistochemical Study of Neuroglia in the Mediastinum Structures of Newborn Rats. *Journal Biomed.* 2024;20(4):59–69. <https://doi.org/10.33647/2074-5982-20-4-59-69>

Submitted 17.05.2024

Revised 05.06.2024

Published 10.12.2024

Введение

Область средостения, в которой располагаются такие жизненно важные органы, как сердце, лёгкие, пищевод, лимфатические узлы, магистральные сосуды и трахея, имеет высокую степень иннервации. В литературе достаточно много работ: монографий, обзоров, статей, посвящённых иннервации разных органов и отделов пищеварительной, дыхательной и сердечно-сосудистой систем, в которых авторы описали свето- и электронно-микроскопически множество нервных структур: ганглиев, параганглиев, нервных сплетений, рецепторных нервных окончаний [5, 7, 9, 10, 18,

30]. В настоящее время для исследования иннервации органов начинают широко использоваться и современные иммуногистохимические методы, позволяющие селективно выявлять нервные аппараты различной медиаторной природы [4, 15]. В предыдущих наших исследованиях, выполненных с использованием ИГХ-маркеров [15, 17], была отмечена высокая концентрация нервных аппаратов в разных отделах средостения как у взрослых животных, так и в период раннего постнатального периода развития крысы [17]. Однако динамика развития глиальных клеток, их морфологическое разнообразие и функции

в ранний постнатальный период развития изучены недостаточно. Важность этого периода связана с тем, что у новорожденных млекопитающих происходит «переключение» оксигенации на малый круг с плацентарного, и изменяется циркуляция в камерах сердца.

Цель настоящей работы — сравнительно-морфологическое изучение разнообразия глиальных клеток в тканях и органах средостения новорожденных крыс с помощью иммуногистохимических маркеров.

Материалы и методы

Работа выполнена на крысах (самцах и самках) популяции линий Wistar в возрасте 1 сут постнатального развития (P1) (n=10). Крысы были получены из питомника «Рапполово» (Ленинградская обл.), содержались в стандартных условиях вивария. У новорожденных крыс выделяли комплекс органов, располагающихся в центральном средостении. При работе с животными соблюдали международные правила Европейского сообщества по гуманному обращению с экспериментальными животными. Исследование было одобрено Локальным этическим комитетом Института экспериментальной медицины. Материал фиксировали в р-ре цинк-этанол-формальдегида в течение 1 сут [10] и после обезвоживания в спиртах возрастающей концентрации и ксилоле заливали в парафин. Парафиновые срезы толщиной 5 мкм изготавливали на ротационном микротоме Pfm Rotary 3003 («PFM», Германия). На срезах после депарафинирования проводили иммуногистохимические реакции на глиальный фибриллярный кислый белок (GFAP), белок PGP 9.5 и белок S100β. Для выявления белка PGP 9.5 использовали поликлональные кроличьи антитела («Spring Bioscience», США). Для исследования клеток глии периферической нервной системы применяли ИГХ-реакции на белок

S100β и глиальный фибриллярный кислый белок (GFAP). В качестве первичных антител использовали кроличьи поликлональные антитела к белку S100β. Для выявления GFAP — моноклональные мышинные антитела (клон SPM 507) («Spring Bioscience», США). Для выявления нервных волокон применяли поликлональные кроличьи антитела к белку PGP 9.5 («Spring Bioscience», США). В качестве вторичных реагентов использовали реактивы из набора Reveal Polyvalent HRP DAB Detection System (SPD-015, «Spring Bioscience», США). Часть препаратов окрашивали толуидиновым синим по Нисслю и астровым синим. Для осуществления отрицательного контроля иммуногистохимических реакций на часть срезов вместо р-ра первичных антител наносили их разбавитель («Dako», Дания; сейчас — «Agilent», США). Анализ гистологических препаратов осуществляли с помощью микроскопа Leica DM 750 («Leica», Германия) и цифровой камеры Leica ICC 50 («Leica», Германия).

Результаты исследований

На гистологических срезах, сделанных через область центрального средостения новорожденной крысы, определяется ряд органов: сердце, ганглии, трахея и два главных бронха, фрагменты пищевода и лимфатических узлов, венозные и артериальные сосуды, ветви вагосимпатического и возвратного нервов, дольки формирующейся жировой ткани. Все эти структуры окружены рыхлой соединительной тканью (рис. 1). С помощью применения ИГХ-реакций на нейтральные и глиальные маркеры установлено, что в области средостения крыс выявляются ганглиозные сплетения, состоящие из нейтральных элементов холинергической и катехоламинергической природы и сопровождающей их глии. В разных участках соединительной ткани встречаются ганглии и микроганглии, островки и группы хромоаффинных клеток, фрагмен-

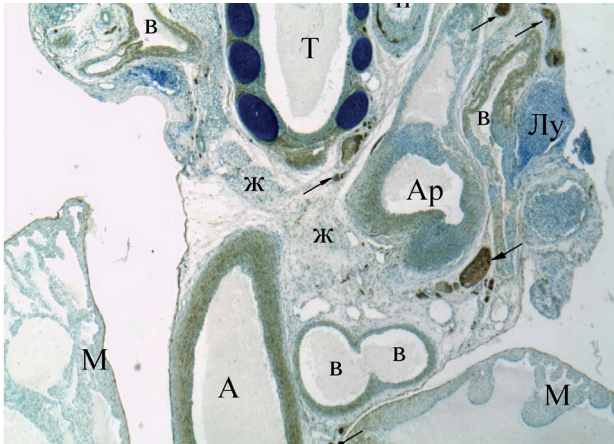


Рис. 1. Органы средостения новорождённой крысы. П — пищевод, Т — трахея, М — миокард ушек предсердий, ↑↑ — нервные стволы и пучки, В — вены, А — аорта, Ар — артерия; ЛУ — лимфатические узлы, Ж — дольки жировой ткани. Иммуногистохимическая реакция на белок PGP 9.5. Поокраска толуидиновым синим. Фиксация материала в р-ре цинк-этанол-формальдегида. Ув.: ×40.

Fig. 1. Organs of the mediastinum of a newborn rat. П — esophagus, Т — trachea, М — myocardium of the atrial appendages, ↑↑ — nerve trunks and bundles, В — veins, А — aorta, Ар — artery; ЛУ — lymph nodes, Ж — lobules of adipose tissue. Immunohistochemical reaction to PGP 9.5 protein. Toluidine blue. Fixation of the material in a zinc-ethanol-formaldehyde solution. Magn.: ×40.

ты крупных нервных стволиков и пучков, образующих различной степени плотности сплетения. Наиболее выраженными в средостении новорождённой крысы являются нервные стволы вагосимпатического и возвратного нервов, которые дают общие ветви, иннервируя тесно прилежащие друг к другу органы (рис. 1).

Использование нейростологического метода (окраска толуидиновым синим) и ИГХ-реакций позволило установить, что ганглии средостения состоят из нервных и глиальных клеток различной степени дифференцировки. У новорождённых животных с помощью ИГХ-реакции на S100β иммуноположительные глиальные клетки селективно выявляются в ганглиях, в нервных стволиках и пучках основного терминального нервного сплетения. Они определяются по чёрного цвета ядрам и коричневым тонам цитоплазме (рис. 2). В ганглиях, локализованных вблизи миокарда правого предсердия, можно видеть глиальные элементы — клетки-сателлиты.

Они располагаются разреженно среди нейробластов и молодых нейронов (рис. 2а). На рисунке прослеживается также отходящий от нервного узла тонкий тяж из нейролеммоцитов, который вместе с капилляром проникает в миокард. На рис. 2б представлен ганглий нервного сплетения аортально-пульмональной области. Единичные клетки-сателлиты округлой формы расположены в тесной связи с перикарионами нейронов, в то время как веретеновидной формы нейролеммоциты, располагаясь цепочками, находятся в тесных взаимоотношениях с многочисленными аксонами безмиелиновых нервных волокон эндоневрия пучков.

Как было отмечено, в средостении постоянно обнаруживаются фрагменты пищевода. В его мышечной оболочке, начиная со стадии P1, с помощью ИГХ-реакций на белок GFAP и S100β выявляется два типа глиальных клеток. Применение GFAP, характерного для астроцитов ЦНС, позволило выявить типичную иммунореактивность

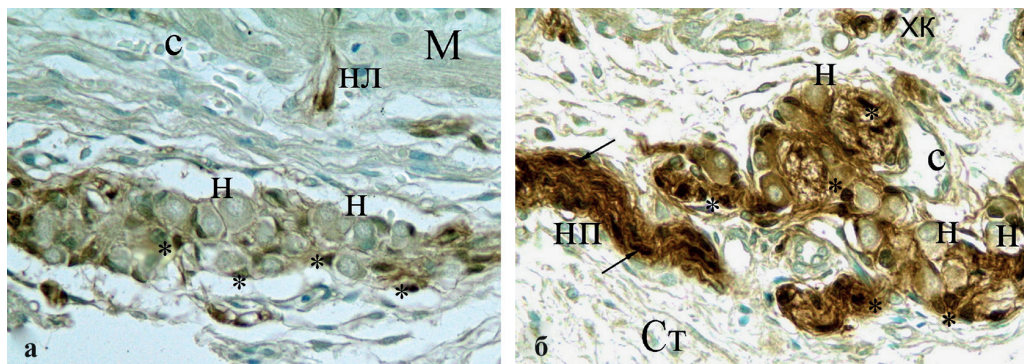


Рис. 2. Ганглии средостения новорождённой крысы. а — ганглий эпикардального сплетения вблизи миокарда предсердия, б — ганглий между пищеводом и трахеей. Н — нейроны, Нп — нервный пучок, * — клетки-сателлиты нейронов, ↑↑ — нейролеммоциты пучка нервных волокон, М — миокард, Нл — нейролеммоцитарный тяж; Ст — соединительная ткань, С — кровеносные сосуды, ХК — группа хромаффинных клеток. Иммуногистохимическая реакция на белок S100β, подкраска толуидиновым синим. Фиксация материала в р-ре цинк-этанол-формальдегида. Ув.: ×400.

Fig. 2. Mediastinal ganglia of a newborn rat. а — ganglion of the epicardial plexus near the atrium myocardium, б — ganglion between the esophagus and trachea. Н — neurons, Нп — nerve bundle, * — satellite cells of neurons, ↑↑ — neurolemmocytes of the nerve fiber bundle, М — myocardium, Нл — neurolemmocyte cord; Ст — connective tissue, С — blood vessels, ХК — group of chromaffin cells. Immunohistochemical reaction for S100β protein, staining with toluidine blue. Fixation of the material in a zinc-ethanol-formaldehyde solution. Magn.: ×400.

для астроцитарной глии в межмышечном ганглиозном сплетении пищевода, а также в некоторых нервных стволиках и пучках, где они находятся вместе с нейробластами в состоянии миграции в стенку пищевода. На рис. 3 видны фрагменты сплетения Ауэрбаха, состоящие из тяжей нейробластов, молодых нейронов и нервных волокон. В сплетениях видны также астроцитоподобные клеточные элементы. Их GFAP⁺ удлинённые тела и отростки, окрашенные в тёмно-коричневый цвет и собранные в виде обособленных мелких пучков, чётко выделяются среди общей массы нервно-волоконистых структур (рис. 3б, в). Подобные картины встречаются также внутри нейро-клеточных тяжей и пучков, расположенных в соединительной ткани, вблизи пищевода и бронхов (рис. 2). На рис. 3б видно, что пучки астроцитоподобных клеток тесно связаны с прилежащими к ним островками нейробластов (рис. 3а, б).

Обращает на себя внимание неравномерность концентрации нервных структур

в средостении у новорождённых. Наиболее чётко скопление нервных структур (нервных сплетений и ганглиев) определяется даже при малых увеличениях (×40), в правом предсердии, в области проводящего миокарда венозного синуса, а точнее — в синусном узле. В остальных местах предсердий встречаются лишь редкие тонкие терминальные разветвления нервных волокон, при этом в миокарде левого предсердия, а также желудочков они практически отсутствуют (рис. 4). В адвентиции стенок аорты, лёгочных артерий, полых и лёгочных вен, в тканях лёгких, формирующихся лимфатических узлах иннервация менее выражена по сравнению с пищеводом и главными бронхами.

Обсуждение результатов

Начиная с прошлого столетия, известна классификация глии периферической нервной системы (ПНС). Большой вклад в биологию развития нейроглиальных тканей был внесён отечественными учё-

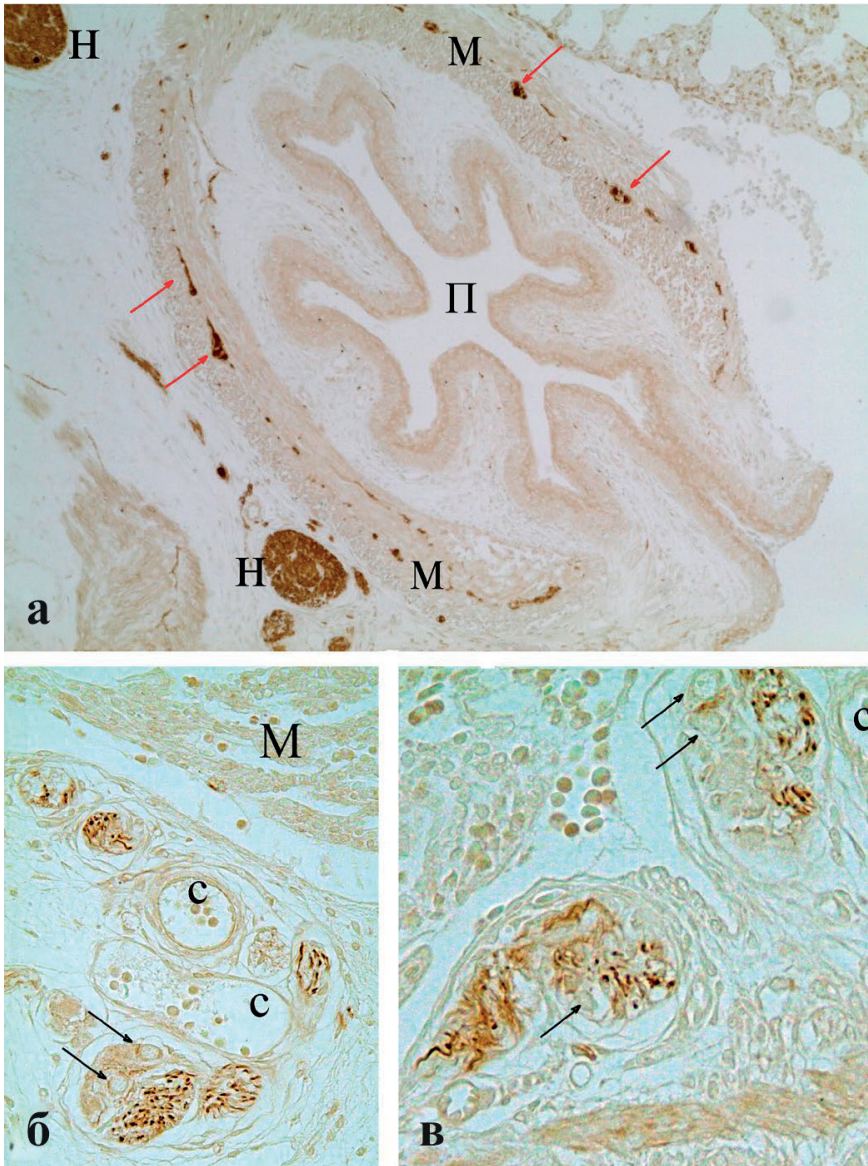


Рис. 3. Фрагменты пищевода новорождённой крысы: а — общий вид; б, в — нервные и глиальные элементы, мигрирующие по нервным стволикам в стенку пищевода, и тяжи нейробластов в соединительной ткани на границе между пищеводом и трахеей. П — полость пищевода; М — мышечный слой стенки пищевода; Н — нервные пучки; ↑↑ — ганглии ауэрбахова сплетения; ↑↑ — нейробласты; С — кровеносные сосуды. Иммуногистохимические реакции на PGP 9.5 (а), GFAP (б, в). Фиксация материала в р-ре цинк-этанол-формальдегида. Ув.: ×100 (а), ×400 (б, в).

Fig. 3. Fragments of the esophagus of a newborn rat: а — general view; б, в — nerve and glial elements migrating along the nerve trunks into the wall of the esophagus and neuroblast in the connective tissue at the border between the esophagus and trachea. П — esophageal cavity; М — muscle layer of the esophageal wall; Н — nerve bundles; ↑↑ — ganglia of Auerbach's plexus; ↑↑ — neuroblasts; С — blood vessels. Immunohistochemical reactions to PGP 9.5 (а), GFAP (б, в). Fixation of the material in a zinc-ethanol-formaldehyde solution. Magn.: ×100 (а), ×400 (б, в).

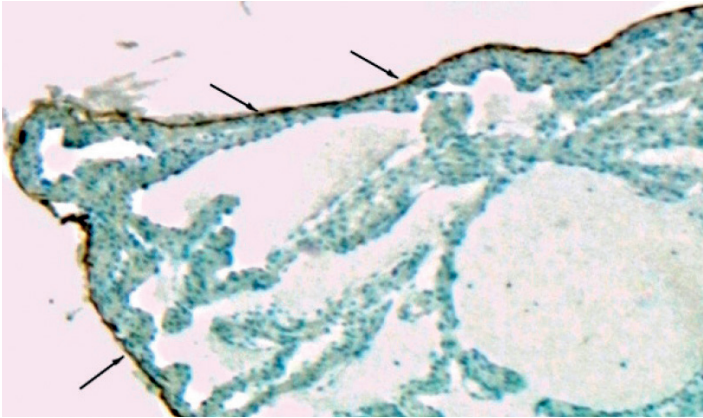


Рис. 4. Отсутствие нервных структур в ушке левого предсердия новорождённой крысы. Иммуногистохимическая реакция на белок PGP 9.5. ↑↑ — проэпикард. Подкраска толуидиновым синим. Фиксация материала в р-ре цинк-этанол-формальдегида. Ув.: ×400.

Fig. 4. Absence of nerve structures in the left atrial appendage of a newborn rat. Immunohistochemical reaction to PGP 9.5 protein. ↑↑ — proepicardium. Toluidine blue. Fixation of the material in a zinc-ethanol-formaldehyde solution. Magn.: ×400.

ными Н.Г. Хлопиным, А.А. Заварзиным, А.Г. Кнорре, В.П. Михайловым [1, 3, 8, 13]. В классификацию глиальной ткани к настоящему времени внесены уточнения [2, 11, 14]. К глии ПНС относят миелинообразующие и немиелинизирующие шванновские клетки или нейролеммоциты периферических нервов, их стволов, пучков нервных сплетений, сателлитную глию нейронов интрамуральных ганглиев, интерстициальные клетки Кахала и вспомогательные клетки сенсорных органов или рецепторов [27–29, 31].

Имеются данные о наличии нескольких типов глии в метасимпатической или энтеральной нервной системе (ЭНС) [16, 23, 25] и в лёгких некоторых позвоночных животных [32]. В литературе имеются оригинальные данные об относительно морфофункциональной характеристике метасимпатического или энтерального, в отличие от парасимпатического и симпатического, отделов ПНС [9]. На сегодня известно, что ЭНС по многим характеристикам является образованием, аналогичным мозгу ЦНС позвоночных животных, — первичным мозгом брюшной цепочки коль-

чатых червей [21]. Выяснилось, что в нём имеется два типа глии: астроцитоподобная, сходная с глией ЦНС, и шванновские клетки или нейролеммоциты АНС [16, 24, 25].

В предыдущей нашей работе, посвящённой иннервации толстого кишечника, в ауэрбаховом ганглиозном сплетении кишечной стенки человека и животных обнаружены только два типа глиальных клеток: астроцитоподобные, сходные с глией ЦНС, и шванновские клетки или нейролеммоциты, сходные с ПНС [16]. Оба типа глиальных тканей отличаются по клеточному строению, морфологическим особенностям, функциям, антигенным признакам и происхождению. По данным последних двух десятилетий, глия разных отделов ПНС развивается из разных источников (краниального, туловищного и крестцового нервных гребней) [25].

До недавнего времени функции нейроглии связывали в основном с поддержанием и обеспечением жизнедеятельности нейронов. Сегодня доказано, что нейроглия как позвоночных, так и беспозвоночных животных является многофункциональной

клеточной популяцией, её изучению уделяется большое внимание нейробиологов [12, 16, 19, 20]. Продолжают изучаться морфологические и функциональные особенности глиии всех отделов ПНС животных и человека, уточняется их классификация [14, 33]. Малоизученными остаются вопросы происхождения, развития и дифференцировки нейроглии в различных системах органов и тканей. Выясняется её роль при различных заболеваниях животных и человека.

В последние годы уделяется большое внимание глиальным тканям центральной, периферической и энтеральной нервных систем, пересматриваются взгляды на их происхождение, строение, функции. При этом бóльший интерес исторически отводится нейроглии ЦНС (астроцитам, олигодендроцитам и микроглии), чем глиии ПНС [10, 14, 16, 26].

Вопросы об иннервации органов грудной клетки, о морфологических особенностях и расположении ганглиев, медиаторном статусе их нейронов, о типах глиии, локализующейся в органах сердечно-сосудистой, дыхательной и пищеварительной систем животных и человека, мало изучены и обсуждаются лишь в отдельных обзорах [26]. Следует отметить, что данные о морфологии, развитии, происхождении и функциях глиии в средостении отсутствуют. В результате настоящего исследования с применением ИГХ-методов мы обнаружили в ЭНС пищевода GFAP⁺ астроцитоподобные клетки и несколько разновидностей S100β⁺ нейролеммоцитов. Ранее они были описаны нами в стенке кишки взрослых животных и человека при патологии [16]. Это согласуется с данными других исследователей [24, 25]. Две разновидности глиии, обнаруженные нами в средостении у новорождённых крыс в процессе миграции их клеточных элементов в стенку пищевода, также подтверждают эти наблюдения. GFAP⁺ плотные тяжи, состоящие из сильно удлинённых тел и отростков астроцитоподобных элементов,

и тяжи иммунонегативных к данному маркёру нейробластов были выявлены в нервных стволиках и пучках, направляющихся в межмышечную стенку пищевода, в места расположения формирующегося ганглиозного сплетения Ауэрбаха.

В настоящей работе показано, что нейроглиальные взаимоотношения уже достаточно хорошо выражены у новорождённых крыс. Глиальные клетки шванновского типа (в виде сегментов длиной от 50 до 200 мкм) обнаружены в пучках миелинизированных аксонов вагусного ствола, многочисленные веретеновидной формы нейролеммоциты немиелинизированных аксонов выявляются в стволах и пучках парасимпатических и симпатических нервных сплетений, одиночные клетки-сателлиты — вблизи и вокруг тел нейробластов и молодых нейронов ганглиев аортально-пульмональной области сердца и бронхов. Специализированную популяцию клеток отростчатой формы — нейролеммоцитов, которые некоторые авторы называют «клетками Кахаля» (interstitial cell of Cajal) [23], составляют элементы терминальных узкопетлистых сетей из волокон Ремака. Они представляют собой синцитиоподобные сети из цитоплазматических отростков нейролеммоцитов с заключёнными в них пакетами тончайших варикозных аксонов (от 10 до 50 и более), выполняющих функции дистантных синапсов (*en passant*). По мнению Б.И. Лаврентьева (1983), J.V. Furness и M.J. Stebbing (2018), «клетки Кахаля» участвуют в иннервации, главным образом, гладкой мышечной ткани стенок кишечного тракта, кровеносных сосудов, мочевого пузыря и др. [6, 21]. Этот тип нейроглиальных синаптических взаимоотношений в нашей работе обнаружен впервые с помощью применения ИГХ-методов в проводящем миокарде синусного узла и пучках Гиса, а также внутри формирующихся долек жировой ткани средостения с первых дней после рождения [17].

На основании анализа литературы и полученных фактов собственных наблюдений можно высказать предположение о нескольких источниках образования глии в средостении. S100β⁺ клетки нейролеммоцитарного ряда могут происходить из разных отделов мезодермы (париетального и висцерального листков): одни — из клеток эктомеzenхимы нервного гребня вагусного нерва ЭНС; другие — из эктомеzenхимы нервной трубки, на уровне спинного мозга (нейролеммоциты спинномозговых нервов).

Что касается астроцитоподобной глии средостения, клеточные элементы этой глии были нами обнаружены с помощью ИГХ-реакции на белок GFAP только в ауэрбаховом ганглиозном сплетении пищевода; в мейсснеровом сплетении они отсутствуют. Известно, что предшественники этой глии мигрируют в стенку кишки из нервного гребня (на уровне вагусного нерва) вместе с нейробластами, и, по нашему мнению, с леммобластами — предшественниками нейролеммоцитов ПНС. В настоящей работе морфологические признаки миграции и заселения нейроглиальных тяжей в стенку пищевода нам удалось обнаружить на стадии P1. Эти наблюдения подтверждают данные о том, что процессы гистогенеза и органогенеза продолжаются

в ЖКТ крысы и после рождения. Дискуссия на эту тему продолжает быть актуальной в литературе.

Закключение

С помощью применения глиальных иммуногистохимических маркеров (GFAP и белка S100β) в нервных структурах средостения выявлены два типа клеток: астроцитоподобные клетки с признаками глии ЦНС в стенке пищевода и нейролеммоциты, свойственные ПНС. Среди нейролеммоцитов в средостении выделены популяции: миелинообразующие шванновские клетки, нейролеммоциты немиелинизированных нервных волокон, нейролеммоциты пучков Ремака основного терминального синаптического сплетения, а также сателлитные или капсульные клетки нейроцитов интрамуральных ганглиев. Учитывая современное представление о значении глии для функционирования жизненно важных органов в норме, а также её влияние на сохранение целостности нервных структур при патологии, результаты настоящего исследования важны для проведения биомедицинских исследований по разработке новых способов терапии, направленных на изменение функционального статуса глиальных клеток, в будущем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | REFERENCES

1. Заварзин А.А. *Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Избранные труды. Т. III*. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1950. [Zavarzin A.A. *Ocherki po evolyutsionnoy gistologii nervnoy sistema. Izbrannye trudy. T. III [Essays on the evolutionary histology of the nervous system. Selected works. Vol. III]*. Moscow: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1950. (In Russian)].
2. Клишов А.А. *Гистогенез и регенерация тканей*. Л.: Медицина, 1984. [Klishov A.A. *Gistogenez i regeneratsiya tkaney [Histogenesis and tissue regeneration]*. Leningrad: Meditsina Publ., 1984. (In Russian)].
3. Кнорре А.Г. *Эмбриональный гистогенез*. Л.: Медицина, 1971. [Knorre A.G. *Embrional'nyu gistogenez [Embryonic histogenesis]*. Leningrad: Meditsina Publ., 1971. (In Russian)].
4. Коржевский Д.Э., Кирик О.В., Петрова Е.С., Карпенко М.Н., Григорьев И.П., Сухорукова Е.Г., Колос Е.А., Гиляров А.В. *Теоретические основы и практическое применение методов иммуногистохимии (руководство)*. СПб.: СпецЛит, 2014. [Korzhevskiy D.E., Kirik O.V., Petrova E.S., Karpenko M.N., Grigoriev I.P., Sukhorukova E.G., Kolos E.A., Gilyarov A.V. *Teoreticheskie osnovy i prakticheskoe primeneniye metodov immunogistokhimii (rukovodstvo) [Theoretical foundations and practical application of immunohistochemistry methods (guide)]*. Saint Petersburg: SpetsLit Publ., 2014. (In Russian)].
5. Куприянов В.В. *Морфологические закономерности периферической иннервации*. Кишинёв: Мин-во здравоохранения МССР, 1958. [Kupriyanov V.V. *Morfologicheskie zakonomernosti perifericheskoy innervatsii [Morphological patterns of peripheral innervations]*. Kishinev: Min-vo zdravookhraneniya MSSR, 1958. (In Russian)].

6. Лаврентьев Б.И. *Теория строения вегетативной нервной системы (сб. трудов)*. М.: Медицина, 1983. [Lavrentyev B.I. *Teoriya stroeniya vegetativnoy nervnoy sistemy (sb. trudov)* [The theory of the structure of the autonomic nervous system (collection of works)]. Moscow: Meditsina Publ., 1983. (In Russian)].
7. Лашков В.Ф. *Иннервация органов дыхания*. М.: Изд-во мед. лит-ры, 1963. [Lashkov V.F. *Innervatsiya organov dykhaniya* [Innervation of the respiratory organs]. Moscow: Izd-vo med. lit-ry, 1963. (In Russian)].
8. Михайлов В.П. Генетическая система тканей и их иерархическая таксономия. В кн.: *Тканевая биология*. Тарту: Изд-во ТГУ, 1980:3–14. [Mikhaylov V.P. Geneticheskaya sistema tkaney i ikh ierarkhicheskaya taksonomiya [Genetic system of tissues and their hierarchical taxonomy]. V kn.: *Tkanevaya biologiya* [In: *Tissue biology*]. Tartu: Izd-vo TGU, 1980:3–14. (In Russian)].
9. Ноздрачев А.Д. *Физиология вегетативной нервной системы*. Минск: Медицина, 1983. [Nozdrachev A.D. *Fiziologiya vegetativnoy nervnoy sistemy* [Physiology of the autonomic nervous system]. Minsk: Meditsina Publ., 1983. (In Russian)].
10. Ноздрачев А.Д., Чумасов Е.И. *Периферическая нервная система*. СПб.: Наука, 1999. [Nozdrachev A.D., Chumasov E.I. *Perifericheskaya nervnaya sistema* [Peripheral nervous system]. Saint Petersburg: Nauka Publ., 1999. (In Russian)].
11. Одицова И.А., Данилов Р.К. Учение о тканях — основа гистологии как триединой учебной и научной дисциплины. В кн.: *Вопросы морфологии XXI века*. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2021:17–25. [Odintsova I.A., Danilov R.K. Uchenie o tkanyakh — основа gistologii kak triedinoy uchebnoy i nauchnoy distsipliny [The study of tissues is the basis of histology as a triune educational and scientific discipline]. V kn.: *Voprosy morfologii XXI veka* [In: *Morphology issues of the 21st century*]. Saint Petersburg: Izd-vo DEAN, 2021:17–25. (In Russian)].
12. Хачатрян А.А., Ерофеева Л.М., Кутвицкая С.А. Роль нейроглии в функционировании нервной системы. *Успехи современного естествознания*. 2014;6:66–70. [Khachatryan A.A., Erofeeva L.M., Kutvitskaya S.A. Rol' neyroglii v funktsionirovaniy nervnoy sistemy [The role of neuroglia in the functioning of the nervous system]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya* [Advances in Current Natural Sciences]. 2014;6:66–70. (In Russian)].
13. Хлопин Н.Г. *Общегистологические и экспериментальные основы гистологии*. М.: Медицина, 1946. [Khlopin N.G. *Obshchegistologicheskie i eksperimental'nye osnovy gistologii* [General histological and experimental fundamentals of histology]. Moscow: Meditsina Publ., 1946. (In Russian)].
14. Чумасов Е.И. К вопросу о классификации тканей нервной системы позвоночных животных. *Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии*. 2015;4:224–230. [Chumasov E.I. K voprosu o klassifikatsii tkaney nervnoy sistemy pozvonochnykh zhivotnykh [On the issue of classification of tissues of the nervous system of vertebrates]. *Voprosy normativno-pravovogo regulirovaniya v veterinarii* [Issues of legal regulation in veterinary medicine]. 2015;4:224–230. (In Russian)].
15. Чумасов Е.И., Колос Е.А., Петрова Е.С., Коржевский Д.Э. *Иммуногистохимия периферической нервной системы*. СПб.: СпецЛит, 2020. [Chumasov E.I., Kolos E.A., Petrova E.S., Korzhevskiy D.E. *Immunogistokhimiya perifericheskoy nervnoy sistemy* [Immunohistochemistry of the peripheral nervous system]. Saint Petersburg: SpetsLit Publ., 2020. (In Russian)].
16. Чумасов Е.И., Майстренко Н.А., Ромашенко П.Н., Самедов В.Б., Петрова Е.С., Коржевский Д.Э. Патологические изменения глиальных клеток в энтеральной нервной системе толстой кишки при хроническом медленно-транзитном запоре. *Сибирский научный медицинский журнал*. 2023;43(6):191–202. [Chumasov E.I., Maystrenko N.A., Romashchenko P.N., Samedov V.B., Petrova E.S., Korzhevskiy D.E. Patologicheskie izmeneniya glial'nykh kletok v enteral'noy nervnoy sisteme tolstoy kishki pri khronicheskom medlenno-tranzitnom zapore [Pathological changes in glial cells in the enteric nervous system of the colon during chronic transitory constipation]. *Sibirskiy nauchnyy meditsinskiy zhurnal* [Siberian Scientific Medical Journal]. 2023;43(6):191–202. (In Russian). DOI: 10.18699/SSMJ20230624
17. Чумасов Е.И., Петрова Е.С. Нервные структуры органов средостения новорожденной крысы. *Морфология*. 2023;161(4):23–32. [Chumasov E.I., Petrova E.S. Nervnye struktury organov sredosteniya novorozhdennoy krysy [Nervous structures of the mediastinal organs of the newborn rat]. *Morfologiya* [Morphology]. 2023;161(4):23–32. (In Russian). DOI: 10.17816/morph.629184
18. Швалева В.Н., Сосунов А.А., Гуски Г. *Морфологические основы иннервации сердца*. М.: Наука, 1992. [Shvaleva V.N., Sosunov A.A., Guski G. *Morfologicheskie osnovy innervatsii serdtsa* [Morphological basis of heart innervations]. Moscow: Nauka Publ., 1992. (In Russian)].
19. Allen N.J., Barres B.A. Neuroscience: Glia — More than just brain glue. *Nature*. 2009;457(7230):675–677. DOI: 10.1038/457675a
20. Barres B.A. The mystery and magic of glia: A perspective on their roles in health and disease. *Neuron*. 2008;60(3):430–440. DOI: 10.1016/j.neuron.2008.10.013
21. Furness J.B., Stebbing M.J. The first brain: Species comparisons and evolutionary implications for the enteric and central nervous systems. *Neurogastroenterol. Motil*. 2018;30(2). DOI: 10.1111/nmo.13234
22. Grigorev I.P., Korzhevskii D.E. Modern imaging technologies of mast cells for biology and medicine (review). *Modern Tehnologies Med*. 2021;13(4):93–109. DOI: 10.17691/stm2021.13.4.10
23. Grundmann D., Loris E., Maas-Omlor S., Huang W., Scheller A., Kirchoff F., Schäfer K.H. Enteric glia: S100, GFAP, and beyond. *Anat. Rec. (Hoboken)*. 2019;302(8):1333–1344. DOI: 10.1002/ar.24128

24. Gulbransen B.D., Sharkey K.A. Novel functional roles for enteric glia in the gastrointestinal tract. *Nat. Rev. Gastroenterol. Hepatol.* 2012;9(11):625–632. DOI: 10.1038/nrgastro.2012.138
25. Pawolowski V., Schmidt M.H.H. Neuron-glia interaction in the developing and adult enteric nervous system. *Cells.* 2020;10(1):47. DOI: 10.3390/cells10010047
26. Reed C.B., Feltri M.L., Wilson E.R. Peripheral glia diversity. *J. Anat.* 2022;241(5):1219–1234. DOI: 10.1111/joa.13484
27. Rumessen J.J., Thuneberg L. Pacemaker cells in the gastrointestinal tract: Interstitial cells of Cajal. *Scand. J. Gastroenterol. Suppl.* 1996;216:82–94. DOI: 10.3109/00365529609094564
28. Rumessen J.J., Vanderwinden J.M., Horn T. Ulcerative colitis: Ultrastructure of interstitial cells in myenteric plexus. *Ultrastruct. Pathol.* 2010;34(5):279–287. DOI: 10.3109/01913121003770701
29. Rumessen J.J., Vanderwinden J.M., Hansen A., Horn T. Ultrastructure of interstitial cells in subserosa of human colon. *Cells Tissues Organs.* 2013;197(4):322–332. DOI: 10.1159/000346314
30. Saburkina I., Gukauskienė L., Rysevaite K., Brack K.E., Pauza A.G., Pauziene N., Pauza D.H. Morphological pattern of intrinsic nerve plexus distributed on the rabbit heart and interatrial septum. *J. Anat.* 2014;224(5):583–593. DOI: 10.1111/joa.12166
31. Sinegubov A., Andreeva D., Burzak N., Vasyutina M., Murashova L., Dyachuk V. Heterogeneity and potency of peripheral glial cells in embryonic development and adults. *Front. Mol. Neurosci.* 2022;15:737949. DOI: 10.3389/fnmol.2022.737949
32. Suarez-Mier G.B., Buckwalter M.S. Glial fibrillary acidic protein-expressing glia in the mouse lung. *ASN Neuro.* 2015;7(5):1759091415601636. DOI: 10.1177/1759091415601636
33. Verkhratsky A., Ho M.S., Parpura V. Evolution of neuroglia. *Adv. Exp. Med. Biol.* 2019;1175:15–44. DOI: 10.1007/978-981-13-9913-8_2

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ | INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Чумасов Евгений Иванович*, д.б.н., проф., ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины», ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины»;
e-mail: ua1ct@mail.ru

Evgenii I. Chumasov*, Dr. Sci. (Biol.), Prof., Institute of Experimental Medicine, Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine;
e-mail: ua1ct@mail.ru

Петрова Елена Сергеевна, к.б.н., ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины»;
e-mail: iemmorphol@yandex.ru

Elena S. Petrova, Cand. Sci. (Biol.), Institute of Experimental Medicine;
e-mail: iemmorphol@yandex.ru

Коржевский Дмитрий Эдуардович, проф. РАН, д.м.н., ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины»;
e-mail: iemmorphol@yandex.ru

Dmitry E. Korzhevskii, Prof. of the RAS, Dr. Sci. (Med.), Institute of Experimental Medicine;
e-mail: iemmorphol@yandex.ru

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author