МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДЕРЖАВНИЙ БІОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису

СКАЧКО СЕРГІЙ МИХАЙЛОВИЧ

УДК 636.98.09:611.34(043.3/.5)

ДИСЕРТАЦІЯ

МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАВНОГО КАНАЛУ ЄМЕНСЬКОГО ХАМЕЛЕОНА (*CHAMAELEO CALYPTRATUS*)

211 «Ветеринарна медицина»

Подається на здобуття ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

Скачко С.М.

науковий керівник:
Кущ Микола Миколайович
доктор ветеринарних наук

Харків – 2026

АНОТАЦІЯ

Скачко С.М. Морфологічна характеристика травного каналу єменського хамелеона (*Chamaeleo calyptratus*). – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття ступеня доктора філософії зі спеціальності 211 «Ветеринарна медицина». Державний біотехнологічний університет. Харків, 2026.

У дисертаційній роботі наведено нові результати комплексних морфологічних досліджень, метою яких було встановлення особливостей морфофункціональної організації травного каналу єменського хамелеона впродовж першого року постнатального періоду онтогенезу.

Під час виконання роботи використовували такі методи дослідження: анатомічне препарування; гістологічні; гістохімічні; морфометричні; математичні.

Стравохід єменського хамелеона у вигляді тонкої короткої трубки починався від ротоглотки, проходив в шийному вісцеральному просторі, в грудо-черевній порожнині переходив у шлунок. Шлунок мав циліндричну форму. Чітку межу між стравоходом і порожнім шлунком, а також між дванадцятипалою кишкою встановити було важко.

Тонкий відділ кишечника мав вигляд тонкої трубки приблизно однакового діаметру і розташований в каудовентральній частині грудочеревної порожнини. У його складі виділено три кишки: дванадцятипалу, порожню і клубову. Від порожньої дванадцятипала кишка відмежована місцем впадінням в неї вивідних протоків підшлункової залози і жовчної протоки. Порожня кишка утворювала U-подібну петлю і переходила у коротку клубову кишку, що впадала в ободову.

У товстому відділу було виділено дві кишки: ободову і пряму. Ободова кишка містилась в каудовентральній частині целому і мала випин –

дивертикул, що відповідав сліпій кишці. Пряма кишка мала менший діаметр, ніж ободова і була розташована вдовж осі тіла і переходила в клоаку.

Звертало на себе увагу повне або часткове забарвлення в чорний колір серозної оболонки кишечника, починаючи від дванадцятипалої кишки і закінчуючи прямою кишкою.

Поверхня слизової оболонки травного каналу хамелеонів мала суттєві особливості в різних ділянках. У стравоході вона мала кілька поздовжніх, майже паралельно розташованих складок, у шлунку – кілька товстих складок, що йшли в різних напрямках. У дванадцятипалій кишці вона утворювала тонкі поздовжні складки, які в порожній були більшими в кількості, тонкими і хвилястими. У клубовій кишці їх кількість і висота були меншими. Клубову і ободову кишку розділяла товста циркулярна складка – ілеоколічний клапан. Слизова оболонка ободової і прямої кишки мала кілька поздовжніх складок і розділялась циркулярною складкою. Слизова оболонка дивертикулу ободової кишки була гладкою, клоаки – мала кілька чітко виражених поздовжніх складок.

Порівняно з добовими, маса тіла хамелеонів 1-річного віку збільшилась в 185,9 раза. Найбільш інтенсивно вона збільшувалась упродовж другого і третього місяців. SVL (довжина ділянки тіла від кінчика носа до анального отвору) порівняно з добовими була більшою у 6,7 раза. Довжина травного каналу у особин 1-річного віку була більшою у 3,8 раза порівняно з добовими. Відношення довжини травного каналу до SVL найбільшим було до 1-місячного віку, надалі цей показник був меншим.

Із збільшенням маси і довжини тіла хамелеонів, збільшувалась і абсолютна маса їх шлунка і кишечника. На тлі значного збільшення абсолютної маси шлунка і кишечника з віком тварин (у 170,5 і 226,3 раза відповідно), їх лінійні показники збільшились у 5,1 раза.

У період з добового до 1-річного віку висота і ширина складок стравоходу хамелеонів збільшилась, відповідно – у 5,5 і 4,3 раза.

У складі стінки стравоходу, шлунка і кишечника єменського хамелеона було визначено три оболонки: слизову, м’язову і зовнішню, яка в ділянці шийного вісцерального простору була представлена адвентицію, а в межах целому – серозною оболонкою. У складі слизової оболонки було виявлено чотири шари: епітеліальний, власну пластинку, м’язову пластинку і підслизову основу. У м’язовій оболонці встановлено два шари – внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній.

Епітеліальний шар слизової оболонки краніальної частини стравоходу утворений одношаровим призматичним епітелієм, в якому встановлено два типи клітин – війчасті і келихоподібні. Під війками війчастих епітеліоцитів виявляли тонку слабо базофільну ниткоподібну структуру, яка представляла собою лінійне скупчення базальних тілець війок. Келихоподібні клітини містили слабо оксифільну масу секреторних слизових включень.

На відміну від краніальної ділянки стравоходу, слизова оболонка його середньої і каудальної частини мала особливості будови як епітеліального шару, так і власної пластинки. В епітеліальному шарі виявлено лише один тип клітин – епітеліоцити з мікроворсинками. На гістологічних препаратах, забарвлених за Маллорі, їх апікальні полюси, що займали від третини до половини висоти, в їх апікальних полюсах виявляли виражену фуксинофілію. В їх складі виявляли дрібнодисперсні секреторні гранули, що вказує на синтетичну активність та можливу роль у синтезі і накопиченні ферментів для обробки корму.

Наступною виявленою нами особливістю був спосіб розташування епітеліоцитів в складі епітеліального шару слизової оболонки. У його краніальній частини епітеліоцити були розміщені у формі суцільного шару приблизно однакової висоти. У його центральній і каудальній ділянках вони утворювали випини – структури, подібні до коротких ворсинок, або нагадували собою сніп злакових рослин. Вони містились між гирлами залоз, що були розташовані у власній пластинці, і тому ми їх визначили як міжзалозисті випини (МЗВ). Відсутність в їхньому складі гладких міоцитів

вказує на пасивний характер цих структур, які виконують роль механічної опори.

Власна пластинка слизової оболонки середньої і каудальної частини стравоходу містила трубчасті залози. В їх складі було виділено довгі секреторні відділи і короткі вивідні протоки.

Порівняно з хамелеонами добового віку, у тварин 1-річного віку висота і ширина МЗВ були більшими, відповідно – у 5,1 і 3,2 раза. Глибина трубчастих залоз рептилій 1-річного віку була більшою у 6,5 раза. Вікова динаміка індексу видовження залоз стравоходу хамелеонів свідчить про інтенсивний ріст секреторного апарату впродовж усього періоду спостережень.

Товщина стінки стравоходу за період спостережень збільшилась у 5,9 раза. Водночас, товщина його слизової і м‘язової оболонок збільшилась, відповідно – у 4,6 і 8,4 раза. Товщина епітеліального шару, власної і м’язової пластинки, підслизової основи слизової оболонки збільшилась, відповідно – у 2,1; 6,5; 3,9 і 3,1 раза. Найбільші зміни товщини шарів слизової оболонки стравоходу хамелеонів спостерігали щодо власної пластинки, що прямо корелювало зі збільшенням глибини її залоз.

Епітеліальний шар слизової оболонки шлунка єменського хамелеона був утворений одношаровим однорядними призматичним епітелієм. У його складі було виділено два типи клітин: поверхневі слизові і оксинтико-пептичні клітини залоз, що були щільно розташовані у вигляді трубок у власній пластинці. Між отворами таких залоз ділянки власної пластинки, вкриті епітелієм, утворювали випини, подібні до ворсинок.

За результатами забарвлення гістологічних зрізів шлунка у ШИК-реакції виявлено їх PAS-позитивність переважно в мукоцитах і клітинах глибоких залоз, що вказує на наявність нейтральних муцинів. Їх наявність свідчить про те, що секреторні клітини синтезують як травні ферменти, так і муцини.

З віком хамелеонів на тлі збільшення загальної товщини м’язової оболонки в найбільшій мірі збільшувався її зовнішній шар.

Найбільш інтенсивно збільшення товщини стінки шлунка відбувалось упродовж першого місяця. Найбільш інтенсивно збільшення товщини слизової оболонки відбувалось у період до 1-місячного віку, а м'язової – до 2-місячного віку. Збільшення товщини слизової оболонки шлунка відбувалось переважно за рахунок подовження секреторних відділів залоз.

Порівняно з молодняком добового віку, у рептилій 1-річного віку товщина стінки дванадцятипалої кишки була більшою на 214,7 %, порожньої – на 521,9 %, клубової – на 883,1 %, ободової – на 382,4 %, ДОК – на 142,7 %, прямої – на 229,3 %. Відносна товщина слизової оболонки впродовж усього періоду спостережень найбільшою була в порожній кишці, найменшою – у дванадцятипалій.

Слизова оболонка дванадцятипалої кишки єменського хамелеона містила ворсинко- і криптоподібні структури. Криптоподібні структури представляли собоб циліндричної форми заглиблення епітелію у власній пластинці, які були нами ідентифіковані, як крипти. Ворсинкоподібні струтури представляли собою підняття епітеліального пласта між заглибленими між ними криптами. Такі структури ми назвали міжкриптальні випини (МКВ). Глибина крипт майже у три раза була більшою, ніж висота МКВ.

Слизова оболонка порожньої кишки мала суттєві відмінності від дванадцятипалої. Вона була представлена високими складками, що були сформовані з епітеліального шару, тонкої власної пластинки, одного-двох рядів міоцитів і ендотелію, що відмежовував центрально розташовану порожнину. Ядра ендотеліальних клітин, що вистеляли такий просвіт, мали сплющену форму. Міоцити, що лежали зовні від ендотеліоцитів, мали більш об'ємні ядра веретеноподібної форми.

На нашу думку, порожнини у складках слизової оболонки порожньої кишки є лімфатичними синусами. Доказом того, що вони є лімфатичними, а не кровоносними, є відсутність в їх просвіті клітин крові. На поздовжніх зрізах кишки синуси в таких поздовжніх складках тягнуться поздовж їх довгої вісі,

що свідчить, що вони мають щілиноподібну форму. Порівняно з дванадцятипалою кишкою, м’язова оболонка стінки порожньої кишки мала значно меншу товщину.

Будова слизової оболонки клубової кишки була подібною до порожньої і відрізнялась меншою кількістю і розміром складок і меншим обсягом порожнини синусів. Враховуючи наявність численних складок слизової оболонки порожньої і клубової кишок зі значним об'ємом лімфатичних синусів, можна припустити, що саме ця ділянка кишечника є місцем інтенсивного всмоктування ліпідів.

Мікроскопічно стінка ободової кишки відрізнялась від такої порожньої і клубової і була подібною до дванадцятипалої. Характерними структурами її слизової оболонки були крипти і розташовані між ними МКВ, висота яких, порівняно з іншим кишками, була найбільшою. В ободовій кишці товщина м’язової оболонки, як і м’язової пластинки слизової оболонки мала найбільші значення. Стінка ДОК була тоншою, ніж у самій ободовій кишці і не мала складок. Її слизова оболонка містила низькі крипти з просвітами округлої форми і розміщені між ними невисокі МКВ переважно заокругленої форми.

Порівняно з ободовою, стінка прямої кишки мала менший діаметр, більш товсту слизову оболонку, що містила крипти з широким просвітом і МКВ між ними. Порівняно з тонким відділом, в складі епітеліального шару в значно більшій кількості виявляли келихоподібні клітини. На відміну від інших кишок, у прямій кишці як власна пластинка, так і підслизова основа мітила більшу кількість волокнистої пухкої сполучної тканини.

Таким чином, отримані нами показники структур травного каналу єменських хамелеонів вказують про їх значні відмінності у тварин різного віку. Загальною закономірністю таких змін було їх збільшення. Слід відмітити, що такі зміни морфометричних показників відбувались асинхронно і не рівномірно. У цілому, виявлені особливості будови органів травного каналу віддзеркалюють унікальну морфофункціональну організацію травного апарату хамелеонів, що забезпечує відповідну трофічну спеціалізацію.

Ключові слова: хамелеон, рептилії, травний канал, стравохід, шлунок, кишечник, морфологічні особливості.

ANNOTATION

Skachko S.M. Morphological characteristics of the digestive canal of the Yemeni chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). – Qualification scientific work in the form of a manuscript.

Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy in the specialty 211 "Veterinary medicine". State Biotechnological University. Kharkiv, 2026.

The dissertation presents new results of complex morphological studies, the purpose of which was to establish the features of the morphofunctional organization of the digestive canal of the Yemeni chameleon during the first year of the postnatal period of ontogenesis.

The following research methods were used during the work: anatomical preparation; histological; histochemical; morphometric; mathematical.

The esophagus of the Yemeni chameleon, in the form of a thin, short tube, began from the oropharynx, passed through the cervical visceral space, and in the thoracoabdominal cavity, passed into the stomach. The stomach had a cylindrical shape. It is difficult to establish a clear boundary between the esophagus and the empty stomach, as well as between the duodenum.

The small intestine had the appearance of a thin tube of approximately the same diameter and was located in the caudoventral part of the thoracoabdominal cavity. It consisted of three intestines: duodenum, jejunum and ileum. The duodenum was separated from the jejunum by the place where the excretory ducts of the pancreas and the bile ducts entered it. The jejunum formed a U-shaped loop and passed into a short ileum, which flowed into the colon.

In the large intestine, two intestines were distinguished: the colon and the rectum. The colon was located in the caudoventral part of the coelom and had a protrusion – a diverticulum, which corresponded to the cecum. The rectum

had a smaller diameter, was located along the axis of the body, and passed into the cloaca.

The complete or partial black coloration of the serous membrane of the intestine, starting from the duodenum and ending with the rectum, is noteworthy.

The surface of the mucous membrane of the digestive canal of chameleons had significant features in different areas. In the esophagus, there were several longitudinal, almost parallel folds; in the stomach, several thick folds running in different directions. In the duodenum, it formed thin longitudinal folds, which in the jejunum were greater in number, thin and wavy. In the ileum, their number and height were smaller. The ileum and colon were separated by a thick circular fold – the ileocolic valve. The mucous membrane of the colon and rectum had several longitudinal folds and was separated by a circular fold. The mucous membrane of the colon diverticulum was smooth, the cloaca had several clearly defined longitudinal folds.

Compared with the day-old chameleons, the body weight of 1-year-old chameleons increased by 185.9 times. It increased most intensively during the second and third months. SVL (length of the body section from the tip of the nose to the anus) compared with day-old chameleons was 6.7 times greater. The length of the digestive canal in 1-year-old individuals was 3.8 times greater. The ratio of the length of the digestive canal to SVL was the largest up to 1 month of age, and was smaller thereafter.

With the increase in the mass and length of the body of chameleons, the absolute mass of their stomach and intestines also increased. Against the background of a significant increase in the absolute mass of the stomach and intestines with the age of the animals (by 170.5 and 226.3 times, respectively), their linear indicators increased by 5.1 times.

In the period from one day to 1 year of age, the height and width of the folds of the esophagus of chameleons increased, respectively, by 5.5 and 4.3 times.

In the composition of the wall of the esophagus, stomach and intestines of the Yemeni chameleon, three membranes were identified: mucous, muscular and external, which in the area of the cervical visceral space was represented by the adventitia, and within the coelom by the serous membrane. Four layers were identified in the composition of the mucous membrane: epithelial, lamina propria, muscular lamina, and submucosa. Two layers were established in the muscular membrane: the internal circular and the external longitudinal.

The epithelial layer of the mucous membrane of the cranial part of the esophagus is formed by a single-layer prismatic epithelium, in which two types of cells are established: ciliated and goblet cells. Under the cilia of the ciliated epithelial cells, a thin, weakly basophilic filamentous structure was found, which represented a linear accumulation of basal ciliary bodies. Goblet cells contained a weakly oxyphilic mass of secretory mucous inclusions.

Unlike the cranial part of the esophagus, the mucous membrane of its middle and caudal parts had structural features of both the epithelial layer and the lamina propria. Only one type of cell was found in the epithelial layer: epitheliocytes with microvilli. On histological preparations stained according to Mallory, their apical poles, which occupied from a third to a half of the height, showed pronounced fuchsinophilia. Finely dispersed secretory granules were found in their composition, which indicates synthetic activity and a possible role in the synthesis and accumulation of enzymes for food processing.

The next feature we discovered was the arrangement of the epithelial cells in the epithelial layer of the mucous membrane. In its cranial part, the epithelial cells were arranged in a continuous layer of approximately uniform height. In its central and caudal parts, they formed protrusions - structures similar to short villi, or resembling a sheaf of cereal plants. They were located between the mouths of the glands, in the lamina propria, and therefore we defined them as interglandular protrusions. The absence of smooth myocytes in their composition indicates the passive nature of these structures, which serves as mechanical support.

The lamina propria of the mucous membrane of the middle and caudal part of the esophagus contained tubular glands. They consisted of long secretory departments and short excretory ducts. Compared with a day-old chameleon, in a 1-year-old, the height and width of the interglandular protrusions were greater, respectively, by 5.1 and 3.2 times. The depth of the tubular glands of reptiles of 1 year old was 6.5 times greater. The age dynamics of the elongation index of the glands of the esophagus of chameleons indicate an intensive growth of the secretory apparatus throughout the entire period of observations.

The thickness of the esophageal wall increased 5.9 times during the observation period. At the same time, the thickness of its mucous and muscular membranes increased, respectively, by 4.6 and 8.4 times. The thickness of the epithelial layer, the lamina propria, and the muscularis propria, and the submucosal base of the mucous membrane increased, respectively, by 2.1; 6.5; 3.9 and 3.1 times. The greatest changes in the thickness of the layers of the mucous membrane of the chameleon's esophagus were observed in relation to the lamina propria, which directly correlated with the increase in the depth of its glands.

The epithelial layer of the gastric mucosa of the Yemeni chameleon was formed by a single-layered, single-row prismatic epithelium. Two types of cells were distinguished in its composition: superficial mucous and oxyntic-peptic cells of the glands, which were densely arranged in the form of tubes in the lamina propria. Between the openings of such glands, areas of the lamina propria covered with epithelium formed protrusions similar to villi.

According to the results of staining histological sections of the stomach their PAS-positivity was found mainly in mucocytes and cells of deep glands, which indicates the presence of neutral mucins. Their presence indicates that secretory cells synthesize both digestive enzymes and mucins.

With the age of chameleons, against the background of an increase in the total thickness of the muscularis mucosa, its outer layer increased to the greatest extent.

The most intensive increase in the thickness of the stomach wall occurred during the first month. The most intensive increase in the thickness of the mucous

membrane occurred in the period up to 1 month of age, and the muscularis mucosa – up to 2 months of age. The increase in the thickness of the gastric mucosa occurred mainly due to the elongation of the secretory departments of the glands.

Compared with the young day-old reptiles, the 1-year-olds had a thickness of the duodenal wall that was greater by 214.7%, the jejunum by 521.9%, the ileum by 883.1%, the colon by 382.4%, the colon diverticulum by 142.7%, and the caecum by 229.3%. The relative thickness of the mucous membrane throughout the entire observation period was the largest in the jejunum and the smallest in the duodenum.

The mucous membrane of the duodenum of the Yemeni chameleon consisted of villous and crypt-like structures. Crypt-like structures represented a cylindrical shape of the deepening of the epithelium in the lamina propria, which we identified as crypts. Villous structures represented the elevation of the epithelial layer between the crypts, which deepened between them. We called such structures intercryptal protrusions. The depth of the crypts was almost three times greater than the height of the intercryptal protrusions.

The mucous membrane of the jejunum had significant differences from the duodenum. It was represented by high folds that were formed from the epithelial layer, a thin lamina propria, one or two rows of myocytes, and endothelium, which delimited the centrally located cavity. The nuclei of the endothelial cells that lined such a lumen had a flattened shape. The myocytes that lay outside the endothelial cells had more voluminous nuclei of a spindle shape.

In our opinion, the cavities in the folds of the mucous membrane of the jejunum are lymphatic sinuses. Proof that they are lymphatic, and not blood-bearing is the absence of blood cells in their lumen. On longitudinal sections of the intestine, the sinuses in such longitudinal folds extend along their long axis, which indicates that they have a slit-like shape. Compared to the duodenum, the muscular coat of the jejunum wall was significantly thinner.

The structure of the ileum mucosa was similar to the jejunum and differed in a smaller number and size of folds and a smaller volume of the sinus cavity. Considering the presence of numerous folds of the jejunum and ileum mucosa with

a significant volume of lymphatic sinuses, it can be assumed that this area of the pocket is the site of intensive lipid absorption.

Microscopically, the wall of the colon was significantly different from that of the jejunum and ileum and was similar to the duodenum. The characteristic structures of its mucosa were crypts and the intercryptal protrusions located between them, the height of which, compared with other intestines, was the greatest. In the colon, the thickness of the muscularis mucosa, as well as the muscularis lamina of the mucosa, had the greatest values. The wall of the DIC was thinner than in the colon itself and had no folds. Its mucosa contained densely located low crypts with rounded lumens and placed between them, low intercryptal protrusions of predominantly rounded shape.

Compared with the colon, the rectal wall had a smaller diameter, a thicker mucous membrane, containing crypts with a wide lumen and intercryptal protrusions between them. Compared with the thin section, goblet cells were found in significantly larger numbers in the epithelial layer. Unlike other intestines, in the rectum, both the lamina propria and the submucosa showed a larger amount of fibrous loose connective tissue.

Thus, the indicators of the structures of the digestive canal of Yemeni chameleons obtained by us indicate their significant differences in animals of different ages. The general pattern of such changes was their increase. It should be noted that such changes in morphometric indicators occurred asynchronously and unevenly. In general, the identified features of the structure of the digestive canal organs reflect the unique morphofunctional organization of the digestive apparatus of chameleons, which provides the appropriate trophic specialization.

Keywords: chameleon, reptiles, digestive canal, esophagus, stomach, intestines, morphological features

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Kushch M., **Skachko S.**, Fesenko I., O. Miroshnikova, Byrka O. Features of topography and macroscopic structure of the digestive organs of the Yemeni chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). Ukrainian journal of veterinary sciences. 2024. 15(2). 138-156. https://doi.org/ 10.31548/veterinary2.2024.138 (*Здобувачем відібрано матеріал для досліджень, виготовлено анатомічні препарати, досліджено топографію органів травного каналу, підготовлено статтю до публікації*).

2. **Скачко С. М.**, Кущ М. М. Гістологічні особливості шлунка єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). *Ветеринарія, технології тваринництва та природокористування*. 2025. № 12. С. 136-148. https://doi.org/10.31890/vttp.2025.12.12 (*Здобувачем оброблено дані наукової літератури щодо будови шлунка рептилій, виготовлені гістологічні препарати, виконані морфометричні дослідження мікроструктур шлунка хамелеонів, підготовлено статтю до публікації*).

3. Kushch M. M., **Skachko S. M.** Features of the microscopic structure of the Yemen Chameleon intestinal (*Chamaeleo calyptratus*). *Journal for veterinary medicine, biotechnology and biosafety*. 2026. Vol. 12. N 1. P. 22–29. DOI 10.36016/JVMBBS-2026-12-1-3 (*Здобувачем виготовлені гістологічні препарати, оброблено дані наукової літератури щодо будови кишечника рептилій, виконані морфометричні дослідження мікроструктур кишечника хамелеонів, їх статистична обробка, підготовлено статтю до публікації*).

4. Скачко С. М. Динаміка морфометричних показників стравоходу єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*) у постнатальному онтогенезі. *Ветеринарія, технології тваринництва та природокористування*. 2026. № 13. С. 231–239. DOI: 10.31890/vttp.2026.13.19. (*Здобувачем виготовлені гістологічні препарати, оброблено дані наукової літератури щодо будови стравоходу рептилій, виконані морфометричні дослідження мікроструктур*

стравоходу хамелеонів, їх статистична обробка, підготовлено статтю до публікації).

Тези наукових доповідей

1. Скачко С. М., Фесенко І. А., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови органів травлення єменського хамелеона. Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи: збірник тез доповідей всеукр. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 23 травня 2023 р. Харків: ДБТУ, 2023. С. 116–117. https://repo.btu.kharkov.ua//handle/123456789/55034 *(Здобувачем відібрано матеріал для досліджень, виготовлено анатомічні препарати, досліджено топографію органів травного каналу, підготовлено тези до публікації).*

2. Скачко С. М., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови кишечника єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи: збірник тез доповідей Міжнар. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 22 травня 2024 р.; Держ. біотехнологічний ун-т. Харків, 2024. С. 160–162. https://repo.btu.kharkov.ua//handle/123456789/55816 (*Здобувачем відібрано матеріал для досліджень, виготовлено анатомічні препарати, досліджено топографію органів травного каналу, підготовлено тези до публікації).*

3. **Скачко С. М.,** Кущ М. М. Особливості анатомічної будови стравоходу і шлунка вуалевих хамелеонів різного віку. Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи – 2025: збірник тез доповідей Міжнар. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 15 травня 2025 р.; Державний біотехнологічний ун-т. Харків, 2025. С. 199-201. https://repo.btu.kharkiv.ua/handle/123456789/67671 (*Здобувачем відібрано матеріал для досліджень, виготовлено анатомічні препарати, досліджено топографію органів травного каналу, підготовлено тези до публікації).*

4. **Скачко С. М.,** Кущ М. М. Структурна організація слизової оболонки кишечника єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). Актуальні питання

ветеринарної морфології, патології та біотехнології : матеріали науково-практична конференції викладачів і здобувачів вищої освіти присвячена пам’яті доктора ветеринарних наук, професора П.М. Гавриліна (1965-2020 роки життя) (Дніпро, 19-20 березня 2026 р.) / Дніпровський ДАЕУ. Дніпро : ДДАЕУ, 2026. С. 49–51. Режим доступу : https://dspace.dsau.dp.ua/handle/123456789/13680. (*Здобувачем виготовлені гістологічні препарати, оброблено дані наукової літератури щодо будови кишечника рептилій, виконані морфометричні дослідження мікроструктур кишечника хамелеонів, їх статистична обробка, підготовлено тези до публікації*).

Науково-методичні рекомендації

1. Скачко С. М., Кущ М. М. Клініко-морфологічні стандарти будови травного каналу єменського хамелеона (Chamaeleo calyptratus) в онтогенезі : науково-методичні рекомендації / Держ. біотехн. ун-т ; уклад. С.М. Скачко, М.М. Кущ – Харків : ДБТУ, 2025. – 38 с. (Затверджено науково-методичною радою факультету ветеринарної медицини Державного біотехнологічного університету, протокол № 9 від 20 жовтня 2025 р.). *(Здобувачем виконано анатомічні і гістологічні дослідження органів травного каналу єменських хамелеонів).*

ЗМІСТ

АНОТАЦІЇ ……..…… 2

Список публікацій здобувача за темою дисертації …… 14

ЗМІСТ …….…… 17

ГЛОСАРІЙ УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СИМВОЛІВ, ОДИНИЦЬ, СКОРОЧЕНЬ І ТЕРМІНІВ …… 19

ВСТУП …… 20

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ …… 26

1.1. Біологічна та екологічна характеристика єменського хамелеона як біологічного виду.…… 26

1.2. Сучасні уявлення про анатомію травного апарату рептилій ……. 30

1.3. Мікроскопічна характеристика травного каналу ……. 35

1.3.1. Особливості мікроскопічної будови стравоходу рептилій.. …….. 35

1.3.2. Особливості мікроскопічної будови шлунка рептилій. ……..…. 37

1.3.3. Особливості мікроскопічної будови кишечника рептилій. …….. 38

1.4. Патологічні стани органів травного каналу рептилій ……. 41

1.5. Висновки з огляду літератури 43

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ……..… 45

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ …….. 48

3.1. Динаміка маси і довжини тіла єменських хамелеонів у постнатальному періоді онтогенезу ……..… 48

3.2. Топографія, анатомічна будова і вікові зміни макроскопічних показників органів травного каналу єменських хамелеонів різного віку 50

3.3. Мікроскопічна будова стравоходу єменських хамелеонів різного віку ……..……. 60

3.4. Мікроскопічна будова шлунка єменських хамелеонів різного віку …… 74

3.5. Мікроскопічна будова кишечника єменських хамелеонів різного віку ……..…..……. 83

3.5.1. Динаміка показників діаметру і товщини стінки кишечника ….. 83
3.5.2. Слизова оболонка кишечника. ……..……. 88
3.5.2.1. Динаміка показників товщини слизової оболонки кишечника 90
3.5.2.2. Особливості мікроскопічної будови складок слизової оболонки дванадцятипалої кишки …….……. 94
3.5.2.3. Особливості мікроскопічної будови складок слизової оболонки порожньої і клубової кишки ..…….…… 97
3.5.2.4. Особливості мікроскопічної будови складок слизової оболонки товстого відділу кишечника ……. 101
3.5.2.5. Динаміка показників крипт слизової оболонки кишечника ….. 105
3.5.2.6. Динаміка показників міжкриптальних випинів слизової оболонки кишечника …….. 108
3.5.3. М’язова оболонка кишечника …… 111
3.5.4. Серозна оболонка кишечника ……. 114
РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ І УЗАГАЛЬНЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ ……..…… 115
ВИСНОВКИ ……... 138
ПРОПОЗИЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ …… 141
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ……. 142
ДОДАТКИ ……..…. 165

ГЛОСАРІЙ УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ, СИМВОЛІВ, ОДИНИЦЬ, СКОРОЧЕНЬ І ТЕРМІНІВ

SVL – відстань від верхівки носа до анального отвору

дб – доба, діб

ДОК – дивертикул ободової кишки

МЗВ – міжзалозистий випин

міс. – місячного, місяців

МКВ – міжкриптальний випин

ВСТУП

Актуальність теми. Рептилії стають все більш популярними домашніми тваринами в багатьох країнах світу [39]. Суттєві особливості морфофологічної і функціональної організації організму рептилій, серед яких найбільша різноманітність характерна для травного апарату, є складною задачею для фахівців ветеринарної медицини під час діагностики і лікування [111]. Враховуючи, що травний апарат є надзвичайно ефективною системою, специфічний характер корму і харчової поведінки різних класів тварин накладає свій відбиток на особливості його морфофункціонального стану [79]. Дослідження морфофункціональних особливостей апарату травлення рептилій є надзвичайно важливими з точки зору еволюційної біології, дозволяє краще розуміти розвиток їх регуляторних механізмів у тваринному світі [128].

Неправильні харчування, утримання в клітках, освітлення, субстрат, температура та вологість призводять до стресу та розвитку різноманітних хвороб у рептилій [94]. Розлади живлення у рептилій, яких утримують в неволі, залишаються дуже поширеними, незважаючи на збільшення знань про їх розведення та годівлю [149]. Через стоїчний характер рептилії добре маскують хворобу і власники звертаються за ветеринарною допомогою лише тоді, коли проблема запущена й близька до термінальної [91].

Єменські (вуалеві) хамелеони (*Chamaeleo calyptratus*) є одним із найбільш популярних видів рептилій, який людина утримує біля себе, і отже, який найчастіше зустрічається у ветеринарній практиці [109]. Аналіз останніх публікацій свідчить про значну поширеність серед різних видів ящірок хвороб органів травлення, що вимагає точної інформації стосовно особливостей їх будови і функції. Знання макро- і мікроморфології апарату травлення є необхідною умовою для інтерпретації клінічних ознак патологічних процесів

організму, виконання діагностичних процедур і надання якісної лікарської допомоги. Незважаючи на те, що численні види рептилій широко вивчаються дослідниками, інформація, що описує детальну будову окремих органів у багатьох плазунів, відсутня [37]. Під час клінічних досліджень проблемою є номенклатура органів, яка не є єдиною, що може призвести до непорозумінь щодо уражених частин апарату травлення [47]. Наразі відсутня інформація щодо нормальної морфології органів травного каналу хамелеона [106, 108]. Видові і вікові особливості анатомічної і мікроскопічної будови органів травлення хамелеона залишаються мало вивченими, іноді суперечливими, що й обумовило мету роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано як складову частину наукових досліджень кафедри нормальної та патологічної морфології Харківської державної зооветеринарної академії за темою: «Морфофункціональна характеристика внутрішніх органів сільськогосподарської птиці за дії біотичних і абіотичних факторів» (номер державної реєстрації 0121U111593, 2021–2025 рр.). У межах зазначених досліджень здобувачем виконано розділ щодо дослідження особливостей будови органів травлення єменського хамелеону.

Мета та завдання дослідження. Мета дисертаційної роботи – визначити особливості морфофункціональної організації та вікової динаміки органів травного каналу єменського хамелеона у постнатальному періоді онтогенезу.

Для досягнення зазначеної мети було поставлено такі завдання:

– визначити динаміку живої маси та лінійних параметрів тіла хамелеонів упродовж першого року життя;

– з'ясувати анатомічну будову та топографію органів травного каналу (стравоходу, шлунка, кишечника);

– встановити закономірності росту (лінійні та масові показники) органів травлення у віковому аспекті;

– дати гістологічну характеристику будові стінки стравоходу, шлунка, кишечника та особливостям рельєфу їхньої слизової оболонки;

– дати аналіз особливостям структурної організації та вікової перебудови тканинних компонентів органів травного каналу хамелеонів.

– виявити закономірності динаміки морфометричних показників мікроструктур стравоходу, шлунка і кишечника хамелеонів від добового до 1-річного віку;

Об'єкт дослідження: морфофункціональна організація та закономірності розвитку органів травного каналу єменського хамелеона у постнатальному періоді онтогенезу..

Предмет дослідження: анатомічна будова, вікова динаміка макро- та мікроскопічних параметрів, гістологічна і цитологічна структура стінки стравоходу, шлунка та кишечника єменських хамелеонів від народження до 1-річного віку.

Методи дослідження: анатомічне препарування (визначення топографії і макроскопічних показників стравоходу, шлунка і кишечника); гістологічні (визначення мікроскопічної будови стравоходу, шлунка і кишечника на тканинному і клітинному рівні); гістохімічні (виявлення нейтральних глікопротеїнів); морфометричні (визначення абсолютних і відносних макро- і мікроскопічних показників стравоходу, шлунка і кишечника); математичні (визначення достовірності різниці показників).

Наукова новизна одержаних результатів. У дисертаційній роботі представлено нові дані щодо особливостей розвитку травного каналу єменського хамелеона, основних закономірностей його будови у постнатальному періоді онтогенезу. Визначено, що показники росту єменських хамелеонів упродовж першого року життя характеризуються інтенсивним збільшенням живої маси та довжини тіла. Найбільш активний ріст відбувається у перші три місяці постембріонального періоду розвитку. Встановлено, що травний канал єменського хамелеона представлений ротоглоткою, стравоходом, шлунком, кишечником і клоакою. У складі

кишечника виділено тонкий відділ, що включає дванадцятипалу, порожню та клубову кишку і товстий відділ, що включає ободову кишку з дивертикулом та пряму кишку.

Вперше встановлено структурну гетерогенність епітеліального пласта стравоходу єменського хамелеона: його краніальна частина характеризується наявністю війчастих і келихоподібних клітин, тоді як у середньому та дистальному відділах виявлено трансформацію епітелію у снопоподібні випини з мікроворсинчастими клітинами, що містять білкові фуксинофільні гранули.

Доведено, що власна пластинка стравоходу (у середньому і каудальному відділах) та шлунка містить прості трубчасті залози, секреторний продукт яких (муцини та оксинтико-пептичні компоненти) забезпечує подвійний захист слизової оболонки.

Обґрунтовано поняття про специфічну структурно-функціональну одиницю кишечника хамелеонів – модуль «міжкриптальний випин–крипта». Встановлено, що ця структура є еволюційною альтернативою системі «ворсинка–крипта» птахів і ссавців, забезпечуючи регенерацію та всмоктування в умовах складчастого рельєфу.

Виявлено та описано унікальну архітектоніку складок порожньої та клубової кишок, аксіальну частину яких займає центральний лімфатичний синус. Наявність ендотеліальної вистилки та міоцитів у стінці синуса свідчить про наявність спеціалізованого механізму дренажу лімфи у рептилій.

Розширено уявлення про вікову морфологію рептилій: встановлено, що розвиток травного каналу хамелеонів підпорядковується законам гетерохронії та нерівномірності, з найбільш вираженою структурною перебудовою у віці 1–3 місяців.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані дані відносно морфофункціональних особливостей стравоходу, шлунка і кишечника єменських хамелеона у постнатальному періоді онтогенезу доповнюють і розширюють знання щодо його морфофункціональної організації.

Встановлені морфометричні параметри органів (маса, довжина, висота складок) та структура епітелію є «морфологічною нормою» для оцінки стану здоров'я, росту та патологоанатомічної діагностики єменських хамелеонів у різні періоди життя. Визначені закономірності формування функціональної активності органів травного каналу можуть бути використані з метою оцінки стану апарату травлення хамелеона на різних етапах постнатального періоду онтогенезу, під час виконання діагностичних і профілактичних заходів, встановленні механізму дії лікарських препаратів на організм рептилій.

Результати досліджень щодо морфофункціональних особливостей стравоходу, шлунка і кишечника єменських хамелеона пропонуються до використання морфологам, фізіологам, фахівцям з годівлі в науково-дослідній роботі, а також при написанні підручників і довідкової літератури. Результати досліджень використовуються в науково-дослідній та навчальній роботі в Дніпровському державному аграрно-економічному університеті; Національному університеті біоресурсів і природокористування України, Державному біотехнологічному університеті. Практичне значення результатів розроблених рішень підтверджено науково-методичними рекомендаціями.

Особистий внесок здобувача. Автором дисертаційної роботи особисто виконано пошук і аналіз джерел літератури за темою роботи, підібрано піддослідні групи хамелеонів, організовано їх утримання, відібрано матеріал для морфологічних досліджень, виготовлено гістологічні препарати, виконано їх аналіз, визначено морфометричні показники макро- і мікроструктур стравоходу, шлунка і кишечника, здійснено математичну обробку цифрових даних, підготовлено ілюстративний матеріал. Аналіз і узагальнення результатів досліджень, формулювання висновків і пропозицій виробництву виконано разом з науковим керівником.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертації викладено та обговорено на науково-практичних конференціях: наукових конференціях професорсько-викладацького складу та аспірантів Державного біотехнологічного університету (2023–2025 рр., м. Харків); конференції

аспірантів і молодих вчених у сфері Єдиного здоров'я та біотехнології, м. Харків, 3–4 червня 2024 р. VetBioConnect», XV Міжнародній науковій конференції «Біоморфологія сьогодення», присвяченої 100-річчю з часу заснування Київської наукової школи порівняльних морфологів та 35-річчя з часу створення музею анатомії кафедри біфоморфології тварин імені академіка В.Г. Касьяненка Національного університету біоресурсів і природокористування України, Київ, 26–27 вересня 2024 року, Всеукраїнській науково-практичній конференції викладачів і здобувачів вищої освіти, присвяченої пам'яті доктора ветеринарних наук, професора П.М. Гавриліна (м. Дніпро, 19–20 березня 2026 р.).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 9 робіт, у т. ч. 4 статі в наукових фахових виданнях України, включених до наукометричних баз даних, у т. ч. 1 – у Scopus, 4 – тези доповідей на конференціях, 1 – науково-методичні рекомендації.

Структура та обсяг дисертації. Дисертація містить анотації українською і англійською мовами, вступ, огляд літератури, матеріал та методи досліджень, результати власних досліджень, аналіз і узагальнення результатів досліджень, висновки, пропозиції виробництву, список використаних джерел, додатки. Роботу викладено на 172 сторінках, ілюстровано 26 таблицями, 22 рисунками, 4 додатками. Список використаних джерел містить 170 найменувань, у тому числі 154 – латиницею.

РОЗДІЛ 1
ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Біологічна та екологічна характеристика єменського хамелеона як біологічного виду

Поряд з ссавцями і птахами, рептилії становлять близько 40 % всіх живих амніот і їх дослідження мають першочергове значення для розуміння еволюційних змін, які відбулися під час переходу від рептилоподібних предків-амніот до похідних видів ссавців і птахів [42, 153]. Плазуни складають групу найдавніших повністю наземних хребетних на планеті, є одними з найбільш екологічно та еволюційно визначних груп живих організмів, що накопичили величезну різноманітність у морфології, поведінці, екології, життєвому циклі та захисних стратегіях [54]. Наразі серед рептилій виділяють чотири ряди: черепахи (Testudines), що мають характерний кістковий панцир (понад 350 видів), крокодили (Crocodilia), що є великим напівводним хижаками (близько 25 видів), дзьобоголові (Rhynchocephalia), що представлені лише одним живим видом – гатерією, яка мешкає виключно в Новій Зеландії і є «живою викопною» і Лускаті (Squamata). Лускаті є найчисленнішою та найрізноманітнішою групою сучасних рептилій, що налічує понад 11000 видів. Серед рептилій наразі виділяють три підряди: ящірки (Lacertilia / Sauria), Амфісбени (Amphisbaenia) і змії (Serpentes). Серед ящірок виділяють 5 інфрарядів, одним з яких є Ігуаноподібні (Iguania), до складу якого входять 3 родини: Хамелеони (Chamaeleonidae), Агами (бородаті агами, шипохвости) і Ігуани (морські ігуани, аноліси) [156].

Родина рептилій Chamaeleonidae відома унікальними морфологічними характеристиками. Хамелеони найбільше відомі своєю адаптивною шкірою і значна кількість досліджень була присвячена їхньому зору та покриву [93]. Родина Chameleonidae налічує понад 200 видів, які походять переважно з Африки та незначно поширюються на Південну Азію та Європу. Серед інших

ящірок хамелеони є унікальними завдяки своєму винятковому набору анатомічних модифікацій, які дозволили їм адаптуватися та диверсифікуватися в деревному (арбореальному] середовищі. Спеціалізації, спільні для представників цієї лінії, включають тулуб зі зменшеною кількістю пресакральних хребців, зменшену гнучкість тулуба та шиї, хапальні кінцівки і хвіст [38]. На відміну від інших ящірок (лацертилій), хамелеони характеризуються тілом, стиснутим з боків [128]. Вони відрізняються своїми зигодактильними лапами, довгим висувним метальним язиком, що не має аналогів в інших хребетних, обертовими башточками очей, що рухаються незалежно одне від одного, біотремором («гудінням») і вражаючим зовнішнім виглядом, у першу чергу, психоделічними змінами кольору шкіри [40, 81, 128]. На відміну від звичайних п'ятипалих лап інших ящірок, на передніх зигодактильних лапах хамелеонів два пальці спрямовані назовні, а три – всередину, на задніх навпаки – три пальці назовні, а два – всередину. Завдяки таким кінцікам хамелеон не просто стоїть на гілці, а міцно обхоплює її. Це створює стабільність, нерухому платформу, що важливо для «пострілу» язиком на велику відстань. Такий фундамент, жорстку фіксацію як раз і забезпечують зигодактильні лапи хамелеона.

Хамелеони відомі своєю надзвичайною сенсорною та моторною адаптацією до деревного способу життя та комахоїдності. Вони демонструють найвиразніші послідовності зорово-моторних патернів в уникненні загрози та хижацтві [124], причому захоплення здобичі здійснюється за допомогою доторків язика, що не має аналогів у хребетних [81]. Хамелеони мають цілий набір скелетних та м'яких анатомічних модифікацій, включаючи черепно-скелетну орнаментацію, анатомію та біомеханіку мовлення для проекції, аутоподіальну щілину для хапання, втрату барабанної перетинки в середньому вусі [41, 42]. Завдяки стереоскопічному зору (очам, що рухаються незалежно), хамелеони не рухаючи головою, можуть точно оцінювати відстань до здобичі (щоб не видати себе на дереві).

Єменський (вуалевий) хамелеон (*Chamaeleo calyptratus*) є одним з найбільш відомих хамелеонів і, відповідно, серед свійських рептилій є одним з поширених пацієнтів у ветеринарній практиці [109].

Поточний список таксономії *Chamaeleo calyptratus* виглядає наступним чином: Царство Animalia – Тварини; Підцарство Bilateria; Інфрацарство Deuterostomia; Тип Chordata – хордові; Підтип Vertebrata – хребетні; Інфратип Gnathostomata; Надклас Tetrapoda; Клас Reptilia – Плазуни; Ряд Squamata – Ящірки; Підряд Iguania – Ігуани; Родина Chamaeleonidae – Хамелеони; Підродина Chamaeleoninae; Рід *Chamaeleo* – Хамелеони; Вид *Chamaeleo calyptratus*; Внутрішньовидовий – *Chamaeleo calyptratus calyptratus* [156].

Єменські хамелеони у дикій природі живуть на високих, сухих плато гірських регіонів, до висоти 2800 м, у лісах та долинах, низькогірних кукурудзяних полях південної Саудівської Аравії та Ємену [18]. Вони є одними з небагатьох видів хамелеонів, які можуть переносити широкий діапазон температур від 23 до 35 ^{0}C. Єменські хамелеони – це деревні ящірки, які є дуже незалежними та віддають перевагу життю високо на деревах. Самці мають більше тіло (17-24 дюйми) та головний гребінь (головний шолом) у дорослому віці. Тривалість життя хамелеона зазвичай становить вісім років для самців і п'ять років для самок [100]. Статевої зрілості ці тварини досягають у віці 4-5 місяців [25]. Вуалеві хамелеони легко розмножуються і не потребують періоду охолодження, щоб викликати репродуктивний цикл, а самки можуть відкладати 45-90 яєць кілька разів на рік [41].

Види хамелеонів нещодавно були прийняті як моделі для ево-дево (еволюційної біології розвитку) та макроеволюційних процесів. Причому, якщо раніше більшість таких досліджень була зосереджені на опорно-руховому апараті, органах чуття, наразі більше уваги приділяється питанням розвитку органів травлення [81, 116].

Урім того, єменські хамелеони привертають увагу дослідників як важлива біологічна модель для вивчення ролі спеціалізації екологічної ніші, а

також генетичної та морфологічної еволюції в адаптивних рамках пристосування тварин до деревного способу життя [42, 128, 130].

Процеси травлення відіграють вирішальну роль у регулюванні збереження та розширення популяції тварин, є ключовим фактором для виживання [125, 160]. Більшість ящірок є універсальними комахоїдними, які можуть змінювати типи своєї здобичі [34].

Здобиччю хамелеонів є різні види комах, що містять високий вміст білка і жиру [59]. Хамелеони демонструють унікальну серед ящірок поведінку у пошуку їжі. Їх класифікують як мандрівних збирачів їжі – проміжний спосіб пошуку їжі між режимом «сидіти та чекати» та активним пошуком їжі [33]. Butler M.A. [30] через незвичайну, повільну поведінку запропонував включити хамелеонів до проміжного класу збирачів між активним пошуком їжі та її збиранням в кущах – «круїзних збирачів». Це – вид, який рухається, зупиняється і просто сканує навколишнє середовище, потім рухається, зупиняється і сканує тощо [135].

За результатами дослідження харчових звичок звичайного хамелеона (*Chamaeleo chamaeleon*), що мешкає у невеликій прибережній долині на південному сході Піренейського півострова, було встановлено, що вся його здобич була представлена членистоногими, а чисельно домінуючими групами були двокрилі, перетинчастокрилі, прямокрилі та прямокрилі [129].

Рептилії успішно адаптувались до екологічних ніш і вижили в умовах конкуренції з боку вищих хребетних, таких, як птахи та ссавці. Ця еволюція призвела до відмінностей в анатомії та фізіології різних систем органів як між різними групами рептилій, так і всередині них. З усіх різних систем найбільша різноманітність характерна саме для травного каналу [111]. Характерною особливістю живлення хамелеонів, як і більшості інших видів лускатих рептилій, є разове споживання величезної порції корму (до 160 % від власної маси тіла) через значні проміжки часу (періоди голодування можуть тривати 18 міс.) [167].

Незважаючи на те, що численні види цього класу тварин широко вивчаються дослідниками, інформація, що описує детальну будову окремих органів у багатьох рептилій, відсутня [37].

1.2. Сучасні уявлення про анатомію травного апарату рептилій

Наразі відомо про близько 7500 видів рептилій, проте інформація про їх травний апарат базується на відносно невеликій кількості досліджень лише деяких з них. Існує значний розрив у наших знаннях і розумінні основних подібностей або відмінностей між органами травлення ссавців і рептилій [16].

Шлунково-кишковий тракт рептилій не тільки дуже варіабельний між рядами, але також може бути дуже варіабельним між родами. З цієї причини рептилії, які поділяють схожі екологічні ніші, можуть мати абсолютно різні стратегії харчування (наприклад, комахоїдні та травоїдні) [43]. Виходячи з порівнянної маси тіла, рептилії споживають менше їжі, ніж ссавці [51]. У той час як рослиноїдність є звичайною стратегією живлення в ряді класів хребетних, менше 4 % лускоподібних рептилій харчуються переважно рослинним матеріалом [85].

За даними низки дослідників [26, 43, 147, 167], травний апарат рептилій анатомічно більш простий порівняно з таким вищих хребетних. Він складається з ротової порожнини, ротоглотки, стравоходу, шлунка, тонкої і товстої кишки та клоаки. Травоїдні рептилії зазвичай мають довший кишковий тракт, ніж м’ясоїдні тварини, у деяких з них товстий кишечник має значно розвинуту сліпу кишку. Особливістю рептилій є наявність клоаки, яка є комбінованим видільно-репродуктивним органом. Іншими важливими органами, пов’язаними з травною системою рептилії, є застінні залози: слинні залози, печінка і підшлункова залоза. У деяких рептилій жовчний міхур може розташовуватися на деякій відстані від печінки. Рептилії мають коротший травний тракт, ніж ссавці, що пояснюється нижчим метаболізмом пойкілотермних рептилій порівняно з гомотермними ссавцями [120]. За

подібної маси тіла рептилії мають меншу масу шлунка і кишечника [50, 71]. Характерною особливістю серозної оболонки травної трубки деяких видів рептилій є її чорна пігментація [47, 66, 117].

Найбільшим органом ротоглотки хамелеонів є язик. Згідно з даними Fouda Y.A. [49] у складі язика трьох видів хамелеонів: *Chamaeleo chamaeleon*, *Chamaeleo africanus* і *Chamaeleon vulgaris* виділяють три частини – проксимальну, середню і дистальну, що мають деякі видові особливості будови. Як стверджують Wainwright P.C. та ін. [158], дистальна частина язика міститься серед м'яких тканин у міжщелеповому просторі.

У всіх рептилій, крім крокодилів, немає діафрагми, тому поділу на грудну і черевну порожнину немає, і тому вона є грудочеревною. У складі тонкого відділу кишечника (тонкої кишки) виділяють три кишки: дванадцятипалу кишку, порожню кишку та клубову кишку, які не мають особливостей макроскопічної будови [137]. У складі товстого відділу кишечника звичайно виділяють ободову, сліпу і пряму кишку [47].

У ящірок (Lacertilia / Sauria) стравохід у вигляді короткої прямої трубки проходить у шийному вісцеральному просторі і сполучає між собою ротоглотку і шлунок. У бородатої агами (*Pogona vitticeps*) через надзвичайно коротку шию, порівняно зі ссавцями, стравохід у вигляді короткої трубки після виходу з вісцерального шийного простору проходить каудально між двома легенями та дорсально до серця в межах його перикарда та краніальних частин печінки [47]. У місці переходу стравоходу у шлунок звуження немає, що є характерною особливістю комахоїдних лацертилій [35, 167]. Водночас, за даними Hamdi H. та ін. [66], межу між стравоходом і шлунком легко побачити зовні, оскільки вузький стравохід веде до широкого шлунка.

Як вказують Engelke E. Та ін. [47], макроскопічно початок шлунка у бородатих агам нечіткий, оскільки у них діафрагма відсутня, а діаметр просвіту збільшується лише поступово. Оскільки у бородатих агам відсутня опукла частина шлунка, його кардіальна частина безпосередньо переходить у

основну частину, тобто, тіло шлунка. Окремі дослідники виділяють у шлунку бородатих агам та інших ящірок низхідну, поперечну та висхідну частини [24].

Шлунок розташовується у грудочеревній порожнині медіанно, або з лівого боку грудочеревної порожнини. У порожньому стані він має циліндричну форму і не чітко відрізняється від стравоходу і дванадцятипалої кишки. Шлунок закінчується чітко видимим пілорусом, який характеризується кільцевою складкою слизової оболонки і відкривається в тонку кишку [167]. За даними Koca Y. B. та Gürcü B. [83], у стінної італійської ящірки (*Podarcis sicula campestris*) шлунок диференціюється на дві чітко видимі частини: фундальну та пілоричну.

Шлунок прудкої ящірки видовженої мішкоподібної форми, більш опуклий ліворуч і має невелику кривизну праворуч. Чіткого диференціювання на відділи немає; його широку частину можна віднести до дна, а вузьку – до пілоричного відділу. Шлунок звужується до товстого м'язового сфінктера пілоричного клапана. Порожнина шлунка повністю закрита цілою системою великих і малих складок, але поділу на відділи не виявлено [147].

Тонкий відділ кишечника простягається від пілоруса шлунка до товстої кишки. У єгипетського шипохвоста (*Uromastyx aegyptia*) він має форму широкої трубки, яка поступово звужується до товстої кишки [167]. Її початок, що приймає панкреатичну та жовчну протоки, а також контактує з підшлунковою залозою, вважається дванадцятипалою кишкою, решта – порожньою і клубовою кишкою. Зовнішніх ознак для диференціації цього відділу на окремі кишки немає. Відсутність звуження між шлунком і дванадцятипалою кишкою вважають характерною особливістю лускатих плазунів [167].

У африканського хамелеона (*Chamaeleon africanus*) тонка кишка має форму вузької трубки, яка не диференціюється на дванадцятипалу кишку та клубову кишку. Однак, за думкою дослідників [66], ділянку поблизу пілоруса шлунка можна вважати дванадцятипалою кишкою, тоді як область, що веде до товстої кишки – клубовою кишкою.

У бородатої агами діаметр тонкої кишки є значно меншим, ніж стравоходу та шлунка. Тонка кишка утворює неправильну U-подібну петлю та підвішена довгою брижею та брижовою складкою. Дванадцятипала кишка з'єднується з чітко видимою жовчною протокою. Порожня кишка значно довша за дванадцятипалу кишку. Клубова кишка мала дещо менший просвіт, ніж порожня кишка [47].

Одним з найбільш важливих критеріїв виділення в складі тонкої кишки дванадцятипалої є отвір жовчної протоки. На думку Engelke E. та ін. [47], вирішальним критерієм для поділу кишечника на окремі кишки у бородатих агам є кровопостачання. Саме на основі гілкування артерій (краніальної брижової, клубово-ободової) в складі тонкого відділу кишечника бородатої агами було виділено три кишки: дванадцятипалу, порожню і клубову.

Слід відмітити, що деякі дослідники в складі тонкого відділу кишечника рептилій виділяють лише дві кишки: дванадцятипалу і клубову [66, 147].

За даними Al-Doaiss A.M. та ін. [17], печінка єменського хамелеона є великим органом темно-коричневого кольору, що розташований у вентральній частині черевної порожнини, попереду шлунка. Вона складається з двох великих часток: більшої правої і меншої лівої. Жовчний міхур добре розвинений, має витягнуту форму, розташований між двома частками.

Підшлункова залоза хамелеонів має жовтуватий колір, містить дві частки, хоча вони є не завжди окремими та утворюють натомість одну вигнуту подовжену масу. Частина підшлункової залози лежить на вентральній стороні шлунка, між шлунком і дванадцятипалою кишкою, а додаткова частина тягнеться до дорсальної поверхні шлунка і назад до його заднього кінця [122].

У складі товстого відділу кишечника (товстої кишки) єгипетського шипохвоста виділяють ободову і пряму кишку, а також сліпу кишку. Порівняно з клубовою кишкою, ободова має значно більший діаметр, що дозволяє чітко встановити межу між ними. Сліпа кишка у цієї ящірки представляє собою надзвичайно великий мішок, який прикріплений до клубової кишки з одного боку та до ободової кишки з протилежного боку,

тобто розташований між ними. Клубова кишка виступає в сліпу кишку, утворюючи клубово-цекальний виступ, який діє як клапан, оскільки забезпечений сильними м'язами. З іншого боку, отвір між сліпою кишкою та ободовою кишкою захищений сліпово-цекальним клапаном [167].

У товстому відділу кишечника бородатої агами як на основі особливостей макроскопічної будови, так і кровопостачання (клубово-ободова, каудальна брижова та ректальні артерії) було виділено ободову кишку, що вирізнялась серед інших найбільшим діаметром, а також ампулу ободової кишки і пряму кишку [47].

За даними Hamdi H. та ін. [66], товста кишка африканського хамелеона – це коротка, пряма широка тонкостінна трубка, у складі якої було виділено сліпу, ободову і пряму кишку, що переходить в клоаку. Через те, що сліпа кишка широко відкривається в ободову кишку, сліпо-ободового клапана немає.

Сліпа кишка відсутня у полупалого гекона (*Hemidactylus mabouia*), а товста кишка складається з дуже розширеного проксимального сегмента, за яким слідує короткий дистальний сегмент [136]. У смугастого вужа (*Psammophis sibilans*) тонка кишка складається з дванадцятипалої і клубової, товста кишка – з ободової і прямої кишки [78].

Характерними макроскопічно помітними структурами слизової оболонки органів травного каналу рептилій є поздовжні складки, починаючи від стравоходу і закінчуючи прямою кишкою [47, 126, 153, 167]. Слизова оболонка шлунка має кілька товстих складок, що йдуть в різних напрямках і мають як хвилеподібні, так і прямі складки. Слизова оболонка дванадцятипалої кишки має чітко помітні тонкі поздовжні складки, які в порожній кишці є чисельнішими, тонкими, хвилястими, зигзагоподібними і розташовані дещо хаотично. Клубову і ободову кишку розділяє клубово-ободовий отвір, в основі якого міститься товста циркулярна складка, що утворює ілеоколічний клапан. Слизова оболонка ободової і прямої кишки має

кілька поздовжніх складок і відмежована одна від одної циркулярною складкою.

1.3. Мікроскопічна характеристика травного каналу

1.3.1. Особливості мікроскопічної будови стравоходу рептилій. Гістологічні знання про шлунково-кишковий тракт рептилій є важливим інструментом для розуміння їхньої біології, а також необхідною умовою для реалізації проектів з їх збереження [143]. Не зважаючи на загальні закономірності будови і функції органів травлення рептилій, у деяких вони можуть мати значні видові особливості. Наприклад, рогаті ящірки (*Phrynosoma*), здобиччю яких є винятково отруйні жалючі мурашки, знешкоджують і знерухомлюють їх завдяки секрету спеціальних залоз, що розташовані у сосочках глотки і складках стравоходу [144].

Як повідомляють Zaher M. та ін. [167], Skripka M.V. та ін. [147], Serra-Campos A.O. та ін. [143], стравохід рептилій, як типовий трубкоподібний орган, складається з трьох оболонок: слизової, м'язової і зовнішньої, що представлена або адвентицією або серозною оболонкою. У складі м'язової оболонки виділяють два шари, в складі слизової – епітеліальний, власну і м'язову пластинку, а також підслизову основу. Характерною особливістю стравоходу, як у ссавців і птахів, так і рептилій, є наявність поздовжніх складок слизової оболонки і залоз. Разом з тим мікроструктура епітеліального шару і залоз слизової оболонки має суттєві відмінності, що, ймовірно, зумовлено як видовою належністю тварин, так і топографією ділянки стравоходу.

Згідно з даними більшості дослідників, слизова оболонка стравоходу (без поділу на ділянки) різних видів рептилій вистелена простим циліндричним епітелієм з війчастими та келихоподібними клітинами: у нільського варана (*Varanus niloticus*) [16]; африканського хамелеона [66]; єгипетського шипохвоста [167]; зеленої ігуани (*Iguana iguana*) [143];

п'ятисмугової мабуї (*Trachylepis quinquetaeniata*) [22]; аргентинського чорно-білого тегу (*Salvator merianae*) [27]; амазонської пірнаючої ящірки (*Uranoscodon superciliosus*) [26].

Разом з тим, за даними Коса Y.B. та Gürcü B. [83], в агами стеліон (*Laudakia stellio*) середня частина стравоходу вистелена простим циліндричним війчастим епітелієм з багатьма келихоподібними клітинами. Як вказують Engelke E. та ін. [47], у бородатої агами на початку стравохід вистелений псевдобагатошаровим епітелієм з келихоподібними клітинами, а поступово в напрямку до шлунка він замінюється простим циліндричним епітелієм. За даними Skripka M.V. та ін. [147], стравохід у прудкої ящірки (*Lacerta agilis*) у краніальному відділі вистелений багатошаровим епітелієм, який переходить у кубічний, а в середній і нижній частині – містить війчасті епітеліальні клітини з еозинофільною зернистою структурою і келихоподібними клітинами.

Стосовно залоз у стінці стравоходу рептилій, інформація більш суперечлива. Не зважаючи на детальний опис клітинного складу епітеліального шару слизової оболонки стравоходу, деякі дослідники про такі залози не згадують: в єгипетського шипохвоста [167]; аргентинського чорно-білого тегу [27]; амазонської пірнаючої ящірки [26]; п'ятисмугової мабуї [22]; прудкої ящірки [147]. Serra-Campos A.O. та ін. [143] відмітили відсутність таких залоз у шийному відділі зеленої ігуани. Водночас, за даними Engelke E. та ін. [47], слизові залози у великій кількості містяться у власній пластинці слизової оболонки поблизу отвору шлунка в бородатої агами. За даними Hamdi H. та ін. [66], численні слизові залози містяться у слизовій оболонці стравоходу африканського хамелеона; Коса Y.B. та Gürcü B. [83] – у слизовій оболонці середньої частини стравоходу агами стеліон. За даними Imai M. та ін. 74 – 76], у нижній частині стравоходу японської ящірки та гекона міститься велика кількість залоз пляшкоподібної форми, яких не виявлено у верхній та середній частинах стравоходу.

М’язова оболонка стінки стравоходу складається з двох шарів: внутрішнього з циркулярним напрямком клітин гладкої м’язової тканини і зовнішнього – з їх поздовжнім напрямком [66].

Отже, як свідчить огляд наукових джерел, існують суттєві розбіжності стосовно мікроскопічної будови як епітеліального шару, так і залоз слизової оболонки стравоходу у різних видів лускатих рептилій. Ймовірно, це обумовлено як видом тварин, так і ділянкою стравоходу, яку було обрано для дослідження. Стосовно вікових особливостей будови стінки стравоходу інформація взагалі відсутня.

1.3.2. Особливості мікроскопічної будови шлунка рептилій. Мікроскопічно стінка шлунка рептилій складається з трьох оболонок: слизової, м’язової і серозної. У складі слизової оболонки виділяють чотири шари: епітеліальний, власну і м’язову пластинку, а також підслизову основу [83]. Власна пластинка у вигляді трубок містить секреторні відділи залоз, що поділені між собою тонкими прошарками пухкої сполучної тканини – в африканського хамелеона [66], напівпалого геккона (*Hemidactylus mabouia*) [136]. Епітеліальний шар утворений одношаровим призматичним епітелієм у звичайної ігуани (*Iguana iguana*) [143], чорно-білого тегу (*Salvator merianae*) [27]. Між отворами залоз розташовані поверхневі слизові епітеліоцити, в складі секреторних відділів – оксикопептичні клітини, що продукують шлунковий пепсиноген і соляну кислоту [60]. Водночас, за даними Engelke E. та ін. [47], у тілі шлунка бородатої агами містяться гетерокринні залози, які складаються зі слабо базофільних головних клітин та ацидофільних парієтальних клітин, у краніальній частині шлунка власна пластинка містить серозні залози, у пілоричній – слизові залози. У трубчастих залозах шлунка ага́ми стелió́н (*Laudakia stellio*) виділено три відділи: основу, шийку і перешийок [83]. Серед клітин епітелію слизової оболонки шлунка руїнної ящірки (*Podarcis sicula*) виділено три типи клітин: слизові, оксинтикопептичні та ендокринні 96].

Як відомо [23], слиз, що вкриває епітелій слизових оболонок, багатий на глікопротеїни, які виконують функцію захисного бар'єру проти різноманітних шкідливих речовин та збудників бактеріальних захворювань. Другий компонент слизу – сіалові кислоти є основним компонентом епітеліальних муцинів і забезпечує імунітет слизових оболонок. У складі слизу, який утворюють епітеліоцити поверхневих і глибоких залоз шлунка рептилій, виявлено нейтральні муцини в шлунку руїнної ящірки [48], ага́ми стеліо́н [83], звичайної ігуани [143], амазонської пірнаючої ящірки [26].

За особливостями будови залоз слизової оболонки шлунка різних видів ящірок в ній виділяють кілька ділянок: фундальну і пілоричну – у руїнної ящірки [96]; аборальну, фундальну і пілоричну – в агами стеліон [83], фундальну та пілоричну – в єгипетського шипохвоста. Водночас, за даними Benchaya G.A. та ін. [26], відмінностей будови залоз різних ділянок шлунка в амазонської пірнаючої ящірки не виявлено.

Власна пластинка і підслизова основа утворені волокнистою пухкою сполучною тканиною, м’язова пластинка утворена гладкою м’язовою тканиною [167].

У складі м’язової пластинки слизової оболонки дослідники виділяють два шари – внутрішній з циркулярним напрямком розташування клітин гладкої м’язової тканин і зовнішній – з їх поздовжнім напрямком – у єгипетського шипохвоста [167], прудкої ящірки [147].

У складі м’язової оболонки шлунка ящірок дослідники виділяють два шари: внутрішній – з циркулярним напрямком міоцитів і зовнішній – з їх поздовжнім напрямком – в агами стеліон [83], єгипетського шипохвоста [167].

1.3.3. Особливості мікроскопічної будови кишечника рептилій. Стінка кишечника рептилій, як і стравоходу і шлунка, побудована з трьох оболонок: слизової, м’язової і серозної. У складі слизової оболонки виділяють чотири шари: епітеліальний, власну і м’язову пластинку, а також підслизову основу [167]. Характерними структурами слизової оболонки є поздовжні складки [113]. Як відомо, складки слизової оболонки являють собою випин

усіх її чотирьох шарів [80]. За даними Engelke E. та ін. [47], в тонкій кишці бородатої агами складки містять дуже великі центральні судини, що оточені власною пластинкою. Біля основи складок слизової оболонки стінка таких судин містить гладком'язові клітини. Слизова оболонка не має м'язової пластинки та відокремлена від м'язової оболонки тонким підслизовим шаром. Порівняно з тонкою, у товстій кишці складки слизової оболонки центральної судини не містять, але мають чітку одношарову м'язову пластинку. Цей шар відокремлений від м'язової оболонки підслизовою основою.

За даними Zaher M. та ін. [167], епітеліальний шар слизової оболонки кишечника єгипетського шипохвоста представлений одношаровим призматичним епітелієм з дуже високими епітеліоцитами і поодинокими келихоподібними клітинами. Слизова оболонка його товстої кишки містить лімфоцити, що містяться переважно поблизу базальної мембрани і які в більшій кількості характерні для сліпої кишки. В складі епітелію слизової оболонки товстої кишки келихоподібні клітини переважають над облямівковими призматичними.

Слизова оболонка як товстого, так і тонкого відділів кишечника рептилій, як і ссавців [64] і птахів [2], містить такі мікроскопічні структури, як крипти (загальнокишкові залози, залози Ліберкюна), що представляють собою трубкоподібної форми занурення епітелію у власну пластинку [16, 86, 98, 99, 113, 131]. Такі структури є місцем утворення нових клітин епітеліального шару слизової оболонки кишечника [20, 166]. Водночас, за даними Engelke E. та ін. [47] вони відсутні у кишечника бородатої агами, за даними Skripka M.V. та ін. [147] – у прудкої ящірки, за даними Benchaya G.A. та ін. [26] – в амазонської пірнаючої ящірки, за даними Westfall A.K. та ін. (161) – у бірманського пітона (*Python molurus*). За даними Hamdi H. та ін. [47] в кишечнику африканського хамелеона були виявлені численні ямки, що мали форму залоз, але, на їх думку, такі структури не є залозами, оскільки утворені з тих самих елементів, що й епітелій поверхні слизової оболонки. За даними

Zaher M. та ін. [167] дванадцятипала кишка єгипетського шипохвоста містить крипти, а клубова – їх не має.

Іншою характерною структурою слизової оболонки кишечника птахів і ссавців є ворсинки, що представляють собою переважно пальцеподібної форми випини власної пластинки, що вкриті епітелієм і містять клітини м'язової пластинки, а також кровоносні і лімфатичні капіляри [3, 80]. Стосовно кишечника рептилій деякі дослідники вказують на наявність ворсинок у африканського хамелеона [66], єгипетського шипохвоста [167], прудкої ящірки [147], амазонської пірнаючої ящірки [26]. Натомість Rodrigues-Sartori та ін. [136] вказують на відсутність ворсинок в кишечнику тропічного домового гекона (*Hemidactylus mabouia*).

Engelke E. та ін. [47] визначають наявність не ворсинок, а міжкриптальних складок або гребнів (intercryptal folds або crests) у кишечнику бородатої агами.

Ймовірно, що деякі дослідники складки слизової оболонки називають ворсинками. Так, Zaher M. та ін. [167] вказують, що в єгипетського шипохвоста ворсинки дванадцятипалої кишки є численним, хвилястими та листоподібними і містять центральні лімфатичні простори (тобто, лактеальні протоки). Хоча цей опис відповідає опису складок слизової оболонки.

М'язова оболонки стінки кишечника складається з двох шарів: внутрішнього з циркулярним напрямком міоцитів і зовнішнього – з їх поздовжнім напрямком, що пов'язані між собою тонкими прошарками пухкої сполучної тканини [66]. За даними Zaher M. та ін. [167] в єгипетського шипохвоста на відміну від ободової, у прямій кишці більш товста власна пластинка слизової оболонки, між шарами м'язової оболонки міститься велика кількість кровоносних судин і лімфатичних просторів, а сама м'язова оболонка є значно товщою.

1.4. Патологічні стани органів травного каналу рептилій

Різноманітні види дрібних рептилій є поширеним об'єктом торгівлі і утримання в умовах як домашніх тераріумів, так і зоопарків [39]. Утримання в неволі є важливим заходом для збереження зникаючих видів, і є гарячою темою в біології збереження [151]. Зоологічні установи є місцем, що відіграє важливу роль у збереженні таких тварин. Наразі майже тисяча особин хамелеонів 36 різних видів утримуються в зоологічних установах по всьому світу [15]. Водночас, за їх утримання в клітках, на тлі порушень режиму харчування, освітлення, температури, вологості, невідповідності субстрату, у них можуть розвинутися стрес та різноманітні хвороби [94, 162]. Розлади травлення у рептилій, яких утримують в неволі, залишаються дуже поширеними, незважаючи на збільшення знань про їх розведення та годівлю [149]. Через стоїчний характер рептилії добре маскують хворобу, і власники звертаються за ветеринарною допомогою лише тоді, коли проблема запущена й близька до термінальної [91]. Крім того, у рептилій часто спостерігають вторинні ускладнення, такі як патологічні переломи, що виникають через аліментарний вторинний гіперпаратиреоз, аліментарну метаболічну хворобу кісток [70, 103].

Незважаючи на те, що хамелеони популярні як домашні тварини, ці види важко утримувати в неволі [87].

З органами травлення рептилій пов'язані захворювання різної етіології: незаразні, інфекційні, паразатарні, онкологічні, токсикологічні тощо.

Рептилії відомі тим, що є носіями численних шлунково-кишкових паразатів [65, 123]. Як паратенічні та проміжні господарі для багатьох паразатів, вони мають вагоме ветеринарне та медичне значення [102]. У цих тварин описані різноманітні паразатарні захворювання: криптоспоридіоз у сенегальського хамелеона (*Chameleo chameleo senegalensis*) [44, 115], зеленої ігуани [56]. Популяції полинової ящірки (*Sceloporus graciosus*) є паратенічними господарями для личинок *Ascarops sp.*, які були знайдені в

підслизових гранульомах шлунка [62]. Досить поширеними є різні види кишкових гельмінтів – нематоди парафарингодони (*Oxyurida*) у єгипетської мінливої ящірки (*Agama mutabilis*) [118], нематоди оксиуриди (*Pharyngodonidae*) а агамових ящірок [65], нематоди *Pharyngodon mamillatus, Thelandros alatus* і *Parapharyngodon micipsae*, а також кишкова цестода *Oochoristica tuberculata* у плямистого сцинка (*Chalcides ocellatus*) [72].

Поширеними серед рептилій є онкологічні захворювання: новоутворення у східноіндійської водяної ящірки (*Hydrosaurus ambionensis*) [139], метастатична нейроендокринна карциному шлунка у бородатої агами [92, 101].

Нерідко причиною захворювання органів травлення є збудники інфекційних захворювань [77, 140]. Домашніх рептилій визнано резервуарами бактерій, а розширення світової торгівлі ними призвело до того, що сальмонельоз, пов'язаний з рептиліями, став значною проблемою громадського здоров'я [119]. Дослідники повідомляють про численні випадки криптоспоридіозу, що викликають запалення як товстого, так і тонкого відділу кишечника у зелених ігуан [56, 82], леопардових геконів (*Eublepharis macularius*) [152], агамових ящірок [65].

Викид забруднюючих речовин у вигляді гербіцидів, фунгіцидів та інсектицидів у навколишнє середовище вважається одним із шести основних факторів, що сприяють глобальному скороченню популяції рептилій. Хоча такі тварини можуть стикатися зі серйозним ризиком від забруднюючих речовин через свою екологію та фізіологію, наразі вони вивчені менше, ніж інші групи хребетних [146]. Важливою екологічною проблемою є масові отруєння рептилій різноманітними хімічними засобами захисту сільськогосподарських рослин, від яких в першу чергу страждають органи травлення [31]. За отруєнь красивої змієголовки (*Ophisops elegans*) карбарилом найважливіші гістологічні дефекти було виявлено саме в шлунку [32].

Слід враховувати, що перебування ящірок в неволі змінює у них склад мікробіоти кишечника, що визначає стан імунітету не тільки цього важливого органу, але й всього організму [84, 159].

Broughton C. та ін. [28] наголошують, що, враховуючи, що рептилії, як правило, є стоїчними тваринами, тільки ретельний фізикальний огляд у поєднанні з рутинними клініко-патологічними даними, що базується на детальному розумінні тонкої будови організму може виявитись неоціненним у виявленні захворювання та своєчасному застосуванні відповідної терапії.

Отже, аналіз наукових публікацій свідчить про значну поширеність серед різних видів ящірок хвороб органів травлення, що вимагає точної інформації стосовно особливостей їх будови і функції. Знання їх макро- і мікроморфології є важливим для інтерпретації клінічних ознак патологічних процесів і стану організму, для виконання діагностичних процедур, що дає змогу поставити правильний діагноз та надати якісне лікування.

1.5. Висновки з огляду літератури

Як свідчить огляд літератури, рептилії важливі як біологічна модель для вивчення ролі спеціалізації екологічної ніші, для еволюційної біології розвитку та макроеволюційних процесів, як одна з найбільш визначних груп тваринного світу, що накопичила величезну різноманітність у морфології, екології та захисних стратегіях. З усіх систем організму рептилій найбільша різноманітність притаманна саме для апарату травлення.

Єменські хамелеони є одним з найбільш популярних видів плазунів, які людина утримує біля себе. Хамелеони приваблюють аматорів здатністю змінювати колір шкіри, очима, що незалежно обертаються, балістичним язиком, зигодактильними кінцівками, біотремором тощо. Характерною особливістю живлення хамелеонів є разове споживання величезної порції корму через значні проміжки часу. Для лікарів рептилії важливі тим, що можуть бути джерелом збудників небезпечних інфекцій. Не зважаючи на збільшення знань про їх розведення та годівлю, ці тварини через різні хвороби,

у т. ч. органів травлення, є частими пацієнтами клінік ветеринарної медицини. Водночас, через брак відповідних знань, у т. ч., з таких фундаментальних, як особливості їх морфофізіології, лікарі не завжди можуть надати кваліфіковано допомогу.

За даними низки дослідників, травний апарат рептилій складається з ротової порожнини, ротоглотки, стравоходу, шлунку, тонкої і товстої кишки та клоаки. У переважної більшості видів плазунів немає діафрагми, тому поділу целому на грудну і черевну порожнину немає. У складі тонкого відділу кишечника рептилій звичайно виділяють три кишки: дванадцятипалу, порожню та клубову кишку, у складі товстого – ободову, сліпу і пряму кишку. Водночас, макроскопічно важко визначити як місця переходу між стравоходом, шлунком і дванадцятипалою кишкою, так і між окремими кишками. Характерними макроскопічно помітними структурами слизової оболонки органів травного каналу рептилій є поздовжні складки. Гістологічні знання про травний канал рептилій мають значні видові особливості, що ускладняється суттєвими розбіжностями думки дослідників стосовно їх видових особливостей. Існують значні розбіжності щодо типів клітин в залозах шлунка, наявності у стінці кишечника крипт і ворсинок, ідентифікації самих складок слизової оболонки і ворсинок.

Отже, особливості будови травного апарату рептилій залишаються недостатньо вивченим розділом порівняльної морфології. Обмежений обсяг даних наукової літератури стосовно особливостей будови травного каналу єменських хамелеонів, як і інших видів ящірок, віддзеркалює невивченість цього питання, що й обумовило мету досліджень**.**

РОЗДІЛ 2
МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Роботу виконано упродовж 2022-2026 рр. на кафедрі нормальної та патологічної морфології Державного біотехнологічного університету (м. Харків, Україна). Матеріал для морфологічних досліджень відбирали від єменських хамелеонів 9 вікових груп: 1-, 7-, 14-добового, 1-, 2-, 3-, 6-, 8-місячного і 1-річного віку (n = 5) різної статі.

Утримання хамелеонів та маніпуляції з ними виконували відповідно до Європейської конвенції про захист хребетних тварин, що використовуються для дослідних та інших наукових цілей (Страсбург, 1986). Тварин для досліджень отримали з приватних розплідників рептилій, а також з ветеринарних клінік. Деякі хамелеони загинули спонтанно, деякі були піддані евтаназії з клінічних причин, не пов'язаних з хворобами органів травлення. Деяку кількість трупів тварин отримали з приватного розплідника рептилій, що опинився в зоні бойових дій на сході України, в якому раптово було припинено електропостачання, що унеможливило їх утримання. Такі тварини загинули внаслідок переохолодження, або були забиті вимушено. Тіла таких тварин, або їх органи були піддані фіксації у 10% розчині нейтрального формаліну.

Тварин у розпліднику утримували в окремому приміщенні, де було створено комфортні умови утримання для рептилій. Дорослих тварин утримували поодиноко в тераріумах з вентиляційними отворами. Дно тераріуму покривалось папером, який міняли кожного тижня, що давало можливість хамелеонам лазити. Тераріуми обладнали гілками бамбука для лазіння тварин. Температуру повітря в холодній зоні тераріуму підтримувалась в межах 21-27 ^{0}C, в теплій зоні – в 32-38 ^{0}C. Одночасно з обігрівом і освітленням, що забезпечувало денне світло і люмінесцентні лампи, тварини отримували ультрафіолетове випромінювання завдяки УФЛ-

лампам. Відносна вологість повітря становила 40-70 %. Рептилій добового – 1-річного віку годували банановим цвіркуном (*Gryllus locorojo*) різного розміру, який був попередньо оброблений кальцієвою пудрою. Вода поступала постійно крапельним методом і була свіжою. Під час утримання стежили за фізіологічним станом тварин. При цьому звертали увагу на поведінку, стан шкіри, у т.ч. зміни її кольору, ротової порожнини, очей, м'язового тонусу, кінцівок, клоаки, форму і консистенцію випорожнень.

Розтин тварин виконували через черевну стінку розрізом в медіанній площині від міжщелепового простору до анального отвору, щоби відкрити нутрощі. Під час відбору внутрішніх органів встановлювали їх топографію, форму, розмір і колір. Абсолютну масу тіла тварин і органів визначали за допомогою ваг «*ВЛКТ-500*» і торсійних ваг «*Techniprot Waga Torsyjna-WT 250»*. Лінійні показники органів визначали за допомогою лінійки, вимірювальної стрічки і штангенциркуля. Окремо визначали довжину тіла тварин від верхівки носа до анального отвору – SVL (snout-vent length), а також довжину всього тіла – від верхівки носа до кінчика хвоста. Довжину травного каналу визначали як довжину ротової порожнини, стравоходу, шлунка, кишечника і клоаки. Для опису поверхні слизової оболонки органів травного каналу його розкривали на антимезентеріальній стороні. Надалі отримані таким чином препарати з метою документації було сфотографовано.

Після фіксації матеріал для гістологічних досліджень промивали у проточній воді, зневоднювали і ущільнювали в розчинах етилового спирту зростаючої концентрації, просвітлювали в розчинах спирту і хлороформу і заливали в парафін за методикою модифікованою на кафедрі нормальної та патологічної морфології ДБТУ [5]. З парафінових блоків на мікротомі *МС-2* готували тонкі гістологічні зрізи. Матеріалом для гістологічних досліджень були зразки стравоходу, шлунка, дванадцятипалої, порожньої, клубової, ободової, дивертикула ободової кишки і прямої кишок. Зразки стравоходу відбирали з його трьох частин: краніальної, середньої і каудальної третин. Зразки щлунка і кишок відбирали з їх середньої третини. Отримані зрізи

забарвлювали гематоксиліном і еозином, анілін-блау-оранжем за Маллорі, в ШИК- (PAS-) реакції [1]. Дослідження гістологічних препаратів здійснювали на мікроскопі «*Jenamed 2*» (*Carl Seiss Jena*, Germany).

Морфометричні дослідження здійснювали на строго поперечних зрізах зразків органів з їх середньої третини. За допомоги окулярної сітки на препаратах визначали величину мікроскопічних структур: зовнішній діаметр, товщину оболонок і їх шарів, висоту складок, міжкриптальних випинів, глибину і ширину крипт і секреторних відділів залоз. Абсолютну товщину стінки органів травного каналу визначали як суму товщини їх слизової і м'язової оболонок. Абсолютну товщину слизової оболонки визначали як суму товщини його шарів. Індекс видовження окремих органів і їх структур визначали як відношення їх довжини до їх діаметру (ширини).

Результати досліджень протоколювали і документували шляхом фотографування цифровою камерою до мікроскопу *Sigeta MCMOS 5100 5.1 MP* на мікроскопі «*Jenamed 2*» (*Carl Seiss Jena*, Germany).

Цифрові дані опрацьовували методом однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA). Отримані дані аналізували за допомоги програми статистичного аналізу *Biostat LE 7.3.* (*AnalystSoft Inc., 2020*). Достовірність різниці між значеннями показників для кожного органу в різних вікових групах хамелеонів встановлювали шляхом визначення теста Тьюкі, де достовірними вважали різницю за $P < 0,05$ (з урахуванням поправки Бонферроні). Числові дані в таблицях представлені як $x \pm SD$ ($x \pm$ стандартне відхилення).

Під час першого згадування в тексті роботи назви рептилій подавали її латинську назву.

РОЗДІЛ 3
РЕЗУЛЬТАТИ ВЛАСНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Динаміка маси і довжини тіла єменських хамелеонів у постнатальному періоді онтогенезу

Зовнішній вигляд досліджуваних особин єменського хамелеона (*Chamaeleo calyptratus*) (рис. 1) відповідав типовим видовим ознакам.

Рисунок 1. **Єменський хамелеон 1-місячного віку.**

Маса тіла хамелеонів добового віку становила 1,4 ± 0,1 г (табл. 1). З віком рептилій вона збільшувалась. Порівняно з молодняком добового віку, маса тіла особин 1-річного віку була більшою в 185,9 раза і становила 260,2 ± 28,3 г. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 1-місячного віку (на 92,9 % відносно 1-добових рептилій), 2-місячного віку (на 140,7 % відносно 1-місячних), 3-місячного віку (на 352,3 % відносно 2-місячних), 6-місячного віку (на 97,6 % відносно 3-місячних) і 1-річного віку (на 347,8 % відносно 6-місячних).

Довжина всього тіла єменських хамелеонів добового віку становила 7,0 ± 0,5 см, 1-річного віку – 44,3 ± 1,0 см, що було більше на 532,9 %. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 2-місячного віку (на 94,3 % відносно 1-добових рептилій), 6-місячного віку (на 92,6 % відносно 2-місячних), 1-річного віку (на 69,1 % відносно 6-місячних).

Таблиця 1.

Маса і довжина тіла єменських хамелеонів 1–добового – 1-річного віку (M±Sd, n=5)

Вік	Маса тіла, г	Довжина всього тіла, см	SVL, см
1 дб	1,4±0,1^{a}	7,0±0,5^{a}	3,1±0,3^{a}
7 дб	1,8±0,1^{ab}	7,4±0,1^{ab}	3,3±0,3^{ab}
14 дб	2,1±0,1^{ab}	9,3±0,1^{ab}	4,0±0,2^{ab}
1 міс.	2,7±0,3^{b}	9,9±0,2^{ab}	4,4±0,4^{ab}
2 міс.	6,5±0,4^{c}	13,6±0,3^{b}	6,6±0,5^{b}
3 міс.	29,4±3,3^{d}	16,0±0,6^{bc}	8,1±1,2^{bc}
6 міс.	58,1±6,3^{e}	26,2±0,9^{c}	12,3±1,8^{c}
8 міс.	66,0±3,0^{ef}	27,3±0,4^{cd}	12,9±0,7^{cd}
1 р.	260,2±28,3^{f}	44,3±1,0^{d}	20,8±1,9^{d}

Примітки: різні літери позначають значення, що суттєво відрізняються одне від одного в межах стовпця за результатами порівняння за допомогою тесту Тьюкі ($P < 0,05$).

Довжина тіла від верхівки носа до анального отвору (SVL) хамелеонів 1-річного віку порівняно з добовими була більшою у 6,7 раза. Як і довжина тіла, достовірно більшим цей показник був у рептилій 2-місячного віку (на 112,9 % відносно добових рептилій), 6-місячного віку (на 86,4 % відносно 2-місячних), 1-річного віку (на 69,1 % відносно 6-місячних).

Отже, з віком тварин відбулось збільшення як масових, так і лінійних показників тіла хамелеонів, причому такі зміни мали нерівномірний і асинхронний характер.

3.2. Топографія, анатомічна будова і вікові зміни макроскопічних показників органів травного каналу єменських хамелеонів різного віку

Грудочеревна порожнина (целом) єменських хамелеонів обмежена скелетним каркасом, що утворений хребетним стовпом і грудиною, а також ребрами, що сполучають їх між собою. Хребетний стовп складався з грудних, поперекових і крижових хребців. Ребра складались з двох сегментів – кісткового хребетно-реберного і хрящового грудинно-реберного (рис. 2).

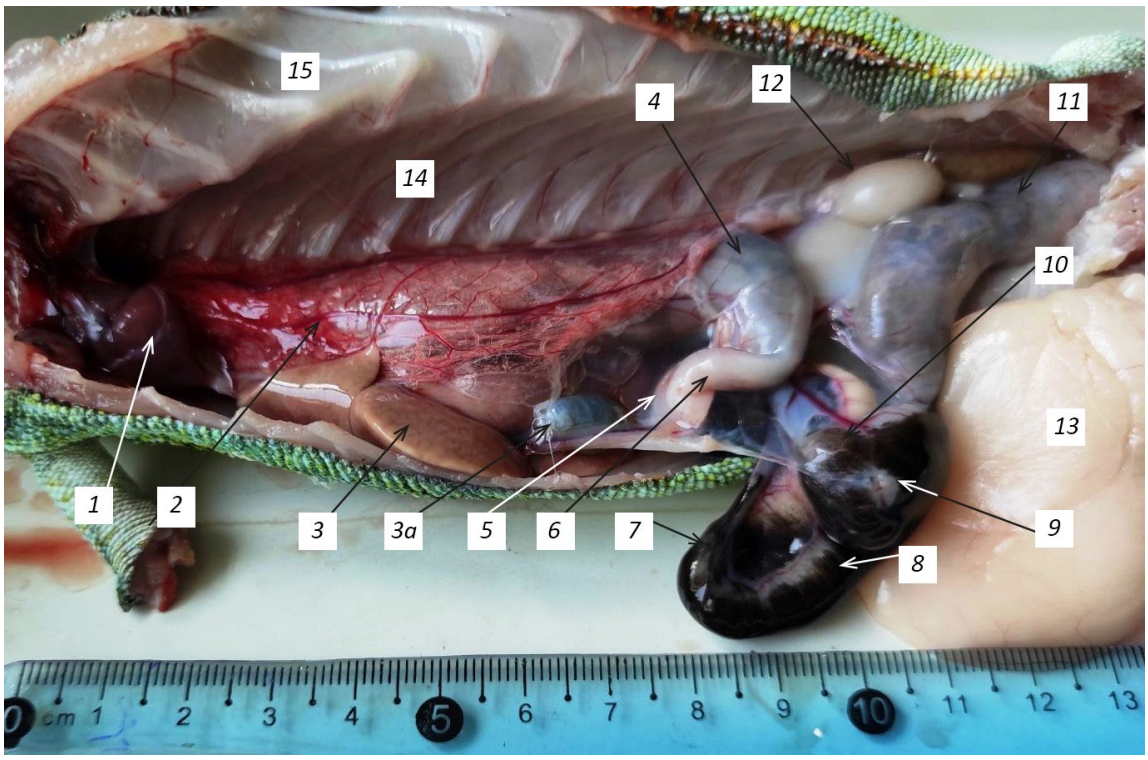

Рисунок 2. **Органи грудо-черевної порожнини і її стінка єменського хамелеону 1-річного віку.** Лівий бік. 1 – серце; 2 – легені; 3 – печінка; 3а – жовчний міхур; 4 – шлунок; 5 – підшлункова залоза; 6 – дванадцятипала кишка; 7 – порожня кишка; 8 – клубова кишка; 9 – ободова кишка; 10 – дивертикул ободової кишки; 11 – пряма кишка; 12 – сім'яник; 13 – жирове тіло; 14 – хребетно-реберні сегменти ребер; 15 – грудинно-реберні сегменти ребер.

Деякі ребра мали третій хрящовий сегмент, що був розташований між хребетно-реберним і грудинно-реберним сегментами. Дистальні хрящові сегменти кількох парастернальних ребер зливались по середній черевній лінії і утворювали каудально від грудини парастернум. Каудовентрально целом відмежований м'якою черевною стінкою. Краніально через вхідний отвір (*apertura thoracis cranialis*) в целом входив стравохід, каудально через вихідний отвір (*apertura pelvis caudalis*) – клоака.

Стравохід у вигляді тонкої короткої трубки розташований вздовж осі тіла і перед входом у шлунок зміщувався вліво. Чіткої межі між стравоходом і порожнім шлунком не виявлено. У випадку наповнення шлунка кормом він чітко виділявся значно більшим діаметром від стравоходу (рис. 3).

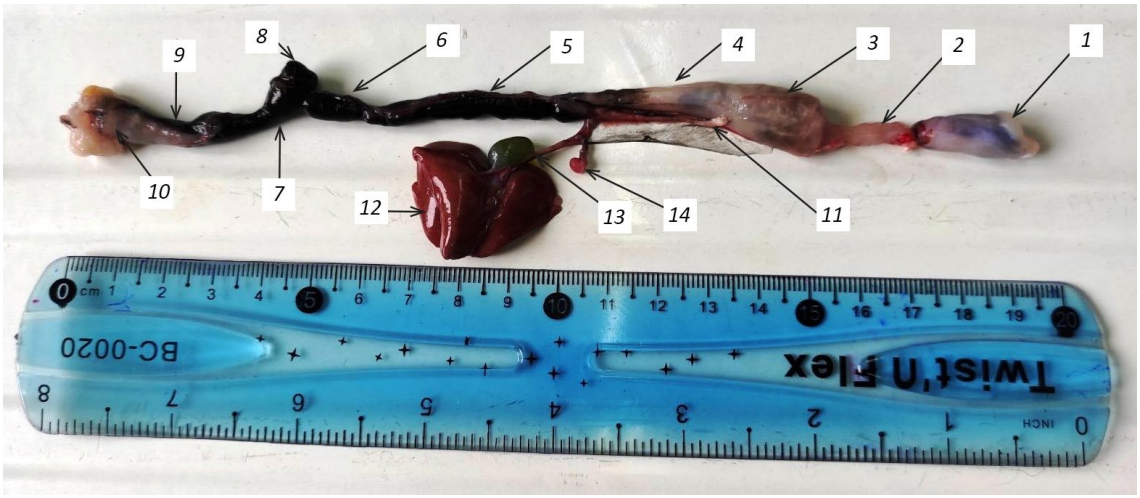

Рисунок 3. **Органи травлення єменського хамелеону 8-місячного віку.** 1 – язик; 2 – стравохід; 3 – шлунок; 4 – дванадцятипала кишка; 5 – порожня кишка; 6 – клубова кишка; 7 – ободова кишка; 8 – дивертикул ободової кишки; 9 – пряма кишка; 10 – клоака; 11 – підшлункова залоза; 12 – печінка; 13 – жовчний міхур; 14 – селезінка.

У порожньому стані шлунок мав циліндричну форму. Тіло шлунка розташоване переважно у правій частині грудочеревної порожнини дорсально відносно печінки і каудальної порожнистої вени, а його пілоричний відділ – у лівій частині. Пілорична частина шлунка без різкої межі переходила у тонкий

відділ кишечника, що відрізнявся значно меншим діаметром і був розташований переважно в каудальній частині грудочеревної порожнини. Вентрально від шлунка розташована селезінка, що мала сферичну форму і вишнево-червоний колір.

Тонкий відділ кишечника розташований в каудовентральній частині грудочеревної порожнини, краніально межуючи з печінкою і легенями, каудодорсально – з нирками. У складі тонкого відділу кишечника єменського хамелеону нами було виділено три кишки: дванадцятипалу, порожню і клубову. Від порожньої дванадцятипала кишка відмежована місцем впадінням в неї вивідної протоки підшлункової залози і жовчної протоки. На поверхні дванадцятипалої кишки розташована підшлункова залоза, що мала форму вузької тонкої смужки блідо-рожевого кольору (рис. 4).

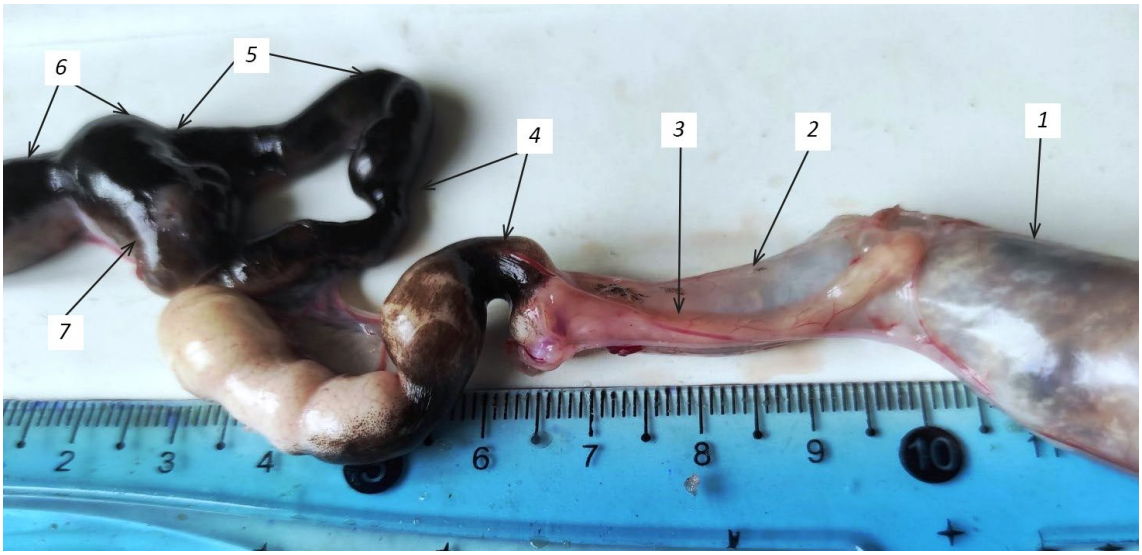

Рисунок 4. **Органи травлення єменського хамелеону 1-річного віку.** 1 – шлунок; 2 – дванадцятипала кишка; 3 – підшлункова залоза; 4 – порожня кишка; 5 – клубова кишка; 6 – ободова кишка; 7 – дивертикул ободової кишки.

Порожня кишка була найдовшою і утворювала U-подібну петлю, що утримувалась на довгій брижі. У кінці дистальної частини петлі порожня кишка переходила у коротку клубову, що впадала в ободову кишку. Межею

між клубовою і ободовою кишками був вузький отвір, утворений клубово-ободовим сфінктером.

У складі товстого відділу кишечника єменських хамелеонів нами було виділено дві кишки: ободову і пряму. Ободова кишка містилась переважно посередині целому між правим і лівим жировим тілом в каудовентральній частині грудочеревної порожнини. Порівняно з клубовою кишкою, ободова відрізнялась значно більшим діаметром. Її характерною особливістю було наявність випину – дивертикулу, що відповідав сліпій кишці. Відносно ободової кишки вісь дивертикулу була направлена дещо каудально. Перед переходом у пряму кишку ободова звужувалась і утворювала ободовий перешийок, що мав циліндричну форму. Пряма кишка відрізнялась великим діаметром, була розташована прямо вдовж осі тіла і переходила в клоаку.

Звертає на себе увагу повне або часткове забарвлення в чорний колір серозної оболонки кишечника, починаючи від дванадцятипалої кишки і закінчуючи прямою кишкою.

Поверхнева структура слизової оболонки травного каналу мала суттєві особливості в різних його ділянках (рис. 5).

У стравоході слизова оболонка утворювала кілька поздовжніх, майже паралельно розташованих складок, що продовжувались до входу в шлунок. Слизова оболонка шлунка мала кілька товстих складок, що йшли в різних напрямках. Слизова оболонка дванадцятипалої кишки мала чітко помітні тонкі поздовжні складки, які в порожній кишці були більшими в кількості, тонкими, хвилястими і мали дещо хаотичне розташування. У клубовій кишці кількість і висота складок були меншими. Клубову і ободову кишку розділяв клубово-ободовий отвір, в основі якого містилась товста циркулярна складка, що утворювала ілеоколічний клапан (рис. 6). Слизова оболонка ободової і прямої кишки мала кілька поздовжніх складок і була відмежована одна від одної циркулярною складкою.

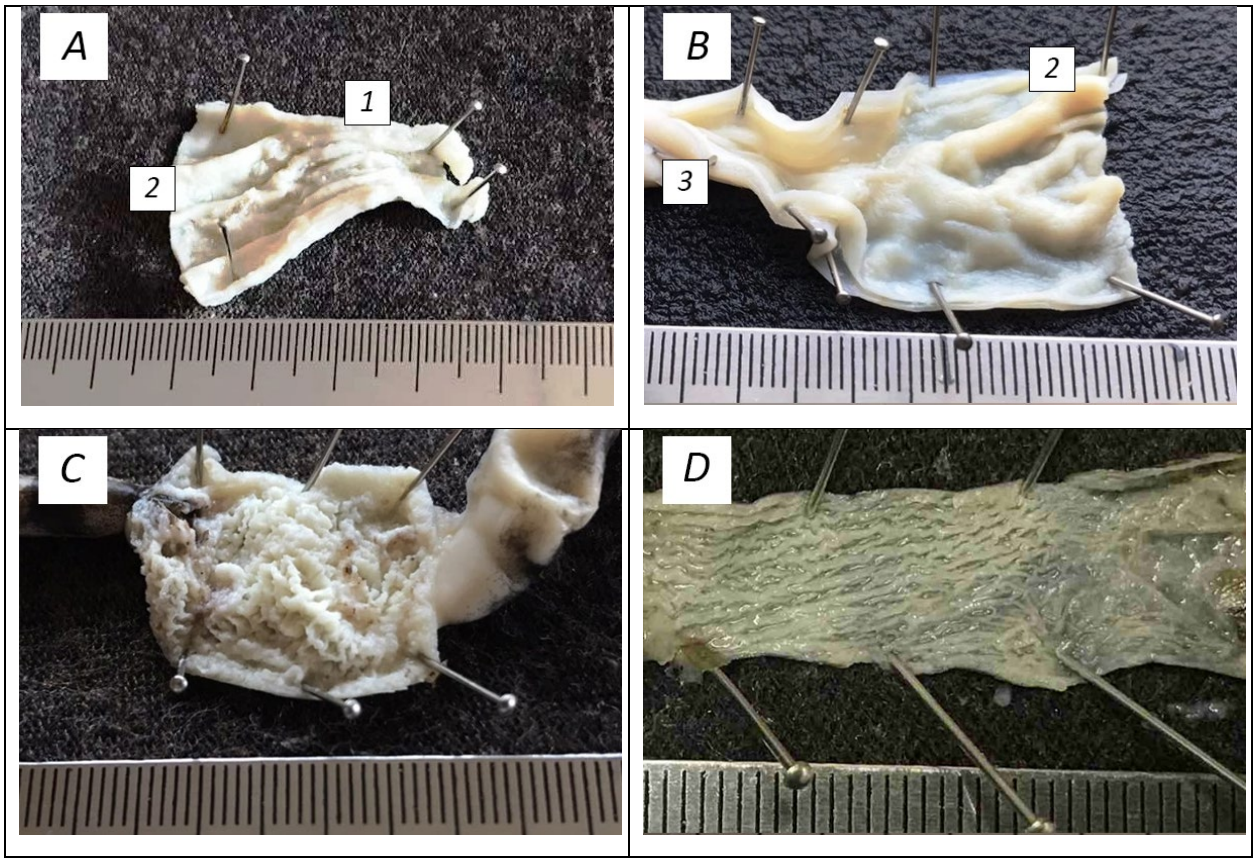

Рисунок 5. **Поверхнева структура слизової оболонки стравоходу, шлунка і тонкого відділу кишечника єменського хамелеону 1-річного віку. A** – стравохід – шлунок; **B** – шлунок – дванадцятипала кишка; **C** – порожня кишка; **D** – клубова кишка. 1 – стравохід; 2 – шлунок; 3 – дванадцятипала кишка.

Ділянка ободової кишки перед прямою кишкою мала кілька чітко виражених поздовжніх складок, її діаметр дещо зменшувався, що відповідало ободовому перешийку. Слизова оболонка ободового дивертикулу була гладкою. Слизова оболонка клоаки мала кілька чітко виражених поздовжніх складок.

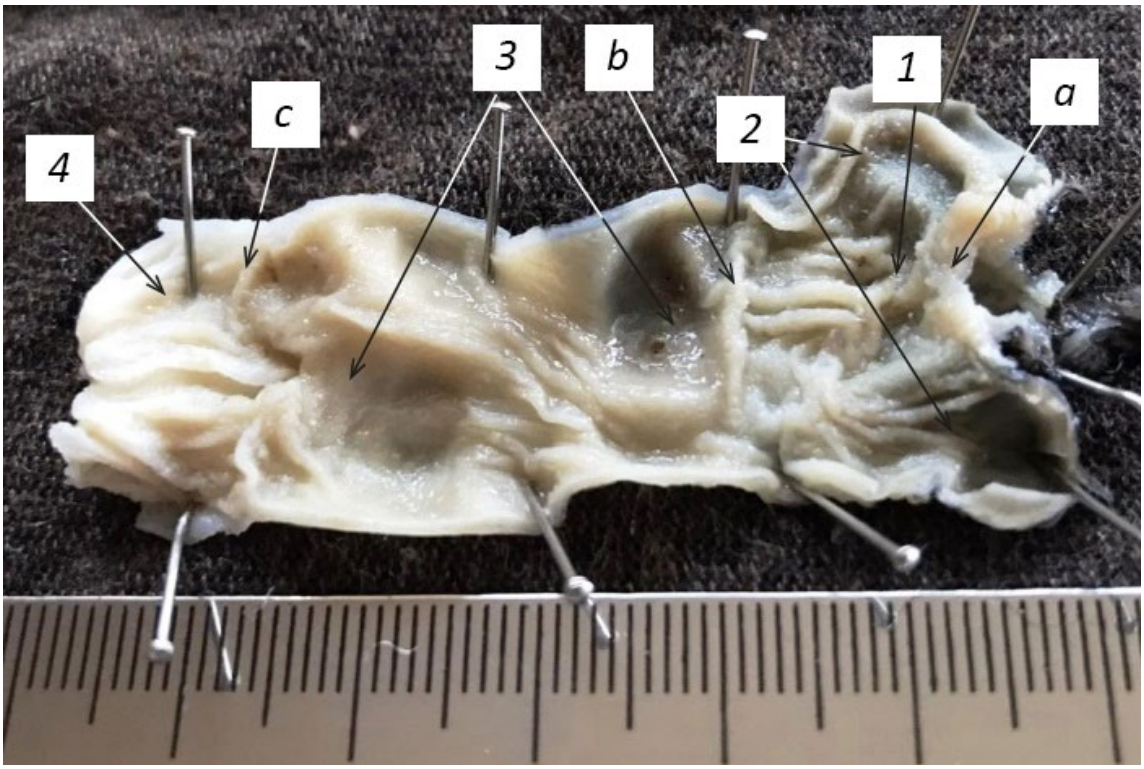

Рисунок 6. **Поверхнева структура слизової оболонки товстого відділу кишечника єменського хамелеону 1-річного віку.** 1 – ободова кишка; 2 – дивертикул ободової кишки; 3 – пряма кишка; 4 – клоака; a – ілеоколічний клапан; b – циркулярна складка між ободовою і прямою кишкою; c – циркулярна складка між прямою кишкою і клоакою.

Найменшою довжина травного каналу була у молодняку 7-добового віку і становила 7,5 ± 0,8 см (табл. 2). Найбільшого значення (38,0 ± 6,3 см) вона набувала у особин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 3-місячного віку (на 63,0 % відносно добових рептилій) і 1-річного віку (на 133,1 % відносно 3-місячних).

Відношення довжини травного каналу до SVL у молодняку добового віку було найбільшим і становило 3,2 ± 0,2. З віком тварин воно ставало меншим і мінімального значення (1,8 ± 0,2) набувало у особин 8-місячного і 1-річного віку.

Таблиця 2.

Маса і довжина тіла єменських хамелеонів 1–добового – 1-річного віку (M±Sd, n=5)

Вік	Довжина травного каналу, см	Відношення довжини травного каналу до SVL
1 дб	10,0±1,5^{ab}	3,2
7 дб	7,5±0,8^{a}	2,3
14 дб	8,6±0,7^{ab}	2,1
1 міс.	10,2±1,9^{ab}	2,4
2 міс.	12,8±0,7^{ab}	1,9
3 міс.	16,3±1,7^{b}	2,0
6 міс.	23,7±2,4^{bc}	1,9
8 міс.	22,6±2,9^{bc}	1,8

Примітки: див. табл. 1.

Довжина стравоходу найменшою була у хамелеонів добового віку і становила 3,9 ± 0,71 мм (табл. 3). Загальною закономірністю було її збільшення з віком рептилій. Найбільшого значення (35,6 ± 4,81 мм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 14-добового віку (на 151,3 % відносно 1-добових ящірок), 3-місячного віку (на 71,4 % відносно 14-добових рептилій) і 1-річного віку (на 81,1 % відносно 3-місячних особин).

За результатами визначення морфометричних параметрів стравоходу було встановлено, що в новонароджених хамелеонів його діаметр становив 1,2 ± 0,2 мм. Перше достовірне збільшення діаметру стравоходу було встановлено у тварин 2-місячного віку (на 91,7 % відносно 1-добових). У старших тварин достовірно більшим цей показник був у особин 3-місячного віку (на 52,2 % відносно 2-місячних), 1-річного віку (на 80,0 % відносно 3-місячного).

Максимального значення (6,3 ± 0,6 мм) цей показник набував у особин 1-річного віку.

Таблиця 3

Морфометричні показники довжини і діаметру стравоходу єменського хамелеону (M ± Sd, n = 5)

Вік	Довжина, мм	Діаметр, мм	Індекс видовження стравоходу
1 дб	3,9±0,71^{a}	1,2±0,2^{a}	3,3±0,2^{a}
7 дб	7,2±0,70^{ab}	1,5±0,2^{ab}	4,7±0,3^{b}
14 дб	9,8±0,89^{b}	1,7±0,1^{ab}	5,7±0,6^{bc}
1 міс.	10,8±0,92^{bc}	1,6±0,2^{ab}	6,9±0,7^{c}
2 міс.	11,7±1,10^{bc}	2,3±0,2^{b}	5,2±0,6^{bc}
3 міс.	16,8±1,24^{c}	3,5±0,3^{c}	4,9±0,5^{bc}
6 міс.	21,6±1,56^{cd}	3,8±0,3^{cd}	5,8±1,0^{bc}
8 міс.	22,2±1,48^{cd}	4,4±0,3^{cd}	5,0±0,6^{bc}
1 р.	35,6±4,81^{d}	6,3±0,6^{d}	5,7±0,9^{bc}

Примітки: див. табл. 1.

Індекс видовження стравоходу (відношення довжини до діаметру) найменше значення мав у рептилій добового віку і становив 3,3 ± 0,2. Упродовж першого тижня постнатального періоду онтогенезу цей показник достовірно зріс до 4,7 ± 0,3 порівняно з добовими тваринами. Найбільше значення цього індексу було встановлено у хамелеонів 1-місячного віку, коли він досягав значення 6,9 ± 0,7, що достовірно було більше порівняно з показником особин 7-добового віку. У рептилій старшого віку (від 2-місячного до 1-річного) значення індексу були меншими і його динаміка характеризувалась відносною стабільністю. У цей віковий період значення індексу видовження визначали в межах 4,9 ± 0,5 – 5,8 ± 1,0.

Із збільшенням маси і довжини тіла єменських хамелеонів, збільшувалась і абсолютна маса їх шлунка і кишечника. Порівняно з добовими, абсолютна маса шлунка і кишечника тварин 1-річного віку була більшою у 170,5 і 226,3 раза відповідно (табл. 4).

Таблиця 4.

Маса шлунка і кишечника єменського хамелеону 1–добового – 1-річного віку (M±Sd, n=5)

Вік	Маса шлунка		Маса кишечника	
	абсолютна, мг	відносна, %	абсолютна, мг	відносна, %
1 дб	27,8±2,3^{a}	2,0	60,8±4,8^{a}	4,3
7 дб	46,8±4,2^{ab}	2,7	86,8±7,6^{ab}	5,0
14 дб	70,4±6,4^{b}	3,4	114,2±10,2^{b}	5,5
1 міс.	84,6±7,6^{ab}	3,1	224,2±20,0^{c}	8,1
2 міс.	168,6±15,5^{c}	2,6	510,0±49,0^{d}	7,8
3 міс.	710,0±55,2^{d}	2,4	1802,0±170,5^{e}	6,0
6 міс.	1390,0±115,4^{e}	2,4	4188,0±404,4^{ef}	7,1
8 міс.	1540,0±122,1^{ef}	2,7	3174,0±281,2^{f}	4,9
1 р.	4740,0±509,9^{f}	1,9	13758,0±1086,4^{g}	5,2

Примітки: див. табл. 1.

Абсолютна маса шлунка найменшою була у молодняку добового віку, у старших вона збільшувалась, набуваючи найбільшого значення (4740,0 ± 509,9 мг) у 1-річному віці. Достовірно більшим цей показник був у ящірок 14-добового віку (на 153,2 % відносно добових), 2-місячного віку (на 139,5 % відносно 14-добових), 3-місячного віку (на 320,1% відносно 2-місячних), 6-місячного віку (на 95,8 % відносно 3-місячних) і 1-річного віку (на 207,8 % відносно 6-місячних).

Абсолютна маса кишечника також найменшою була у молодняку добового віку і становила 60,8 ± 4,8 мг. У старших особин з віком вона

збільшувалась, набуваючи найбільшого значення (13758,0 ± 1086,4 мг) у 1-річному віці. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 14-добового віку (на 86,9 % відносно добових), 1-місячного віку (на 96,5 % відносно 14-добових), 2-місячного віку (на 127,7 % відносно 1-місячних), 3-місячного віку (на 253,3 % відносно 2-місячних), 8-місячного віку (на 76,1 % відносно 3-місячних) і 1-річного віку (на 333,5 % відносно 8-місячних). Відносна маса кишечника найбільше значення мала у тварин 1-6-місячного віку.

На тлі значного збільшення абсолютної маси шлунка і кишечника з віком тварин, їх лінійні показники змінювались у меншій мірі (табл. 5).

Таблиця 5.

Лінійні показники шлунка і кишечника єменського хамелеону 1–добового – 1-річного віку (M ± Sd, n = 5)

Вік	Шлунок		Кишечник
	довжина, мм	ширина, мм	довжина, мм
1 дб	$11,4\pm0,8^{a}$	$1,4\pm0,1^{a}$	$75,0\pm6,9^{ab}$
7 дб	$14,0\pm1,0^{ab}$	$1,8\pm0,1^{ab}$	$43,5\pm4,5^{a}$
14 дб	$15,2\pm1,6^{ab}$	$2,2\pm0,2^{ab}$	$50,4\pm3,9^{ab}$
1 міс.	$18,2\pm1,1^{ab}$	$2,6\pm0,1^{ab}$	$61,2\pm4,2^{ab}$
2 міс.	$20,4\pm2,1^{b}$	$5,6\pm0,4^{b}$	$81,6\pm10,8^{bc}$
3 міс.	$24,4\pm1,9^{bc}$	$9,8\pm0,6^{c}$	$96,8\pm8,6^{b}$
6 міс.	$23,8\pm2,3^{bc}$	$10,6\pm0,8^{cd}$	$156,0\pm11,6^{cd}$
8 міс.	$25,4\pm5,0^{bc}$	$9,4\pm1,5^{cd}$	$144,4\pm13,8^{c}$
1 р.	$57,6\pm8,4^{c}$	$15,4\pm1,8^{d}$	$242,4\pm20,4^{d}$

Примітки: див. табл. 1.

Довжина і ширина шлунка найменшою була у молодняку добового віку і становила, відповідно – 11,4 ± 0,8 і 1,4 ± 0,1 мм. З віком рептилій вона збільшувалась, набуваючи найбільшого значення (відповідно, 57,6 ± 8,4 і 15,4 ± 1,8 мм) в особин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у

рептилій 2-місячного віку (на 78,9 і 300,0 % відносно 1-добових) і 1-річного віку (на 182,3 і 57,1 % відносно 2-місячних).

Довжина кишечника найменшою була у молодняку 7-добового віку і становила 43,5 ± 4,5 мм (табл. 4). У старших особин вона збільшувалась, набуваючи найбільшого значення (242,4 ± 20,4 мм) у рептилій 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 3-місячного віку (на 122,5 % відносно 7-добових), 8-місячного віку (на 49,2 % відносно 3-місячних) і 1-річного віку (на 67,8 % відносно 8-місячних).

Отже, у травному каналі єменського хамелеону описано топографію і особливості анатомічної будови стравоходу, шлунка і кишечника. Показники маси і довжини органів травного каналу збільшувались з віком тварин, причому такі зміни мали нерівномірний і асинхронний характер.

Основні матеріали даного підрозділу викладено в роботах [8, 9, 10, 13 і 89].

3.3. Мікроскопічна будова стравоходу єменських хамелеонів різного віку

Характерною особливістю будови стравоходу хамелеонів була наявність поздовжніх складок слизової оболонки, що були виявлені на всьому його протязі (рис. 7).

Не залежно від віку, на поперечному зрізі стравоходу спостерігали від 3 до 7 поздовжніх складок різної висоти і ширини. Загальною закономірністю було збільшення їх лінійних параметрів упродовж усього періоду експерименту (табл. 6).

Висота складок стравоходу хамелеонів добового віку становила 265,7 ± 22,1 мкм. У рептилій 3-місячного віку цей показник набував найбільшого значення і становив 1550,8 ± 114,0 мкм. Достовірно більшим цей показник був у особин 7-добового віку (на 79,6 % відносно добових рептилій), 1-місячного віку (на 65,4 % відносно 7-добових) і 3-місячного віку (на 102,0 % відносно 1-місячних). У тварин старших 3-місячного віку показник висоти складок мав

тенденцію до зменшення і не мав достовірної різниці, що вказує на його стабілізацію.

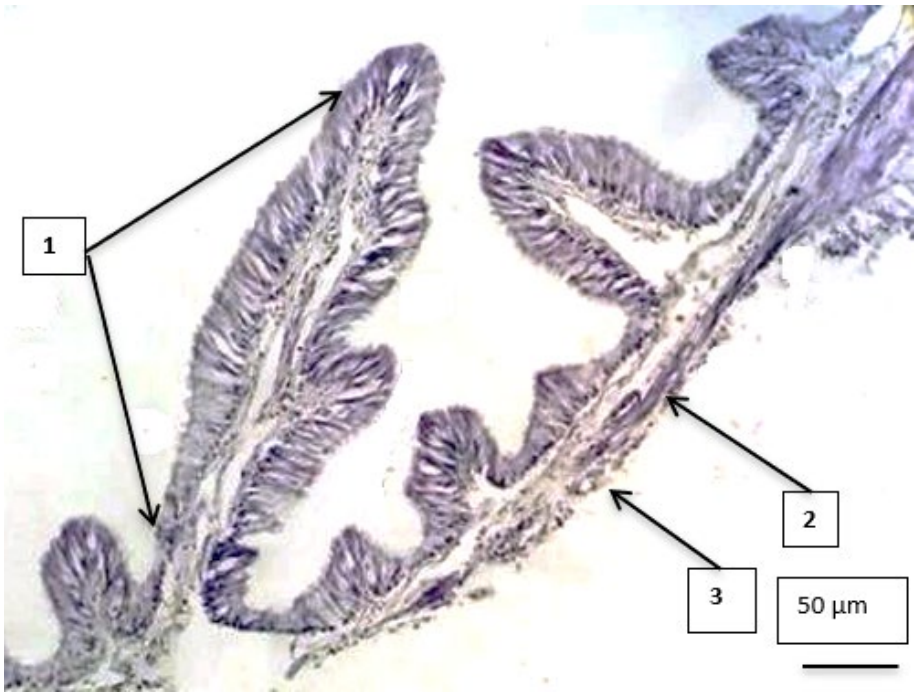

Рисунок 7. **Краніальна частина стравоходу єменського хамелеона 1-місячного віку** (гістологічний препарат, забарвлення гематоксиліном і еозином). 1 – складка слизової оболонки; 2 – м'язова оболонка; 3 – адвентиція.

При дослідженні морфометричних параметрів стравоходу було встановлено, що у новонароджених хамелеонів (1 доба) ширина складок становила 206,7 ± 14,3 мкм. Перше достовірне їх збільшення порівняно з початковим показником було зафіксовано у віці 14 діб, коли він досягав значення 315,5 ± 26,4 мкм. Наступне достовірне збільшення цього показника було встановлено у особин 3-місячного віку (на 128,3 % відносно 14-добових рептилій). У тварин старших 3-місячного віку спостерігали тенденцію до збільшення цього показника, втім різниця значень між ними була не достовірною.

Таблиця 6

Морфометричні показники складок слизової оболонки стравоходу єменського хамелеона (M ± Sd, n = 5)

Вік	Висота складки, мкм	Ширина складки, мкм	Індекс видовження складок
1 дб	265,7±22,1^{a}	206,7±14,3^{a}	1,3±0,1^{a}
7 дб	476,3±34,5^{b}	264,8±20,7^{ab}	1,8±0,2^{ab}
14 дб	587,8±47,3^{bc}	315,5±26,4^{b}	1,9±0,1^{b}
1 міс.	768,6±50,2^{c}	354,8±28,6^{bc}	2,2±0,2^{b}
2 міс.	781,8±75,3^{cd}	373,8±32,5^{bc}	2,1±0,2^{b}
3 міс.	1550,8±114,0^{d}	719,3±67,3^{c}	2,2±0,2^{b}
6 міс.	1222,7±104,8^{d}	740,0±55,0^{c}	1,7±0,2^{b}
8 міс.	1134,2±97,6^{d}	853,8±74,3^{c}	1,3±0,2^{ab}
1 р.	1453,0±130,0^{d}	892,8±80,4^{c}	1,6±0,2^{ab}

Примітки: див. табл. 1.

У рептилій добового віку індекс видовження складок стравоходу мав найменше значення і становив 3,3 ± 0,2. Найбільше значення цього індексу було встановлено у хамелеонів 1-місячного віку, коли він досягав значення 2,2 ± 0,2, що достовірно було більше порівняно з показником особин добового віку. У рептилій старшого віку (від 2-місячного до 1-річного) значення індексу дорівнювали йому, або були меншими і його динаміка характеризувалась відносною стабільністю. У цей віковий період значення індексу видовження визначали в межах 1,3 ± 0,2 – 2,2 ± 0,2.

За результатами гістологічного дослідження в складі стінки всіх частин стравоходу хамелеонів було визначено три оболонки: слизову, м’язову і зовнішню. Зовнішня оболонка в шийному вісцеральному просторі була представлена адвентицією, а в грудочеревній порожнині – серозною оболонкою.

У складі слизової оболонки було виявлено 4 шари: епітеліальний, власну пластинку, м’язову пластинку і підслизову основу (рис. 3). Епітеліальний шар слизової оболонки краніальної частини стравоходу був утворений одношаровим призматичним багаторядним епітелієм, ядра клітин якого були розташовані на різній висоті (див. рис. 2). У ньому нами було встановлено два типи клітин – війчасті і келихоподібні (рис. 8).

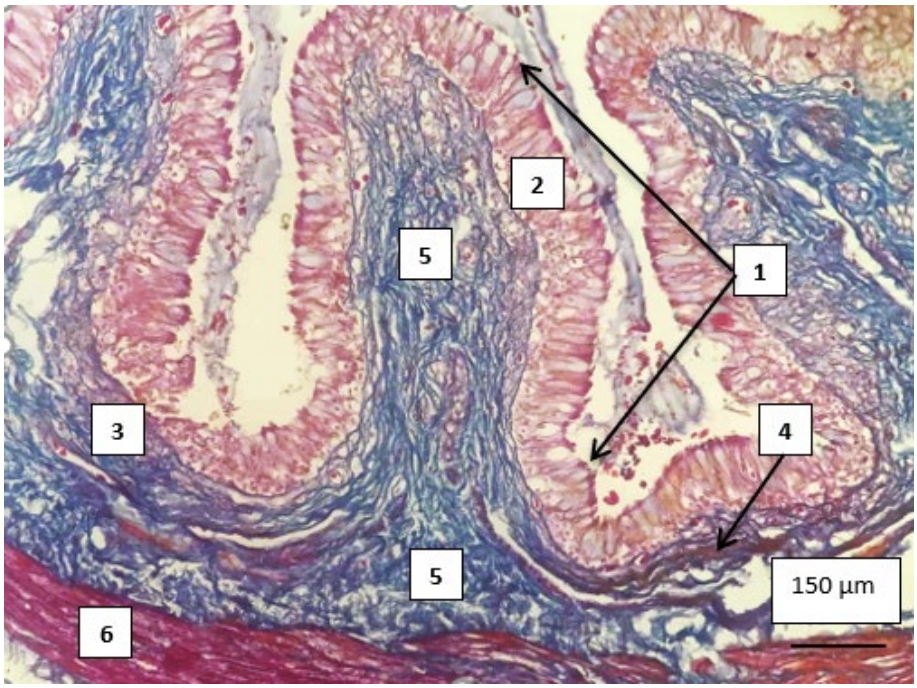

Рисунок 8. **Краніальна частина стравоходу єменського хамелеона 1-річного віку** (гістологічний препарат): 1 – складка слизової оболонки; 2 – епітеліальний шар; 3 – власна пластинка; 4 – м’язова пластинка; 5 – підслизова основа; 6 – м’язова оболонка; забарвлення за Маллорі.

Війчасті клітини епітелію стравоходу хамелеонів на апікальному полюсі мали численні довгі війки. Під їх плазмолемою виявляли тонку слабо базофільну ниткоподібну структуру, що відповідала лінійному скупченню базальних тілець війок (рис. 9). Келихоподібні клітини характеризувались наявністю оптично майже прозорої, слабо оксифільної маси секреторних слизових включень на їх апікальному полюсі.

Власна пластинка слизової оболонки стравоходу хамелеонів була побудована з волокнистої пухкої сполучної тканини, в складі якої виявляли

численні фібробласти, іноді зернисті і незернисті лейкоцити, колагенові волокна, а також дрібні судини мікроциркуляторного русла. Під власною пластинкою у вигляді тонкої смужки виявляли тонкі тяжі клітин гладкої м'язової тканини, що утворювали м'язову пластинку слизової оболонки. Вона складалась переважно з одного циркулярного шару клітин, іноді в ній виявляли два шари клітин – внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній. Підслизова основа, як і власна пластинка, була побудована з волокнистої пухкої сполучної тканини, але на відміну він неї містила меншу кількість клітин, волокнистих структур і більшу кількість судин мікроциркуляторного русла.

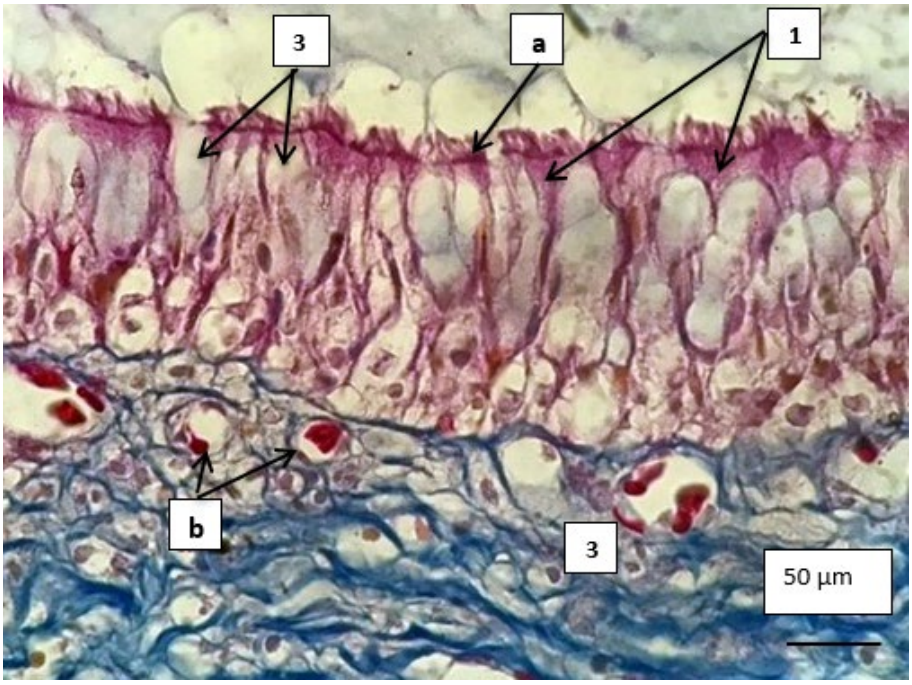

Рисунок 9. **Краніальна частина стравоходу єменського хамелеона 8-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – війчасті епітеліоцити; a – базальні тільця війок; 2 – келихоподібні клітини; 3 – власна пластинка; b – кровоносні капіляри; забарвлення за Маллорі.

У складі м'язової оболонки стінки стравоходу єменських хамелеонів виявляли два шари – більш товстий внутрішній циркулярний і менш товстий зовнішній поздовжній, що були побудовані з гладкої м'язової тканини.

В епітеліальному шарі середньої і каудальної частини стравоходу хамелеонів різного віку виявляли лише один тип клітин – епітеліоцити з мікроворсинками (рис. 10).

Такі клітини мали видовжену призматичну форму з оксифільною цитоплазмою і базально розташоване овальної форми ядро, що містило 1-2 ядерця. Слід відмітити важливу тінкторіальну особливість таких епітеліоцитів. На гістологічних препаратах, забарвлених за Маллорі, їх апікальні полюси, що займали від третини до половини висоти клітин, були забарвлені більш інтенсивно, виявляли виражену фуксинофілію. У складі таких апікальних ділянок епітеліоцитів виявляли дрібнодисперсні секреторні гранули.

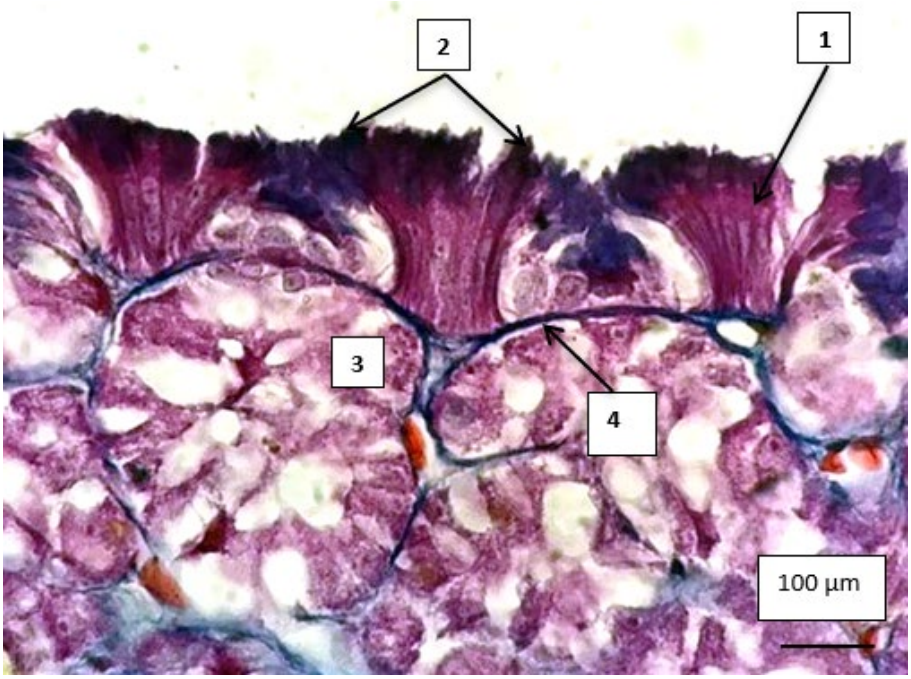

Рисунок 10. **Середня частина стравоходу єменського хамелеону 1-річного віку** (гістологічний препарат): 1 – епітеліоцити з мікроворсинками; 2 – міжзалозисті випини; 3 – епітеліоцити трубкоподібних залоз; 4 – прошарки пухкої сполучної тканин власної пластинки слизової оболонки; забарвлення за Маллорі.

Наступною особливістю епітеліального шару була відмінність у розташуванні епітеліоцитів. У краніальній частини стравоходу епітеліоцити утворювали суцільний шар приблизно однакової висоти. У середній і каудальній частині групи епітеліоцитів утворювали випини – структури, подібні до дуже коротких ворсинок. Вони містились між гирлами залоз і тому ми їх визначили як міжзалозисті випини (МЗВ). Іноді такі скупчення епітеліоцитів мали в своїй основі незначні випини власної пластинки.

Власна пластинка слизової оболонки містила щільно розташовані трубкоподібної форми залози (рис. 11).

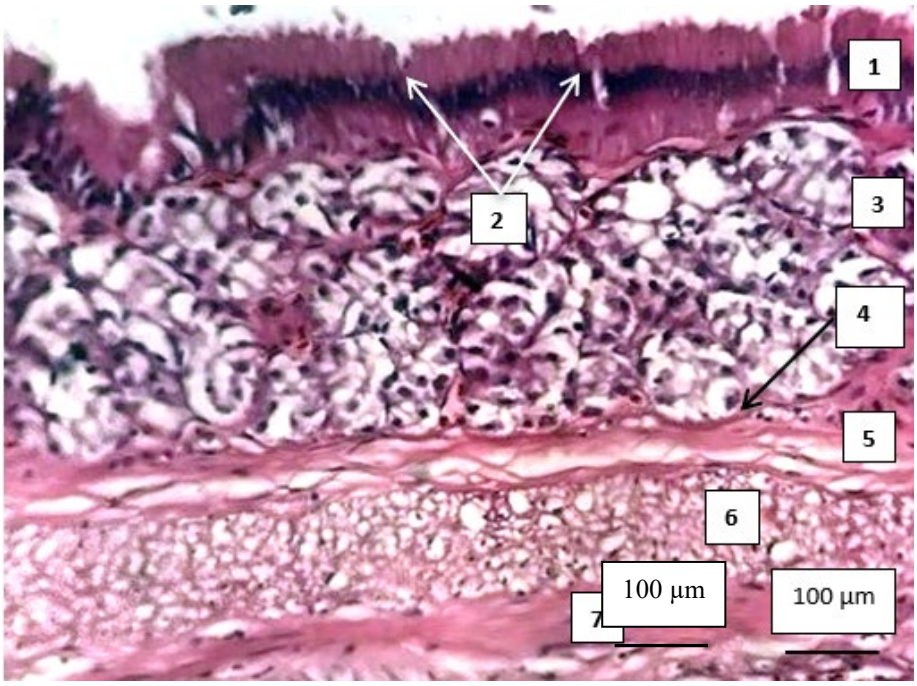

Рисунок 11. **Середня частина стравоходу єменського хамелеону 3-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – епітеліоцити з мікроворсинками; 2 – міжзалозисті випини; 3 – трубкоподібні залози; 4 – м’язова пластинка слизової оболонки; 5 – підслизова основа; 6 – внутрішній шар м’язової оболонки; 7 – зовнішній шар м’язової оболонки; забарвлення гематоксилін і еозин.

Своїми гирлами вони відкривались між МЗВ. У їх складі можна було виділити глибше розташовані довгі секреторні відділи і короткі вивідні протоки. Епітеліоцити секреторних відділів мали переважно кубічну або

високу кубічну форму і містили слабо забарвлену дрібнозернисту оксифільну цитоплазму. Епітеліоцити вивідних протоків були меншими і містили інтенсивно забарвлену оксифільну цитоплазму.

Морфометричними показники МЗВ слизової оболонки стравоходу єменських хамелеонів наведено у табл. 7.

Таблиця 7

Морфометричні показники МЗВ середньої частини стравоходу єменського хамелеона (M ± Sd, n = 5)

Вік	Висота МЗВ, мкм	Ширина МЗВ, мкм	Індекс видовження МЗВ
1 дб	$37,4\pm3,2^{a}$	$24,3\pm2,2^{a}$	1,5
7 дб	$47,4\pm4,1^{ab}$	$27,8\pm1,9^{ab}$	1,7
14 дб	$48,1\pm4,0^{ab}$	$25,3\pm2,0^{ab}$	1,9
1 міс.	$95,3\pm8,6^{bc}$	$34,0\pm2,8^{b}$	2,8
2 міс.	$98,1\pm8,3^{bc}$	$37,4\pm2,7^{bc}$	2,6
3 міс.	$103,4\pm7,3^{bc}$	$62,5\pm4,8^{c}$	1,7
6 міс.	$87,7\pm7,8^{b}$	$68,3\pm5,4^{c}$	1,3
8 міс.	$123,7\pm9,6^{c}$	$56,5\pm4,3^{c}$	2,2
1 р.	$190,7\pm14,7^{d}$	$78,0\pm6,7^{c}$	2,4

Примітки: див. табл. 1.

Висота МЗВ стравоходу хамелеонів добового віку була найменшою і становила 37,4 ± 3,2 мкм. З віком тварин вона збільшувалась, сягаючи максимального значення (190,7 ± 14,7 мкм) в особин 1-річного віку. Параметрам дорослих тварин даний показник відповідав вже у 1-місячному віці. Його перше достовірне збільшення порівняно з початковим показником було зафіксовано у тварин віком 1 місяць, коли показник досягав 95,3 ± 8,6 мкм. Наступне достовірне збільшення цього показника було встановлено в

особин 8-місячного віку (на 40,6 % відносно 6-місячних) і 1-річного віку (на 54,0 % відносно 8-місячних).

Найменшою ширина МЗВ стравоходу хамелеонів була в добовому віці і становила 24,3 ± 2,2 мкм. З віком тварин вона збільшувалась, сягаючи максимального значення (78,0 ± 6,7 мкм) в особин 1-річного віку. Його перше достовірне збільшення порівняно з початковим показником було встановлено у тварин 1-місячного віку, коли він становив 34,0 ± 2,8 мкм. Наступне достовірне збільшення цього показника було встановлено в особин 8-місячного віку (на 66,2 % відносно 1-місячних). Показники ширини МЗВ рептилій 3-місячного – 1-річного віку не мали між собою статистично достовірної різниці, що вказувало на його певну стабілізацію.

Динаміка індексу видовження МЗВ характеризувалась двоетапним збільшенням. Перший етап тривав з добового до 2-міс. віку, коли він збільшувався і його визначали в межах від 1,5 до 2,8. Другий етап тривав з 3-місячного до 1-річного, коли його визначали в межах від 1,3 до 2,4.

Глибина трубчастих залоз власної пластинки також характеризувалась віковими змінами. У період з добового до 1-місячного віку вона збільшувалась, сягаючи максимального значення (288,3 ± 20,0 мкм) у тварин 1-річного віку (табл. 8). Параметрам дорослих тварин даний показник відповідав у 3-місячному віці. Його перше достовірне збільшення порівняно з початковим показником було зафіксовано у віці 7 діб, коли він досягав 73,7 ± 5,2 мкм. Наступні достовірні збільшення цього показника було встановлено в особин 1-місячного віку (на 123,9 % відносно 7-добових) і 1-річного віку (на 74,3 % відносно 1-місячних рептилій).

Як і глибина, найменшою ширина залоз стравоходу хамелеонів була в добовому віці і становила 31,3 ± 1,9 мкм. З віком вона збільшувалась, проте не так інтенсивно, сягаючи максимального значення (52,5 ± 2,9 мкм) в особин 2-місячного віку. Параметрам дорослих тварин даний показник відповідав вже у 1-місячному віці. Достовірне збільшення порівняно з початковим показником було встановлено у тварин 2-місячного віку. Параметри ширини залоз

стравоходу особин старших 3-місячного віку не мали між собою достовірної різниці, що свідчило про певну стабілізацію.

Таблиця 8

Морфометричні показники залоз стравоходу єменського хамелеона (M ± Sd, n = 5)

Вік	Глибина залоз, мкм	Ширина залоз, мкм	Індекс видовження залоз
1 дб	44,4±3,4^{a}	31,3±1,9^{a}	1,4
7 дб	73,7±5,2^{b}	39,3±3,3^{ab}	1,9
14 дб	87,3±6,1^{bc}	37,7±2,2^{ab}	2,3
1 міс.	165,2±12,4^{c}	46,8±3,3^{ab}	3,5
2 міс.	187,7±11,6^{cd}	52,5±2,9^{b}	3,6
3 міс.	225,8±18,7^{cd}	48,7±0,8^{ab}	4,6
6 міс.	205,5±15,4^{cd}	47,0±3,3^{ab}	4,4
8 міс.	207,2±19,7^{cd}	42,3±2,9^{ab}	4,9
1 р.	288,3±20,0^{d}	50,2±4,1^{ab}	5,7

Примітки: див. табл. 1.

Індекс видовження трубкоподібних залоз стравоходу у хамелеонів добового віку був найменшим, становив 1,4 і характеризувався поступовим збільшенням, сягаючи найбільшого значення (5,7) у тварин 1-річного віку.

Результати визначення морфометричних показників товщини стінки стравоходу і його оболонок наведено у табл. 9.

Серед інших вікових груп товщина стінки стравоходу хамелеонів добового віку була найменшою і становила 137,0 ± 12,8 мкм. Загальною закономірністю було її збільшення з віком рептилій. Найбільшого значення (814,4 ± 64,7 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 14-добового віку (на 59,1 % відносно 1-

добових), 2-місячного віку (на 77,1 % відносно 14-добових рептилій) і 8-місячного віку (на 64,6 % відносно 2-місячних рептилій). У тварин старших 8-місячного віку цей показник не мав статистично достовірної різниці, що свідчить про його стабілізацію.

Таблиця 9

Товщина стінки, слизової і м'язової оболонок стравоходу єменського хамелеона (M±Sd, n=5)

Вік	Стінка, мкм	Слизова оболонка, мкм	М'язова оболонка, мкм	Відносна товщина слизової оболонки, %
1 дб	137,0±12,8^{a}	87,9±7,3^{a}	49,1±3,2^{a}	64,2
7 дб	184,9±16,2^{ab}	134,9±10,4^{b}	50,0±3,7^{ab}	73,0
14 дб	218,4±19,7^{b}	153,7±12,3^{bc}	64,7±5,5^{ab}	70,4
1 міс.	323,7±21,5^{bc}	234,3±15,0^{c}	89,4±6,1^{b}	72,4
2 міс.	386,5±30,2^{c}	272,9±22,7^{cd}	113,6±8,8^{bc}	70,6
3 міс.	434,1±34,1^{cd}	333,4±26,7^{cd}	100,7±6,8^{bc}	76,8
6 міс.	451,1±33,8^{cd}	304,6±24,6^{cd}	146,5±12,3^{c}	67,5
8 міс.	636,8±45,8^{d}	314,4±31,4^{cd}	322,4±23,7^{d}	49,4
1 р.	814,4±64,7^{d}	402,5±31,8^{d}	411,9±34,8^{d}	49,4

Примітки: див. табл. 1.

Товщина слизової оболонки стравоходу хамелеонів добового віку становила 87,9 ± 7,3 мкм. Загальною закономірністю змін її показників було збільшення з віком тварин. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже в молодняку 3-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 7-добового віку (на 53,4 % відносно добових), 1-місячного віку (на 73,3 % відносно 7-добових) і 1-річного віку (на 72,2 %

відносно 1-місячних). Максимального значення (402,5 ± 31,8 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку.

Відносна товщина слизової оболонки стравоходу хамелеонів добового віку становила 64,2 %. У період до 6-місячного віку вона мала найбільші значення (64,2 – 67,5 %). У тварин старшого віку цей показник був меншим і становив 49,4 %.

Результати визначення товщини шарів слизової оболонки стравоходу хамелеонів наведено у табл. 10.

Таблиця 10

Морфометричні показники слизової оболонки стравоходу єменського хамелеона (мкм, M ± Sd, n = 5)

Вік	Епітеліальний шар	Власна пластинка	М'язова пластинка	Підслизова основа
1 дб	24,7±2,3^{a}	44,4±3,2^{a}	6,5±0,4^{a}	12,3±0,8^{a}
7 дб	34,3±2,8^{ab}	73,7±6,4^{b}	7,3±0,6^{ab}	19,6±1,7^{b}
14 дб	31,4±2,5^{ab}	87,3±7,4^{bc}	9,2±0,8^{b}	25,8±1,8^{bc}
1 міс.	27,9±1,9^{ab}	165,2±15,0^{c}	13,2±0,9^{bc}	28,0±1,9^{c}
2 міс.	39,4±2,7^{b}	187,7±14,3^{cd}	15,5±1,1^{cd}	30,3±2,7^{cd}
3 міс.	50,3±3,8^{bc}	225,8±14,4^{cd}	18,6±1,1^{cd}	38,7±3,0^{d}
6 міс.	58,0±5,0^{bc}	205,5±16,3^{cd}	15,3±1,0^{c}	25,8±1,9^{bc}
8 міс.	63,2±4,5^{c}	207,2±17,4^{cd}	18,3±1,1^{cd}	25,7±1,2^{bc}
1 р.	51,4±4,1^{bc}	288,3±22,1^{d}	25,1±1,7^{d}	37,7±2,0^{d}

Примітки: див. табл. 1.

Висота епітеліального шару слизової оболонки найменшою була у молодняку добового віку і становила 24,7 ± 2,3 мкм. Загальна динаміка цього показника характеризувалась збільшенням з віком тварин. Максимальне значення (63,2 ± 4,5 мкм) цього показника визначено у рептилій 8-місячного

віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 2-місячного віку (на 59,5 % відносно добових рептилій) і 8-місячного віку (на 60,4 % відносно хамелеонів 2-місячного віку). У тварин старших 3-місячного віку різниця значень цього показника була статистично недостовірною, що свідчить про його стабілізацію.

Товщина власної пластинки слизової оболонки, як і епітеліального шару, найменшою була у молодняку добового віку і становила 44,4 ± 3,2 мкм. Загальною закономірністю змін цього показника було збільшення з віком тварин. Його максимальне значення (288,3 ± 20,1 мкм) визначено у рептилій 1-річного віку. Достовірно більшим він був у тварин 7-добового віку (на 68,2 % відносно добових), 1-місячного віку (на 121,6 % відносно 7-добових) і 1-річного віку (на 74,5 % відносно хамелеонів 1-місячного віку).

Товщина м'язової пластинки найменшою була у молодняку добового віку і становила 6,5 ± 0,4 мкм. Загальна її динаміка характеризувалась збільшенням з віком тварин. Його максимальне значення (25,1 ± 1,7 мкм) визначено в рептилій 1-річного віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 14-добового віку (на 46,2 % відносно добових), 6-місячного віку (на 66,3 % відносно 14-добових) і 1-річного віку (на 64,1 % відносно 6-місячних).

Товщина підслизової основи, як і інших шарів, найменшою була у молодняку добового віку і становила 12,3 ± 0,8 мкм. Її загальною закономірністю було збільшенням з віком тварин. Значенням дорослих тварин вона відповідала вже у молодняку 14-добового віку. Його максимальне значення (37,7 ± 2,0 мкм) визначено у рептилій 1-річного віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 7-добового віку (на 59,3 % відносно добових рептилій), 1-місячного віку (на 42,9 % відносно хамелеонів 7-добового) і 3-місячного віку (на 38,2 % відносно хамелеонів 1-місячного віку).

Товщина м'язової оболонки стравоходу хамелеонів добового віку становила 49,1 ± 3,2 мкм (табл. 11).

Загальною закономірністю було її збільшення з віком рептилій. Водночас, у деякі вікові терміни цей показник був меншим значення тварин

меншого віку. Максимального значення (411,9 ± 34,8 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим він був в особин 1-місячного віку (на 82,4 % відносно добових), 6-місячного віку (на 63,9 % відносно 1-місячних) і 1-річного віку (на 120,0 % відносно 6-місячних). В особин старших 8-місячного віку цей показник не мав статистично достовірної різниці, що свідчить про його стабілізацію.

Таблиця 11

Морфометричні показники м'язової оболонки стравоходу єменського хамелеона (M ± Sd, n = 5)

Вік	М'язова оболонка, мкм	Внутрішній шар, мкм	Зовнішній шар, мкм	Відносна товщина внутрішнього шару, %
1 дб	49,1±3,2^{a}	36,8±2,8^{ab}	12,3±0,9^{a}	75,0
7 дб	50,0±3,7^{ab}	31,3±2,9^{a}	18,7±11,2^{ab}	62,6
14 дб	64,7±5,5^{ab}	42,3±4,0^{ab}	22,4±1,8^{b}	65,4
1 міс.	89,4±6,1^{b}	58,4±5,2^{b}	31,0±2,4^{bc}	65,3
2 міс.	113,6±8,8^{bc}	75,3±5,4^{bc}	38,3±3,0^{cd}	66,3
3 міс.	100,7±6,8^{bc}	75,0±5,0^{bc}	25,7±1,3^{bc}	74,5
6 міс.	146,5±12,3^{c}	108,4±8,4^{c}	38,1±2,2^{c}	74,0
8 міс.	322,4±23,7^{d}	268,7±18,4^{d}	53,7±4,6^{d}	83,3
1 р.	411,9±34,8^{d}	325,2±25,3^{d}	86,7±5,7^{e}	79,0

Примітки: див. табл. 1.

Товщина внутрішнього шару м'язової оболонки найменше значення мала у 7-добовому віці. До 8-місячного віку тварин вона збільшувалась більш інтенсивно, ніж зовнішнього, про що свідчить збільшення показників її відносної товщини.

Отже, особливостями стравоходу хамелеонів були відмінності у будові краніальної та середньої і каудальної частин, що відрізнялись складом клітин епітеліального шару і наявністю залоз у власній пластинці слизової оболонки. З віком тварин спостерігали збільшення морфометричних показників мікроструктур стравоходу.

Основні матеріали даного підрозділу викладено в роботах [6, 8].

3.4. Мікроскопічна будова шлунка єменських хамелеонів різного віку

Стінка шлунка єменських хамелеонів складалась з трьох оболонок: слизової, м'язової і серозної. У слизовій оболонці було виявлено чотири шари: епітеліальний, власну і м'язову пластинку і підслизову основу (рис. 12).

На поперечному зрізі шлунка виявляли від однієї до шести складок слизової оболонки, до яких входили всі її чотири шари.

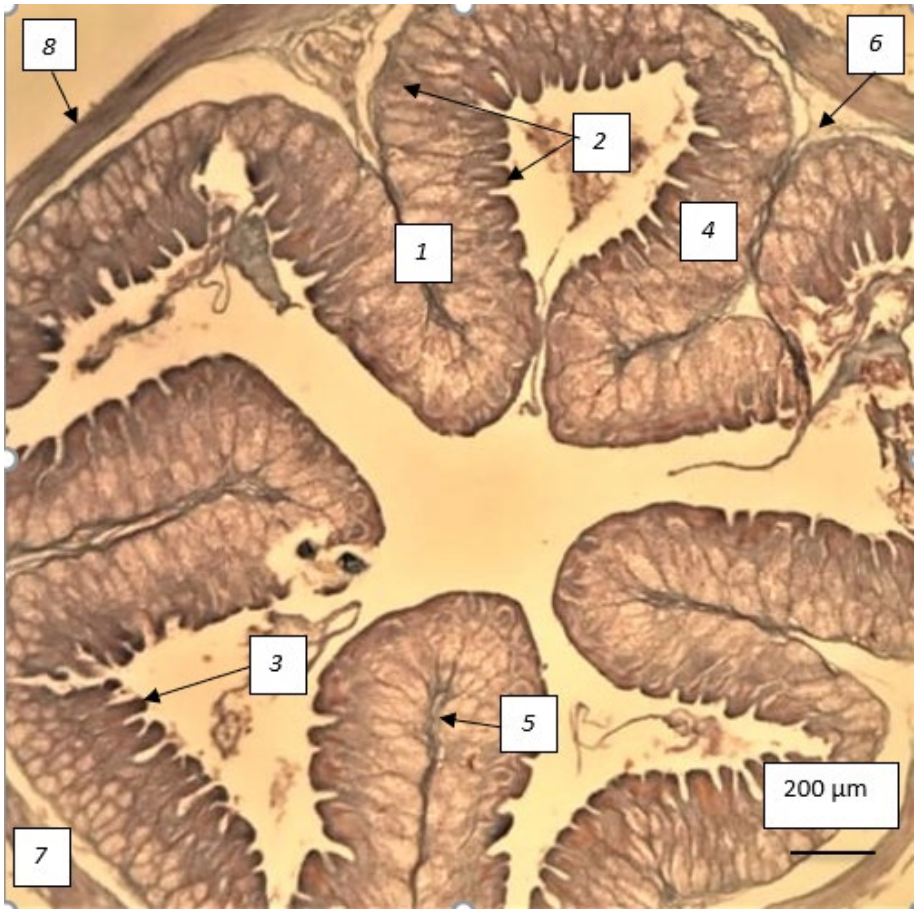

Рис. 12. **Стінка шлунка єменського хамелеона 14-добового віку.** Гістологічний препарат. 1 – складка слизової оболонки; 2 – власна пластинка

слизової оболонки; 3 – ворсинки; 4 – секреторні відділи залоз шлунка; 5 – м’язова пластинка слизової оболонки; 6 – підслизова основа; 7 – м’язова оболонка; 8 – серозна оболонка; забарвлення за Маллорі.

Епітеліальний шар слизової оболонки шлунка утворений одношаровим однорядними призматичним епітелієм. У ньому нами було виділено два типи клітин: поверхневі слизові, що знаходились між гирлами залоз і оксинтико-пептичні клітини залоз, що були щільно розташовані у складі трубок у власній пластинці слизової оболонки.

Власна пластинка слизової оболонки шлунка єменського хамелеону містила щільно розташовані трубчасті залози (рис. 13), між якими виявляли тонкі прошарки пухкої сполучної тканини і клітини гладкої м’язової тканини.

Рис. 13. **Стінка шлунка єменського хамелеона 7-добового віку.** Гістологічний препарат. 1 – ворсинкоподібні випини; 2 – секреторні відділи залоз; 3 – м’язова пластинка слизової оболонки; 4 – підслизова основа; 5 – внутрішній шар м’язової оболонки; забарвлення гематоксилін і еозин.

За результатами наших досліджень виявлено, що в базальній частині такі залози мали більший діаметр порівняно з середньою. Епітеліоцити залоз мали кубічну або призматичну форму, слабо оксифільну цитоплазму і округлої

форми ядро, що було розташовано переважно біля базального полюсу (рис. 14).

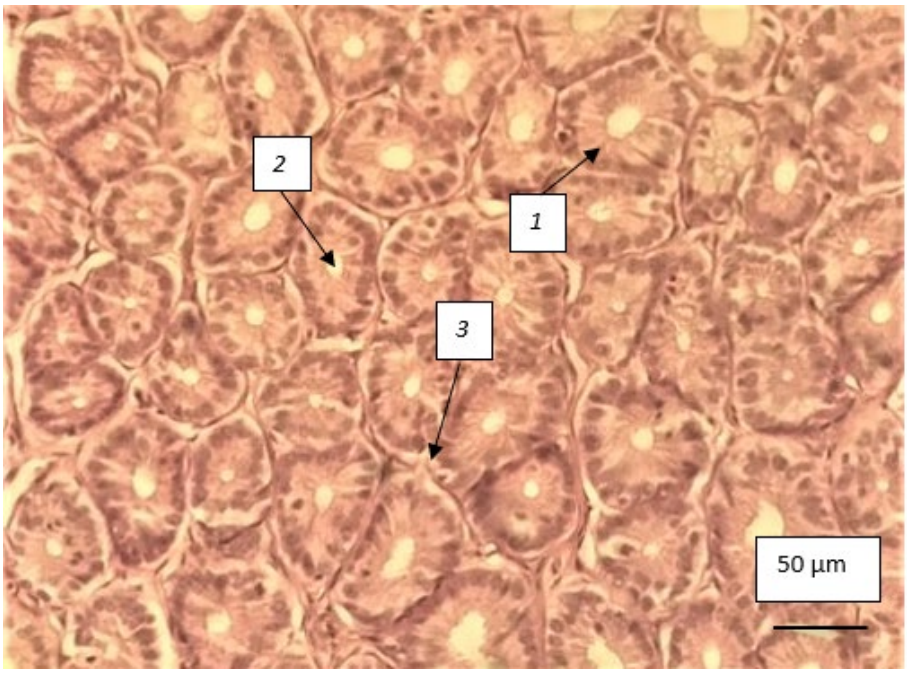

Рис. 14. **Поперечний зріз секреторних відділів залоз шлунка єменського хамелеона 1-місячного віку.** Гістологічний препарат. 1 – епітеліоцити секреторних відділів; 2 – просвіт трубок секреторних відділів; 3 – пухка сполучна тканина і гладка м'язова тканина між трубками секреторних відділів; забарвлення гематоксилін і еозин.

Між отворами таких залоз ділянки власної пластинки, вкриті епітелієм, утворювали випини, які за будовою були подібні до ворсинок. Епітеліальні клітини таких випинів мали призматичну форму з виражено оксифільною цитоплазмою і базально розташованим овальної форми ядром. Такі структури зі слизових епітеліоцитів нами було визначено як міжзалозисті випини (МЗВ).

За результатами забарвлення гістологічних зрізів стінки шлунка хамелеонів у ШИК-реакції виявлено PAS-позитивність вмісту поверхневих мукоцитів, що утворювали МЗВ і клітин трубчастих залоз, що вказує на наявність нейтральних муцинів (рис. 15).

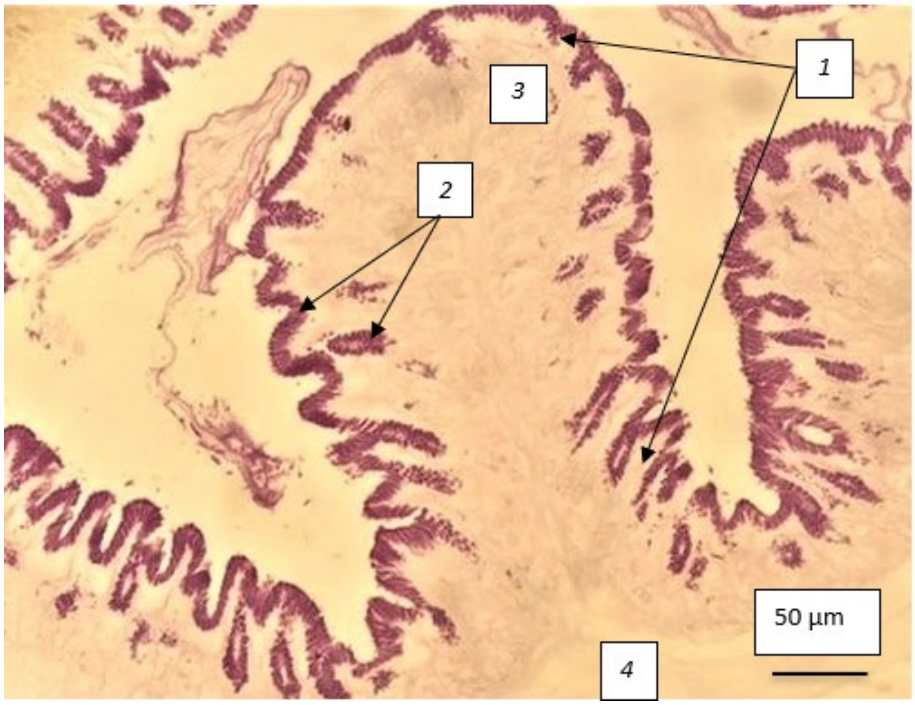

Рис. 15. **Слизова оболонка шлунка єменського хамелеона 2-місячного віку.** Гістологічний препарат. 1 – складки слизової оболонки; 2 – ШИК-позитивний матеріал; 3 – власна пластинка слизової оболонки; 4 – м’язова оболонка; забарвлення ШИК-реакція.

Відмінностей між будовою шлункових залоз в кардіальній, донній і пілоричній ділянках шлунка єменського хамелеону нами виявлено не було,

Безпосередньо під донною частиною глибоких залоз шлунка розташовувалась тонка м’язова пластинка, що складалась з двох шарів: внутрішнього і зовнішнього, що була побудована з гладкої м’язової тканини товщиною в одну-дві клітини. Внутрішній шар мав їх циркулярний напрям розташування, зовнішній – поздовжній. Причому значна частина внутрішнього шару м’язової пластинки розташовувався поміж секреторними відділами залоз, що заходила до основи МЗВ.

Під м’язовою пластинкою розташована підслизова основа, що була побудована з пухкої сполучної тканини, містила дрібні кровоносні судини і відмежовувала слизову оболонку від м’язової.

Товщина стінки шлунка у хамелеонів добового віку серед інших вікових груп мала найменше значення становила 206,1 ± 19,1 мкм (табл. 12).

Таблиця 12

Морфометричні показники стінки шлунка єменського хамелеона 1–добового – 1-річного віку (M ± Sd, n = 5)

Вік, діб	Товщина стінки, мкм	Товщина слизової оболонки, мкм	Відносна товщина слизової оболонки, %	Товщина м'язової оболонки, мкм	Відносна товщина м'язової оболонки, %
1 дб	206,1±19,1^{a}	184,1±8,0^{a}	89,3	22,0±1,1^{a}	10,7
7 дб	274,2±21,1^{ab}	239,1±13,8^{ab}	87,2	35,1±2,1^{b}	12,8
14 дб	310,7±23,4^{ab}	263,3±16,0^{ab}	84,7	47,4±3,7^{bc}	15,3
1 міс.	328,8±29,0^{ab}	273,1±20,1 ^{ab}	83,1	55,7±3,6^{bc}	16,9
2 міс.	372,2±31,2^{b}	305,5±23,2^{b}	82,1	66,7±5,2^{c}	17,9
3 міс.	545,7±49,1^{bc}	304,8±17,0^{bc}	55,9	240,9±18,4^{d}	44,1
6 міс.	693,0±92,1^{bc}	403,7±22,1 ^{bc}	58,3	289,3±22,5^{d}	41,7
8 міс.	825,3±70,2^{c}	505,9±40,7 ^{bc}	61,3	319,4±24,9^{d}	38,7
1 р.	885,8±77,5^{c}	555,5±47,3^{c}	62,7	330,3±28,0^{d}	37,3

Примітки: див. табл. 1.

Загальною закономірністю було її збільшення з віком рептилій. Найбільшого значення (885,8 ± 77,5 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 2-місячного віку (на 80,6 % відносно добових рептилій) і 6-місячного віку (на 86,3 % відносно 2-місячних). У тварин старших 6-місячного віку він не мав достовірної різниці, що вказує про його стабілізацію.

Товщина слизової оболонки шлунка хамелеонів добового віку становила 184,1 ± 8,0 мкм. З віком рептилій спостерігали поступове збільшення цього показника. Максимальне значення (555,5 ± 47,3 мкм) цього показника було

визначено у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим він був в особин 2-місячного віку (на 65,9 % відносно добових рептилій) і 1-річного віку (на 81,8 % відносно 2-місячних).

Як свідчать отримані нами дані (див. табл. 11), відносна товщина слизової оболонки з віком тварин поступово зменшувалась – з 89,3 % у тварин добового віку до 62,7 % 1-річного віку, набуваючи при цьому мінімального значення (55,9 %) в особин 3-місячного віку.

Глибина залоз шлунка хамелеонів добового віку становила 97,1 ± 7,2 мкм, що було мінімальним значенням серед інших вікових груп (табл. 13). З віком тварин їх глибина збільшувалась, сягаючи найбільшого значення (402,7 ± 27,2 мкм) в особин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 2-місячного віку (на 76,4 % відносно добових), 6-місячного віку (на 62,5 % відносно 2-місячних) і 1-річного віку (на 44,7 % відносно 6-місячних).

Таблиця 13

Морфометричні показники слизової оболонки стінки шлунка єменського хамелеона 1–добового – 1-річного віку (M ± Sd, n = 5)

Вік	Глибина залоз, мкм	Ширина трубок, мкм	Висота МЗВ, мкм	Товщина м'язової пластинки, мкм	Товщина підслизової основи, мкм
1 дб	97,1±7,2^{a}	43,4±2,4^{a}	68,1±4,3^{a}	11,1±1,0^{a}	7,8±0,4^{ab}
7 дб	140,8±8,4^{ab}	46,8±2,0^{a}	79,2±5,7^{a}	12,8±1,0^{ab}	6,3±0,4^{a}
14 дб	168,3±11,3^{ab}	41,8±1,7^{a}	73,4±5,9^{a}	12,9±1,1^{ab}	8,7±0,5^{ab}
1 міс.	152,7±12,5^{ab}	47,3±1,9^{a}	88,7±7,8^{a}	20,4±1,7^{b}	11,3±0,5^{b}
2 міс.	171,3±14,5^{b}	38,7±1,6^{a}	95,4±7,7^{a}	22,1±1,8^{bc}	16,7±1,1^{bc}
3 міс.	195,5±13,3^{bc}	43,7±2,1^{a}	70,2±5,7^{a}	23,7±1,4^{bc}	15,4±1,0^{bc}
6 міс.	278,3±19,0^{c}	51,2±2,4^{a}	75,9±5,2^{a}	29,1±1,9^{bc}	20,4±1,3^{c}
8 міс.	374,1±22,6^{cd}	38,4±1,8^{a}	72,1±4,1^{a}	30,0±1,4^{c}	29,7±1,8^{c}
1 р.	402,7±27,2^{d}	40,8±2,7^{a}	78,3±6,8^{a}	47,4±2,1^{d}	27,1±1,8^{c}

Примітки: див. табл. 1.

Ширина секреторних відділів (трубок) трубчастих залоз шлунка хамелеонів добового віку становила 43,4 ± 2,4 мкм. У тварин різного віку їх ширину визначали в межах 41,8±1,7 – 51,2±2,4 мкм, проте статистично достовірної різниці між ними встановлено не було.

Висота МЗВ слизової оболонки шлунка молодняку найменшою була у хамелеонів добового віку. На відміну від глибини секреторних відділів, висота МЗВ не мала достовірної різниці у тварин різного віку. Її визначали в межах 68,1 ± 4,3 – 95,4 ± 7,7 мкм. Водночас, найбільші значення цього показника зафіксовано у тварин 1-2-місячного віку.

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки шлунка найменшою була у молодняку добового віку і становила 11,1 ± 1,0 мкм. З віком тварин вона збільшувалась, набуваючи максимального значення (47,4 ± 2,1 мкм) в особин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у рептилій 1-місячного віку (на 76,4 % відносно добових рептилій), 8-місячного віку (на 62,5 % відносно 1-місячних) і 1-річного віку (на 44,7 % відносно 8-місячних).

Товщина підслизової основи слизової оболонки найменшою була у молодняку 7-добового віку і становила 6,3 ± 0,4 мкм. З віком тварин вона збільшувалась, набуваючи максимального значення (47,4 ± 2,1 мкм) в особин 8-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у хамелеонів 1-місячного віку (на 76,4 % відносно 7-добових) і 6-місячного віку (на 62,5 % відносно 1-місячних). В особин старших 6-місячного віку цей показник достовірної різниці не мав, що свідчить про його певну стабілізацію.

У підслизовій основі і зовнішньому шарі м'язової оболонки іноді виявляли елементи нервових сплетень – нервові вузли і пучки нервових волокон.

У складі м'язової оболонки шлунка було виділено два шари: внутрішній – з циркулярним напрямком клітин гладкої м'язової тканини і зовнішній – з їх поздовжнім напрямком (рис. 16). Слід відмітити, що з віком на тлі збільшення загальної товщини цієї оболонки в найбільшій мірі збільшувався її зовнішній шар.

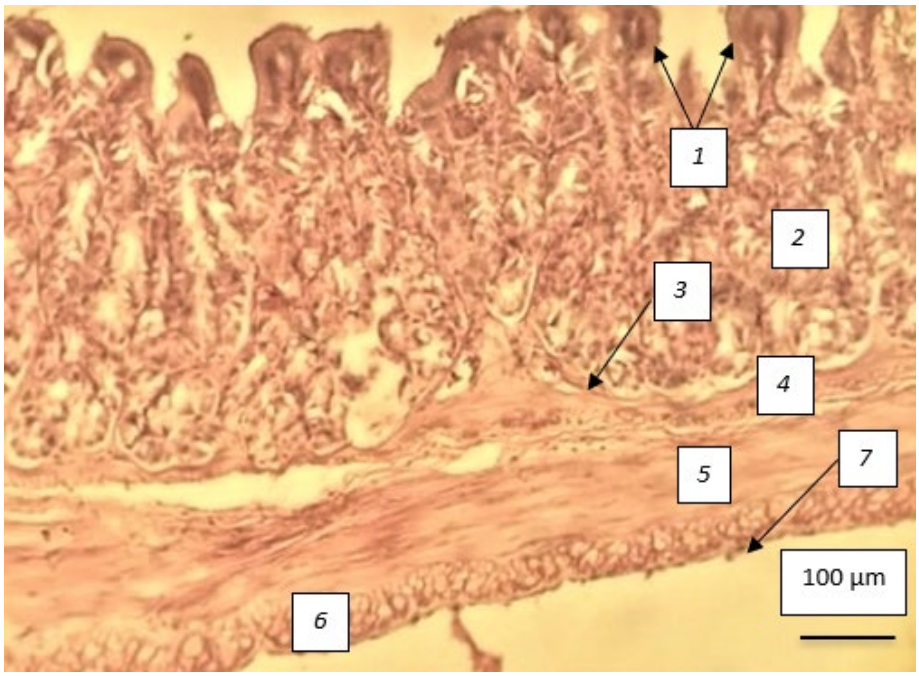

Рис. 16. **Стінка шлунка єменського хамелеона 14-добового віку.** Гістологічний препарат. 1 – ворсинки; 2 – секреторні відділи залоз; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – підслизова основа; 5 – внутрішній шар м'язової оболонки; 6 – зовнішній шар м'язової оболонки; 7 – серозна оболонка; забарвлення гематоксилін і еозин.

Товщина м'язової оболонки стінки шлунка була найменшою у молодняку добового віку і становила 22,0 ± 1,1 мкм. Загальною закономірністю було її збільшення з віком. Максимального значення цей параметр набував у тварин 1-річного віку і становив 330,3 ± 28,0 мкм. Достовірно більшим він був у хамелеонів 7-добового віку (на 59,5 % відносно добових), 2-місячного віку (на 90,0 % відносно 1-місячних) і 3-місячного віку (на 261,3 % відносно 2-місячних). У рептилій старших 3-місячного віку цей параметр достовірної різниці між показниками інших вікових груп не мав, що вказує на його стабілізацію.

Відносна товщина м'язової оболонки найменше значення мала у молодняку добового віку. З віком цей показник поступово збільшувався, набуваючи найбільшого значення (44,1 %) в особин 3-місячного віку.

У складі м’язової оболонки було виділено два шари: внутрішній – з циркулярним напрямком клітин гладкої м’язової тканини і зовнішній – з їх поздовжнім напрямком. Стосовно особливостей вікової динаміки товщини різних шарів м’язової оболонки стінки шлунка встановлено наступне. Найменші значення товщина як внутрішнього, так і зовнішнього шарів мала у молодняку 1-добового віку і становила відповідно 11,3 ± 0,8 і 10,7 ± 0,7 мкм (табл. 14).

Таблиця 14

Морфометричні показники м’язової оболонки стінки шлунка єменського хамелеона 1–добового – 1-річного віку (M ± Sd, n = 5)

Вік	Товщина внутрішнього шару м’язової оболонки, мкм	Відносна товщина внутрішнього шару м’язової оболонки, %	Товщина зовнішнього шару м’язової оболонки, мкм	Відносна товщина зовнішнього шару м’язової оболонки, %
1 дб	$11,3\pm0,8^{a}$	51,4	$10,7\pm0,7^{a}$	48,6
7 дб	$22,7\pm1,3^{b}$	64,7	$12,4\pm0,8^{ab}$	35,3
14 дб	$34,2\pm2,5^{bc}$	72,2	$13,2\pm1,0^{ab}$	27,8
1 міс.	$38,4\pm3,3^{c}$	68,9	$17,3\pm1,3^{ab}$	31,1
2 міс.	$47,3\pm3,4^{cd}$	70,9	$19,4\pm1,5^{ab}$	29,1
3 міс.	$211,8\pm18,0^{d}$	87,9	$29,1\pm1,9^{b}$	12,1
6 міс.	$257,9\pm22,1^{d}$	89,1	$31,4\pm2,2^{bc}$	10,9
8 міс.	$271,3\pm20,7^{d}$	84,9	$48,1\pm3,9^{bc}$	15,1
1 р.	$273,1\pm22,9^{d}$	82,7	$57,2\pm4,1^{c}$	17,3

Примітки: див. табл. 1.

З віком ці показники збільшувались. Достовірно більшою товщина внутрішнього шару була у хамелеонів 7-добового віку (на 100,9 % відносно добових), 1-місячного віку (на 69,2 % відносно 7-добових), і 3-місячного віку

(на 451,6 % відносно 1-місячних). У рептилій старших 3-місячного віку цей показник достовірної різниці між показниками інших вікових груп не мав, що вказує на його стабілізацію. Достовірно більшою товщина зовнішнього шару була у хамелеонів 3-місячного віку (на 172,0 % відносно добових) і 1-річного віку (на 96,6 % відносно 3-місячних).

У складів підслизової основи і у зовнішньому шарі м'язової оболонки іноді виявляли елементи нервових сплетень – нервові вузли і пучки нервових волокон.

Серозна оболонка була найтоншою і представляла собою тонку сполучнотканинну пластинку, на якій був розташований мезотелій – одношаровий плоский епітелій.

Таким чином, отримані нами дані показників мікроструктур шлунка єменського хамелеона вказують на їх значні відмінності у тварин різних вікових груп. Загальною закономірністю таких змін було їх збільшення, причому переважно до 1-3-місячного віку. Слід відмітити, що такі зміни відбувались не рівномірно.

Основні матеріали даного підрозділу викладено в роботі [7, 8].

3.5. Мікроскопічна будова кишечника єменських хамелеонів різного віку

3.5.1. Динаміка показників діаметру і товщини стінки кишечника. Найменше значення діаметра дванадцятипалої кишки встановлено у тварин добового віку, яке дорівнювало 2,2 ± 0,2 мм (табл. 15). З віком тварин спостерігали поступове збільшення цього показника з виявленням достовірної різниці у 1- і 3-місячному віці, коли він був більшим відносно такого тварин добового віку на 72,7 і 204,5 %.

Порівняно з показником дванадцятипалої кишки діаметр порожньої кишки у хамелеонів добового віку був меншим на 13,6 % ($P > 0,05$). Загальною закономірністю було збільшення цього показника з віком. Діаметр порожньої кишки хамелеонів 14-добового віку був достовірно більшим порівняно з добовим молодняком, 3-місячного віку – порівняно з 14-добовими тваринами,

6-місячного віку – порівняно з 3-місячними і 1-річного – порівняно з 6-місячними.

Таблиця 15.

Діаметр кишечника єменських хамелеонів (мм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка					
	дванадця типала	порожня	клубова	ободова	ДОК	пряма
1 дб	2,2±0,2^{a}	1,9±0,1^{a}	2,3±0,2^{ab}	4,2±0,3^{a}	4,1±0,3^{a}	2,2±0,1^{a}
7 дб	2,4±0,2^{ab}	2,3±0,2^{ab}	2,0±0,2^{a}	5,6±0,4^{ab}	4,4±0,4^{ab}	2,7±0,2^{ab}
14 дб	2,3±0,2^{ab}	2,9±0,2^{b}	2,9±0,2^{ab}	6,2±0,5^{ab}	4,6±0,3^{ab}	2,8±0,1^{ab}
1 міс.	3,8±0,3^{b}	3,0±0,2^{bc}	5,1±0,3^{b}	6,3±0,3^{ab}	6,2±0,5^{ab}	3,1±0,2^{ab}
2 міс.	4,3±0,3^{bc}	3,8±0,3^{bc}	7,1±0,2^{bc}	6,2±0,5^{ab}	7,6±0,6^{b}	4,0±0,3^{b}
3 міс.	6,7±0,6^{c}	4,5±0,3^{c}	9,0±0,7^{c}	7,4±0,6^{b}	8,3±0,6^{bc}	7,4±0,6^{c}
6 міс.	5,8±0,5 ^{bc}	7,8±0,6^{d}	8,7±0,5^{bc}	10,3±0,8^{bc}	10,0±0,9^{bc}	8,3±0,6^{cd}
8 міс.	6,2±0,5^{c}	6,7±0,5^{cd}	9,4±0,6^{cd}	12,8±0,5^{c}	11,3±0,9^{c}	9,5±0,8^{cd}
1 р.	5,4±0,4 ^{bc}	12,0±1,1^{e}	13,2±0,9^{d}	15,2±1,4^{c}	9,0±0,9^{bc}	11,0±1,1^{d}

Примітки: див. табл. 1.

Порівняно з показником порожньої кишки діаметр клубової кишки у хамелеонів добового віку був більшим на 21,1 % (P > 0,05) і становив 2,3±0,2 мм. Загальною тенденцією динаміки цього параметра було його вікове збільшення упродовж усього періоду експерименту. Достовірну різницю діаметра порожньої кишки порівняно з молодшими тваринами визначено в 1- і 3-місячному і 1-річному віці.

Діаметр ободової кишки хамелеонів добового віку був більшим клубової кишки на 82,6 %. Надалі до 1-річного віку він збільшувався. Достовірну різницю встановлено у 3- і 8-місячному віці. Так, порівняно з показником тварин добового віку у хамелеонів 3-місячного віку він був більшим на 76,2 %, порівняно з показником тварин 3-місячного віку у 8-місячному – на 73,0 %.

Починаючи з 8-місячного віку показники діаметру ободової кишки ставали достовірно більшими порівняно з такими 3-місячного віку.

Діаметр ДОК порівняно з ободовою кишкою в добовому віці достовірної різниці не мав. Загальною віковою тенденцією динаміки цього параметру було збільшення з максимальним показником у 8-місячному віці. Достовірні зміни діаметру ДОК хамелеонів було визначено у 2- і 8-місячному віці відносно відповідно показників добового і 2-місячного віку.

Порівняно з ободовою кишкою, діаметр прямої у тварин добового віку був меншим на 46,3 % і становив 2,2 ± 0,1 мм. Як і в випадку з іншим кишками, загальною закономірністю його змін було збільшення з віком із досягненням максимального значення в тварин 1-річного віку. Достовірні зміни діаметру прямої кишки хамелеонів було визначено у 2-, 3-місячному і 1-річному віці відносно відповідно показників добового, 2- і 3-місячного віку.

Товщина стінки дванадцятипалої кишки хамелеонів порівняно з іншими кишками в добовому віці була найбільшою і становила 291,5 ± 21,3 мкм (табл. 16).

З віком рептилій цей показник збільшувався і найбільшого значення сягав у рептилій 1-річного віку. Достовірну різницю цього параметру було визначено у хамелеонів 1- і 6-місячного і 1-річного віку відносно відповідно показника тварин добового, 1- і 6-місячного віку. Така різниця становила у тварин 1-місячного віку 51,4 %, 6-місячного – 33,7 %, 1-річного – 55,5 %.

Товщина стінки порожньої кишки порівняно з дванадцятипалою в добовому віці була меншою на 23,3 % і становила 223,9 ± 18,7 мкм. Цей показник збільшувався впродовж усього досліду з досяганням найбільшого значення у тварин 1-річного віку. Достовірну різницю цього показника було визначено у хамелеонів 7-добового, 3- і 6-місячного віку відносно відповідно показника тварин добового, 2- і 3-місячного віку. Така різниця у тварин 7-добового віку становила 51,6 %, 3-місячного віку – 41,7 %, 6-місячного – 121,5 %. Починаючи з 6-місячного віку і до завершення терміну спостереження

показники товщини стінки порожньої кишки залишалися достовірно більшими.

Таблиця 16.

Товщина стінки кишечника єменських хамелеонів (мкм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка					
	дванадця типала	порожня	клубова	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	291,5± 21,3^{a}	223,9± 18,7^{a}	82,6± 3,1^{a}	176,4± 14,7^{a}	177,6± 12,8^{a}	221,8± 18,7^{a}
7 дб.	332,1± 27,5^{ab}	337,9± 27,3^{b}	140,7± 11,7^{b}	231,4± 19,3^{ab}	230,7± 20,4^{ab}	277,1± 21,5^{ab}
14 дб.	390,7± 35,4^{ab}	417,7± 35,6^{bc}	201,8± 28,0^{bc}	257,8± 21,7^{b}	283,2± 21,6^{b}	322,5± 23,7^{b}
1 міс.	441,7± 38,8^{b}	409,8± 68,4^{bc}	268,7± 22,6^{c}	258,8± 22,7^{bc}	308,5± 25,9^{bc}	359,2± 26,7^{bc}
2 міс.	488,5± 41,3^{bc}	381,9± 32,6^{bc}	362,3± 31,6^{cd}	325,2± 25,9^{bc}	273,1± 22,4^{ab}	409,8± 35,1^{bc}
3 міс.	569,3± 50,0^{bc}	478,8± 44,7^{c}	460,6± 41,7^{d}	434,3± 37,1^{c}	351,7± 30,7^{bc}	560,9± 47,7^{c}
6 міс.	590,9± 51,6^{c}	1060,9± 89,7^{d}	697,3± 62,7^{de}	795,7± 66,4^{d}	278,7± 22,6^{ab}	673,5± 58,3^{cd}
8 міс.	659,5± 58,9^{cd}	1280,4± 117,3^{d}	772,1± 70,6^{e}	724,5± 63,8^{d}	462,4± 41,6^{c}	656,7± 60,4^{cd}
1 р.	918,8± 82,4^{d}	1392,9± 121,4^{d}	815,8± 74,3^{e}	849,0± 80,4^{d}	431,7± 38,0^{c}	731,2± 62,3^{d}

Примітки: див. табл. 1.

Порівняно з іншими кишками, товщина клубової кишки у хамелеонів добового віку була найменшою і становила 82,6 ± 3,1 мкм. З віком тварин вона

поступово збільшувалась і в 7-добовому, 1-, 3- і 8-місячному віці була достовірно більшою відповідно на 69,9; 90,8; 71,4 і 67,5 % порівняно з показниками тварин відповідно 1- і 7-добового, 1- і 6-місячного віку. З 8-місячного віку і до завершення терміну експерименту показник товщини стінки клубової кишки залишався достовірно більшим, сягаючи при цьому найбільшою значення у особин 1-річного віку.

Товщина ободової кишки у молодняку добового віку була більшою такої клубової кишки на 113,6 % і становила 176,4 ± 14,7 мкм. Загальною закономірністю вікових змін цього показника було його поступове збільшення з досягненням максимуму (849,0 ± 80,4 мкм) у 1-річних особин. Достовірно більшим цей показник був у тварин 14-добового, 3- і 6-місячного віку відповідно на 46,6; 68,2 і 83,4 % відносно показників 1- і 14-добового і 3-місячного віку. З 6-місячного віку і до кінця досліду показник товщини стінки ободової кишки залишався достовірно більшим.

Товщина стінки ободової кишки у молодняку добового віку була більшою аналогічного параметра клубової кишки на 113,6 % і становила 176,4 ± 14,7 мкм. Загальною закономірністю вікових змін цього показника було його поступове збільшення з досягненням найбільшого значення (849,0 ± 80,4 мкм) у особин 1-річного віку. Достовірне збільшення товщини стінки ободової кишки хамелеонів спостерігали у тварин 14-добового віку (на 46,6 % відносно добових), 3-місячного (на 68,2 % відносно 14-добових) та 6-місячного віку (на 83,4 % відносно 3-місячних). Починаючи з 6-місячного віку і до завершення досліду показник товщини стінки ободової кишки суттєво не змінювався відносно попереднього терміну.

Товщина стінки ДОК в добовому віці була майже такою, як і ободової кишки і становила 177,6 ± 12,8 мкм. Загальною закономірністю динаміки цього показника було збільшення з досягнення параметрів дорослих тварин вже у 1-місячному віці. Достовірне збільшення товщини стінки ДОК рептилій спостерігали у тварин 14-добового віку (на 59,9 % відносно добових) та 8-місячного віку (на 63,3 % відносно 14-добових). Починаючи з 8-місячного віку

і до завершення експерименту показник товщини стінки ДОК залишався стабільно високим.

Товщина стінки прямої кишки у молодняку добового віку становила 221,8 ± 18,7 мкм. Загальною закономірністю вікових змін цього показника було поступове збільшення з досягненням максимуму (731,2 ± 62,3 мкм) у хамелеонів 1-річного віку. У цій групі достовірно більшим цей показник був у тварин 14-добового (на 45,5 % відносно особин добового віку), 3-місячного (на 73,7 % відносно 14-добових хамелеонів) і 1-річного віку (на 30,3 % відносно 3-місячних).

3.5.2. Слизова оболонка кишечника. У стінці дванадцятипалої кишки єменських хамелеонів нами було виділено три оболонки: слизову, м’язову і серозну. У складі слизової оболонки виділено чотири шари: епітеліальний, власну пластинку, м’язову пластинку і підслизову основу. Епітеліальний шар був утворений одношаровим призматичним епітелієм. У його складі виявляли дві популяції ентероцитів, що мали призматичну форму: облямівкові і келихоподібні клітини. Облямівкові клітини мали базально розташоване ядром овальної форми, оксифільну цитоплазму і характерну щіткоподібну облямівку на апікальному полюсі. Менш чисельні келихоподібні клітини мали характерну форму високого келиха і містили прозорий секрет на апікальному полюсі.

Власна пластинка слизової оболонки була утворена волокнистою пухкою сполучною тканиною, в якій виявляли нечисленні ядра фібробластів і ніжну сітку колагенових волокон.

М’язова пластинка слизової оболонки складалась переважно з двох тонких шарів гладкої м’язової тканини, що складались з 1-2-х ланцюжків міоцитів.

Підслизова основа була представлена дуже тонким шаром волокнистої пухкої сполучної тканини, що містила незначну кількість клітин і волокон і значний вміст аморфної речовини.

Слизова оболонка дванадцятипалої, ободової і прямої кишки, а також ДОК єменських хамелеонів містила криптоподібні структури – пальцеподібної форми заглиблення епітеліального шару у власну пластинку, які були нами ідентифіковані, як крипти (рис. 17).

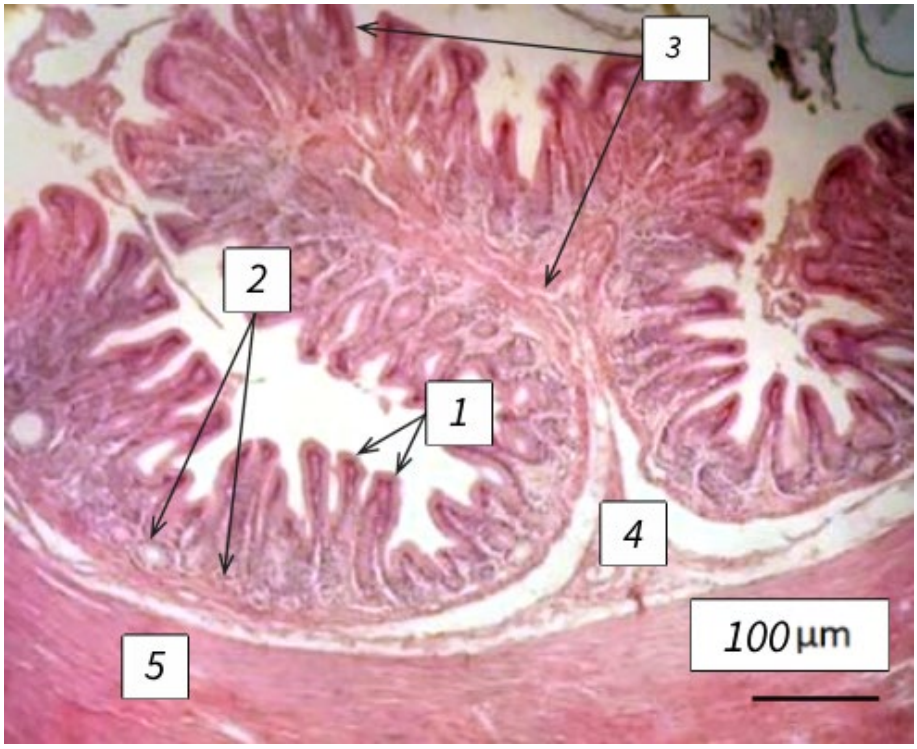

Рисунок 17. **Стінка дванадцятипалої кишки єменського хамелеона 6-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – міжкриптальні випини; 2 – крипти; 3 – складка слизової оболонки; 4 – м’язова пластинка слизової оболонки; 5 – підслизова основа слизової оболонки; 5 – внутрішній шар м’язової оболонки; забарвлення гематоксилін та еозин.

Вони мали переважно циліндричну форму і були щільно розташовані і розділені між собою тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини і тонким шаром з 1-2 рядів міоцитів м’язової пластинки. Крім того, донна частина таких крипт від підслизової основи була також відмежована тонкою м’язовою пластинкою,

Слизова оболонка дванадцятипалої, ободової, ДОК і прямої кишок характеризувалась наявністю таких мікроскопічних структур, як

міжкриптальні випини (МКВ). За формою вони нагадували ворсинки, проте були результатом специфічної складчастої організації епітеліального пласта. Такі МКВ представляли собою підняття епітеліального пласта між заглибленими між ними криптами. У дванадцятипалій кишці МКВ мали переважно зубоподібну форму. Такий рельєф був характерним як для поверхні складок слизової оболонки, так і її ділянок між ними.

3.5.2.1. Динаміка показників товщини слизової оболонки кишечника. Товщина слизової оболонки дванадцятипалої кишки у молодняку добового віку становила 100,7 ± 7,6 мкм (табл. 17). Загальною закономірністю змін цього показника було поступове збільшення з досягненням максимуму (413,6 ± 37,2 мкм) у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 14-добового (на 133,7 % відносно особин добового віку) і 3-місячного (на 45,8 % відносно 14-добових хамелеонів). Значенням дорослих цей показник відповідав у молодняку 3-місячного віку.

Товщина слизової оболонки порожньої кишки в особин добового віку становила 218,8±19,4 мкм. З віком тварин вона поступово збільшувалась і досягала найбільшого значення (1227,9 ± 104,3 мкм) у хамелеонів 8-місячного віку. Достовірно більшим він був у тварин 7-добового віку (на 47,7 % відносно особин добового віку) і 6-місячного (на 214,6 % відносно 7-добових рептилій).

Товщина слизової оболонки клубової кишки у молодняку добового віку була найменшою серед інших кишок і становила 26,8 ± 2,0 мкм. Загальною закономірністю було її збільшення з досягненням найбільшого значення (707,8 ± 64,3 мкм) у рептилій 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 7-добового (на 355,6 % відносно особин добового віку), 1-місячного (на 77,2 % відносно 7-добових хамелеонів), 3-місячного (на 74,3 % відносно 14-добових хамелеонів) і 6-місячного (на 56,3 % відносно 3-місячних тварин).

Таблиця 17.

Товщина слизової оболонки кишечника єменських хамелеонів (мкм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка					
	дванадця типала	порожня	клубова	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	100,7± 7,6^{a}	218,8± 19,4^{a}	26,8± 2,0^{a}	139,2± 8,7^{a}	140,3± 10,6^{a}	183,4± 13,3^{a}
7 дб.	158,7± 11,3^{ab}	321,9± 27,9^{b}	122,6± 9,4^{b}	193,8± 15,3^{ab}	186,4± 14,6^{ab}	209,1± 16,3^{ab}
14 дб.	236,1± 18,9^{b}	399,6± 34,6^{bc}	162,4± 12,4^{bc}	216,4± 17,6^{bc}	235,8± 18,4^{bc}	239,6± 17,3^{ab}
1 міс.	274,5± 22,6^{bc}	378,1± 32,3^{bc}	218,1± 17,7^{c}	211,4± 18,0^{b}	255,4± 20,8^{bc}	275,8± 21,0^{ab}
2 міс.	265,4± 21,0^{bc}	344,9± 28,1^{bc}	299,6± 22,6^{cd}	246,9± 20,6^{bc}	224,2± 19,3^{bc}	304,8± 26,4^{b}
3 міс.	343,5± 28,6^{c}	436,7± 40,3^{bc}	380,3± 32,1^{d}	304,8± 26,2^{c}	278,8± 22,6^{bc}	411,2± 37,8^{b}
6 міс.	311,9± 24,7^{bc}	1013,3± 84,0^{c}	594,1± 48,9^{e}	487,6± 40,6^{d}	213,3± 17,3^{b}	486,0± 42,7^{b}
8 міс.	350,1± 31,6^{c}	1227,9± 104,3^{c}	663,7± 54,6^{e}	430,7± 38,3^{cd}	388,6± 32,0^{c}	454,2± 40,2^{b}
1 р.	413,6± 37,2^{c}	1316,0± 111,0^{c}	707,8± 64,3^{e}	360,2± 30,6^{cd}	380,7± 34,2^{c}	464,9± 43,0^{b}

Примітки: див. табл. 1.

Товщина слизової оболонки ободової кишки рептилій добового віку порівняно з клубовою була значно товщою (на 414,8 %) і становила 139,2 ± 8,7 мкм. З віком тварин цей показник збільшувався і досягав найбільшого

значення (430,7 ± 38,3 мкм) у хамелеонів 8-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 1-місячного віку (на 51,8 % відносно особин добового віку), 3-місячного (на 44,5 % відносно 1-місячних рептилій) і 6-місячного віку (на 60,0 % відносно 3-місячних рептилій). Починаючи з 6-місячного віку даний показник ободової кишки суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

Товщина слизової оболонки ДОК молодняку добового віку майже дорівнювала такій самої ободової кишки і становила 140,3 ± 10,6 мкм. Загальною закономірністю змін цього показника було його вікове збільшення з досягненням максимуму (388,6 ± 32,0 мкм) у хамелеонів 8-місячного віку. У цій групі достовірно більшим цей показник був у тварин 6-місячного (на 52,1 % відносно особин добового віку) і 8-місячного віку (на 82,6 % відносно 6-місячних хамелеонів). Значенням дорослих тварин даний показник відповідав у молодняку 14-добового віку.

Товщина слизової оболонки прямої кишки молодняку добового віку порівняно з ободовою кишкою була більшою на 31,8 % і становила 183,4 ± 13,3 мкм. З віком тварин цей показник збільшувався і досягав найбільшого значення (486,0 ± 42,7 мкм) у хамелеонів 6-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 2-місячного (на 66,7 % відносно добових рептилій). Починаючи з 2-місячного віку, даний показник ободової кишки суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

Відносна товщина слизової оболонки дванадцятипалої кишки у молодняку рептилій добового віку була найменшою і становила 34,5 ± 2,1 % (табл. 18). Достовірно більшим цей показник був у тварин 14-добового віку (на 25,9 % відносно особин добового віку). Надалі цей показник суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

Таблиця 18.

Відносна товщина слизової оболонки кишечника єменських хамелеонів (%, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка					
	дванадцятипалої	порожня	клубова	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	34,5±2,1^{a}	97,8±4,6^{a}	82,2±5,3^{a}	78,9±3,9^{c}	79,0±4,0^{a}	82,7±4,3^{b}
7 дб.	47,8±2,8^{ab}	95,3±5,6^{a}	87,1±5,3^{a}	83,8±4,6^{c}	80,8±4,2^{a}	75,5±4,6^{ab}
14 дб.	60,4±3,2^{b}	95,7±5,5^{a}	80,5±4,8^{a}	83,9±4,0^{c}	83,3±4,4^{a}	74,3±4,1^{ab}
1 міс.	62,1±3,1^{b}	92,3±6,0^{a}	81,2±4,9^{a}	81,7±3,9^{c}	82,8±4,3^{a}	76,8±6,3^{ab}
2 міс.	54,3±3,0^{b}	90,3±5,4^{a}	82,7±4,8^{a}	75,9±4,0^{bc}	82,1±4,5^{a}	74,4±3,8^{ab}
3 міс.	60,3±3,5^{b}	91,2±5,6^{a}	82,6±5,0^{a}	70,2±3,8^{bc}	79,3±4,0^{a}	73,3±4,0^{ab}
6 міс.	52,8±3,6^{b}	95,5±5,6^{a}	85,2±5,0^{a}	61,3±3,2^{bc}	76,5±4,9^{a}	72,2±4,1^{ab}
8 міс.	53,1±3,2^{b}	95,9±5,3^{a}	86,0±4,3^{a}	59,4±2,9^{b}	84,0±3,8^{a}	69,2±4,1^{ab}
1 р.	45,0±3,4^{ab}	94,5±5,9^{a}	86,8±5,0^{a}	42,4±3,8^{a}	88,2±5,9^{a}	63,6±4,0^{a}

Примітки: див. табл. 1.

На відміну від дванадцятипалої кишки, відносна товщина слизової оболонки порожньої кишки у молодняку добового віку була значно більшою і становила 97,8 ± 4,6 %. Упродовж усього періоду спостережень ці показники порожньої кишки не мали між собою достовірної різниці і були в межах 90,3±5,4 – 95,9±5,3 %. Відносна товщина слизової оболонки клубової кишки була дещо меншою, ніж порожньої, її показники визначали в межах 80,5±4,8 – 87,1±5,3 % і також не мали достовірної різниці між собою.

Відносна товщина слизової оболонки ободової кишки у рептилій добового віку була меншою такої клубової і становила 78,9 ± 3,9 %. Надалі загальною закономірністю змін було її зменшення з віком. Достовірно меншим цей показник був у тварин 8-місячного віку (на 19,5 % відносно особин

добового віку) і у тварин 1-річного віку (на 17,0 % відносно особин 8-місячного віку).

Відносна товщина слизової оболонки ДОК хамелеонів добового віку майже не відрізнялась від такого показника самої ободової кишки і становила 79,0 ± 4,0 %. На відміну від ободової кишки, цей показник ДОК з віком достовірно не змінювався і його визначали в межах 76,5 ± 4,9 – 88,2 ± 5,9 %.

Відносна товщина слизової оболонки прямої кишки у молодняку добового віку порівняно з такою ободової кишки була більшою на 3,8 % і становила 82,7 ± 4,3 %. Загальною закономірністю динаміки цього показника було зменшення з віком. Достовірно меншим цей показник був у тварин 1-річного віку (на 19,1 % відносно особин добового віку).

3.5.2.2. Особливості мікроскопічної будови складок слизової оболонки дванадцятипалої кишки. Характерними структурами стінки кишечника хамелеонів були поздовжні складки, які були добре помітні неозброєним оком і які були описано нами вище (підрозділ 3.2). Мікроскопічно в їх складі виявляли усі чотири шари слизової оболонки: епітеліальний, власну пластинку, м’язову пластинку і підслизову основу. На поперечному зрізі стінки дванадцятипалої кишки хамелеонів постійно виявляли від 2 до 7 складок (див. рис. 17). Основою таких складок був випин власної пластинки і підслизової основи, що містив в собі м’язову пластинку. Зовні такі випини були вкриті епітеліальним шаром.

Морфометричні показники складок – їх висота і ширина найменшими були у молодняку добового віку. Порівняно з іншими кишками, висота складок слизової оболонки дванадцятипалої кишки була найбільшою і становила 405,9 ± 39,2 мкм (табл. 19).

Загальною закономірністю змін цього показника було його поступове збільшення з досягненням найбільшого значення (937,0 ± 82,7 мкм) у особин 1-річного віку. Достовірне збільшення висоти складок дванадцятипалої кишки хамелеонів спостерігали у тварин 8-місячного віку (на 91,1 % відносно

добових). Починаючи з 8-місячного віку, показник висоти складок слизової оболонки дванадцятипалої кишки суттєво не змінювався.

Таблиця 19.

Висота складок слизової оболонки кишечника єменських хамелеонів (мм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	ободова	пряма
1 дб.	405,9± 39,2^{a}	216,5± 19,5^{a}	148,5± 11,2^{a}	304,2± 25,6^{a}	115,0± 9,7^{a}
7 дб.	488,4± 40,2^{ab}	302,4± 22,6^{ab}	278,6± 22,7^{bc}	355,1± 30,4^{ab}	477,2± 41,3^{b}
14 дб.	479,3± 38,7^{ab}	387,6± 32,3^{bc}	411,9± 38,4^{bc}	402,7± 38,4^{ab}	527,0± 47,3^{bc}
1 міс.	441,0± 36,5^{ab}	366,8± 31,4^{b}	405,4± 38,6^{bc}	457,3± 39,8^{bc}	744,9± 62,0^{c}
2 міс.	523,3± 43,5^{ab}	479,5± 40,2^{bc}	327,3± 19,0^{b}	447,3± 40,3^{b}	811,9± 75,4^{c}
3 міс.	547,0± 49,8^{ab}	811,6± 75,4^{c}	452,7± 40,7^{c}	472,8± 41,7^{bc}	806,0± 78,4^{c}
6 міс.	607,3± 50,3^{ab}	984,4± 88,6^{c}	563,0± 49,3^{cd}	771,6± 71,3^{c}	955,2± 88,3^{c}
8 міс.	776,3± 61,4^{b}	1203,3± 121,0^{c}	705,3± 64,8^{d}	1328,9± 113,7^{d}	804,3± 74,0^{c}
1 р.	937,0± 82,7^{b}	1092,0± 86,4^{c}	784,6± 70,1^{d}	1453,2± 125,0^{d}	758,2± 68,3^{c}

Примітки: див. табл. 1.

Ширина складок дванадцятипалої кишки хамелеонів добового віку також була найбільшою серед інших кишок і становила 257,0 ± 22,0 мкм (табл. 20).

Таблиця 20.

Ширина складок слизової оболонки кишечника єменських хамелеонів (мм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка				
	дванадцятипала	порожня	клубова	ободова	пряма
1 дб.	257,0± 22,0^{a}	135,5± 11,3^{a}	104,7± 8,6^{a}	122,7± 9,3^{a}	113,7± 10,0^{a}
7 дб.	313,9± 23,4^{ab}	160,7± 14,7^{ab}	168,9± 14,6^{ab}	302,7± 22,4^{b}	197,8± 14,9^{b}
14 дб.	401,0± 34,8^{ab}	155,8± 13,2^{ab}	152,4± 14,7^{ab}	384,3± 32,9^{bc}	222,1± 18,7^{bc}
1 міс.	390,3± 33,6^{ab}	175,7± 14,7^{ab}	302,9± 26,8^{c}	400,5± 33,4^{bc}	388,6± 32,6^{c}
2 міс.	412,7± 35,7^{ab}	187,3± 15,0^{ab}	272,3± 16,7^{c}	470,3± 40,3^{c}	422,3± 34,3^{cd}
3 міс.	426,3± 38,0^{b}	255,9± 21,3^{bc}	254,2± 14,6^{bc}	441,0± 38,9^{bc}	544,3± 48,3^{cd}
6 міс.	447,6± 39,0^{bc}	207,3± 17,8^{b}	205,8± 17,7^{bc}	633,8± 54,6^{cd}	847,3± 77,5^{d}
8 міс.	655,0± 56,2^{c}	238,1± 19,4^{bc}	177,8± 13,2^{b}	837,0± 72,1^{d}	633,4± 58,0^{d}
1 р.	587,2± 50,6^{bc}	321,5± 25,9^{c}	226,7± 19,4^{bc}	522,9± 45,0^{cd}	447,3± 40,3^{cd}

Примітки: див. табл. 1.

Закономірністю вікових змін цього показника було поступове збільшення з досягненням найбільшого значення (655,0 ± 56,2 мкм) у особин 8-місячного віку. Статистично достовірне збільшення ширини складок дванадцятипалої кишки хамелеонів спостерігали у тварин 3-місячного (на 65,8 % відносно добових особин) і 8-місячного віку (на 53,8 % відносно 3-місячних). Починаючи з 8-місячного віку показник ширини складок слизової оболонки дванадцятипалої кишки суттєво не змінювався.

3.5.2.3. Особливості мікроскопічної будови складок слизової оболонки порожньої і клубової кишки. Складки слизової оболонки порожньої і клубової кишки порівняно з такими дванадцятипалої, мали суттєві особливості. Вони складались з епітеліального шару, і, на відміну від дванадцятипалої кишки, дуже тонкої власної пластинки. Такі складки містили центрально розташовану порожнину, що була відмежована від власної пластинки одним-двома рядами міоцитів і тонким шаром ендотеліальних клітин.

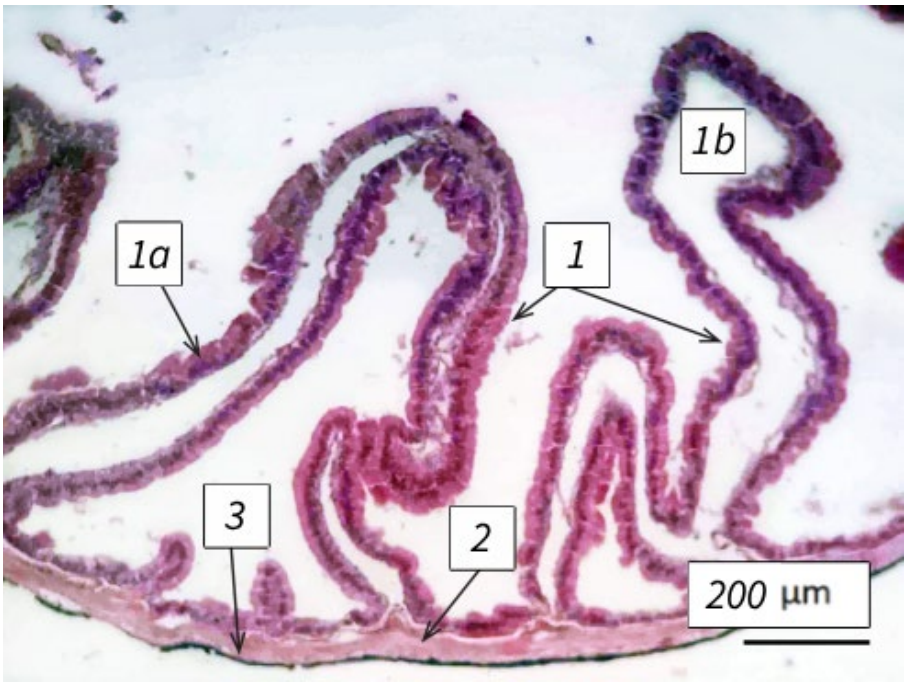

Рисунок 18. **Стінка порожньої кишки єменського хамелеона 6-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – складка слизової оболонки; a – епітеліальний шар; b – лімфатичний синус; 2 – м’язова оболонка; 3 – серозна оболонка; забарвлення гематоксилін та еозин.

Ендотеліоцити безпосередньо вистеляли просвіт синуса, їх ядра мали сплющену форму, що часто виглядали як тонкі темні риски і випинали в його порожнину (рис. 19). Гладкі міоцити лежали зовні від ендотеліальних клітин, мали більш об'ємні ядра паличкоподібної або веретеноподібної форми, і були товщими порівняно з такими ендотеліоцитів.

Ділянки слизової оболонки між складками були побудовані аналогічно і складались з шару епітелію, дуже тонкої власної пластинки, одного-двох шарів міоцитів і тонкої підслизової основи. Іноді на гістологічних препаратах виявляли двошарові складки, що, ймовірно, було наслідком скорочення стінки кишки, і, відповідно, «вклинювання» складки саму в себе.

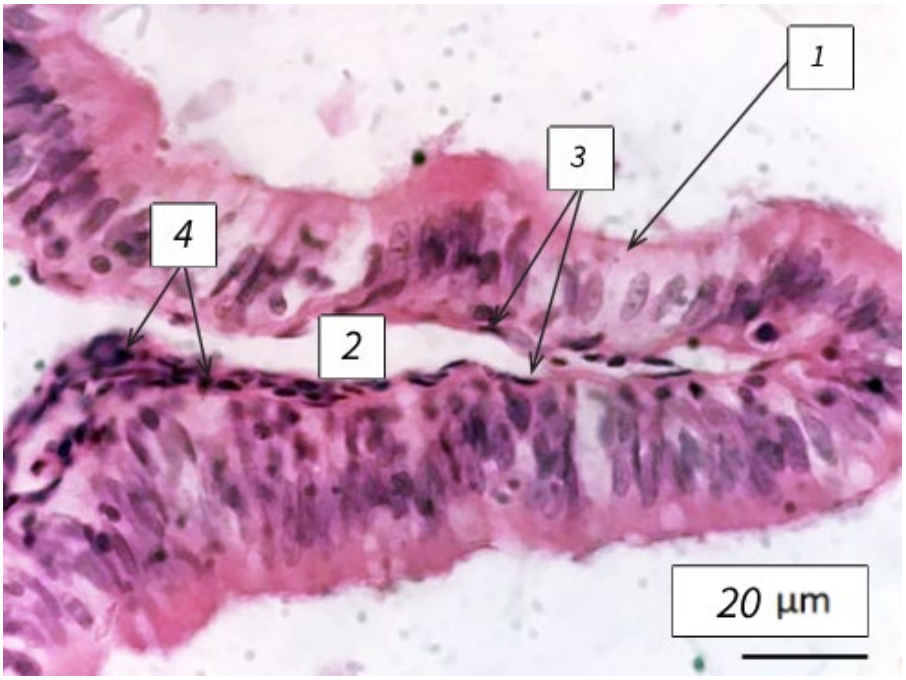

Рисунок 19. **Поздовжній зріз складки клубової кишки єменського хамелеона 8-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – епітеліоцити слизової оболонки; 2 – порожнина лімфатичного синусу; 3 – ядра ендотеліоцитів лімфатичного синусу; 4 – ядра міоцитів складки; забарвлення гематоксилін та еозин.

На нашу думку, порожнини у складках слизової оболонки порожньої кишки є лімфатичними синусами. Доказом того, що такі синуси є

лімфатичними, а не кровоносними, є відсутність в їх просвіті клітин крові. Під час дослідження поздовжніх зрізів цієї кишки виявлені синуси у таких поздовжніх складках тягнулись поздовж їх довгої вісі, що свідчить про те, що вони мають щілиноподібну форму. Порівняно з дванадцятипалою кишкою, м'язова оболонка стінки порожньої кишки мала значно меншу товщину. Епітелій складок формував не чітко виражені МКВ і не мав крипт.

Висота складок порожньої кишки у молодняку добового віку становила 216,5 ± 19,5 мкм. Загальною закономірністю змін цього показника було його збільшення з досягненням найбільшого значення (1203,3 ± 121,0 мкм) у особин 8-місячного віку. Достовірне збільшення висоти складок порожньої кишки спостерігали у тварин 1-місячного віку (на 69,1 % відносно добових) і 3-місячного віку (на 121,3 % відносно 1-місячних). Починаючи з 3-місячного віку і до завершення терміну спостереження цей показник порожньої кишки залишався стабільно високим.

Ширина складок порожньої кишки у молодняку добового віку була на 47,1 % меншою, ніж у дванадцятипалій кишці, і становила 135,5 ± 11,3 мкм. Загальною закономірністю змін цього параметра було його поступове збільшення з досягненням максимуму (321,5 ± 25,9 мкм) у 1-річних особин. Статистично достовірне збільшення ширини складок спостерігали у тварин 6-місячного (на 53,0 % відносно добового молодняку) та 1-річного віку (на 55,3 % порівняно з попереднім терміном спостереження).

Будова слизової оболонки клубової кишки була подібною до порожньої і містила численні поздовжні складки. На відміну від дванадцятипалої кишки, її рельєф відрізнявся меншою кількістю і розміром складок. Епітеліальний шар складок і міжскладкових ділянок мав більш виражені МКВ і не мав крипт.

Висота складок клубової кишки порівняно з такими порожньої була меншою на 31,4 % і становила 148,5 ± 11,2 мкм. Загальною закономірністю змін цього показника було його збільшення з досягненням найбільшого значення (784,6 ± 70,1 мкм) у особин 1-річного віку. Достовірне збільшення висоти складок клубової кишки спостерігали у тварин 2-місячного віку (на

119,5 % відносно добових) і 3-місячного віку (на 38,5 % відносно 2-місячних) і 8-місячного віку (на 56,0 % відносно 3-місячних).

Ширина складок клубової кишки у молодняку добового віку була на 22,7 % меншою, ніж у порожній кишці, і становила 104,7 ± 8,6 мкм. Загальною закономірністю змін цього параметра було його поступове збільшення з досягненням максимуму (226,7 ± 19,4 мкм) у 1-річних особин. Статистично достовірне збільшення ширини складок спостерігали у тварин 2-місячного віку (на 53,7 % відносно 8-місячних) і 8-місячного (на 69,8 % відносно добового молодняку). Ширина складок клубової кишки відповідала значенням дорослих тварин вже в 1-місячному віці.

Площа порожнини синусів поздовжніх складок порожньої і клубової кишок на поперечному зрізі найменшою була у молодняку добового віку і становила відповідно 2,5 ± 0,2 і 1,7 ± 0,2 х 10^3 мкм^2 (табл. 21). З віком тварин вони збільшувались і найбільших значень сягали у тварин 1-річного віку.

Таблиця 21.

Площа лімфатичного синусу складки слизової оболонки порожньої і клубової кишок єменських хамелеонів (х10^3, мкм^2, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка	
	порожня	клубова
1 дб.	2,5±0,2^{a}	1,7±0,2^{a}
7 дб.	17,6±1,5^{b}	11,5±1,0^{b}
14 дб.	28,9±2,3^{cd}	17,0±1,2^{c}
1 міс.	33,0±2,9^{cd}	20,0±1,6^{cd}
2 міс.	28,8±2,2^{c}	16,3±1,3^{bc}
3 міс.	33,8±2,9^{cd}	27,3±2,1^{d}
6 міс.	72,5±6,4^{d}	32,8±2,8^{de}
8 міс.	66,5±5,8^{d}	26,5±2,1^{cd}
1 р.	77,3±5,9^{d}	43,5±3,6^{e}

Примітки: див. табл. 1.

Достовірне збільшення площі порожнини складок порожньої кишки спостерігали у тварин 7-добового (на 604,0 % відносно добового молодняку), 2-місячного (на 63,6 % відносно молодняку 7-добового віку) та 6-місячного віку (на 151,7 % порівняно з тваринами 2-місячного віку). Починаючи з 6-місячного віку даний показник порожньої кишки суттєво не змінювався. Достовірне збільшення площі порожнини складок клубової кишки спостерігали у тварин 7-добового (на 576,5 % відносно добового молодняку), 14-добового віку (на 47,8 % відносно молодняку 7-добового віку), 3-місячного віку (на 151,7 % порівняно з тваринами 2-місячного віку) та 1-річного віку (на 60,6 % порівняно з тваринами 3-місячного віку). Даний показник відповідав значенням дорослих тварин вже в 3-місячному віці.

3.5.2.4. Особливості мікроскопічної будови складок слизової оболонки товстого відділу кишечника. Мікроскопічно стінка ободової кишки суттєво відрізнялась від такої клубової і була подібною до дванадцятипалої (рис. 20). Її стінка мала кілька складок, до складу яких входили усі шари слизової оболонки. Порівняно з порожньою і клубовою кишками, товщина м’язової пластинки слизової оболонки була значно більшою і від м’язової оболонки вона була відмежована доволі товстою підслизовою основою. Характерними структурами слизової оболонки були крипти і розташовані між ними МКВ, висота яких, порівняно з іншим кишками, була найбільшою. На відміну від дванадцятипалої кишки, верхівки МКВ мали не зубоподібну, а заокруглену форму.

Висота складок ободової кишки перевищувала аналогічний параметр клубової у тварин добового віку, була більшою на 104,7 % і становила 122,7 ± 9,3 мкм. Загальною закономірністю вікових змін цього показника було його поступове зростання з досягненням максимуму (1453,2 ± 125,0 мкм) у 1-річних особин. Статистично достовірне збільшення висоти складок спостерігали у тварин 2-місячного віку (на 47,0 % відносно добових), 6-місячного віку (на 72,7 % відносно 2-місячних) та 8-місячного віку (на 72,2 % відносно 6-місячних).

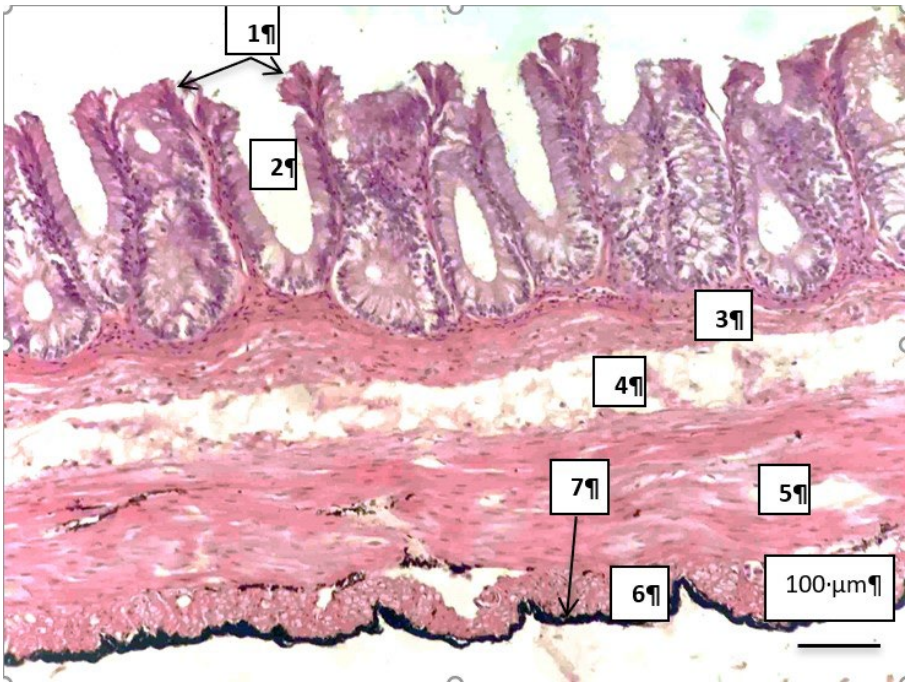

Рисунок 20. **Стінка ободової кишки єменського хамелеона 8-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – міжкриптальні випини; 2 – крипти; 3 – м'язова пластинка слизової оболонки; 4 – підслизова основа; 5 – внутрішній шар м'язової оболонки; 6 – зовнішній шар м'язової оболонки; 7 – серозна оболонка; забарвлення гематоксилін та еозин.

Ширина складок ободової кишки у молодняку добового віку була на 47,1 % меншою, ніж у клубовій кишці, і становила 135,5 ± 11,3 мкм. Загальною закономірністю змін цього параметра було його поступове збільшення з досягненням максимуму (837,0 ± 72,1 мкм) у 8-місячних особин. Статистично достовірне збільшення ширини складок спостерігали у тварин 14-добового (на 146,3 % відносно добового молодняку), 2-місячного (на 55,1 % відносно молодняку 14-добового віку) та 8-місячного віку (на 78,1 % порівняно з тваринами 2-місячного віку). Починаючи з 8-місячного віку і до завершення терміну спостереження даний показник ободової кишки суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

Стінка ДОК була тоншою, ніж у самій ободовій кишці і не мала складок (рис. 21).

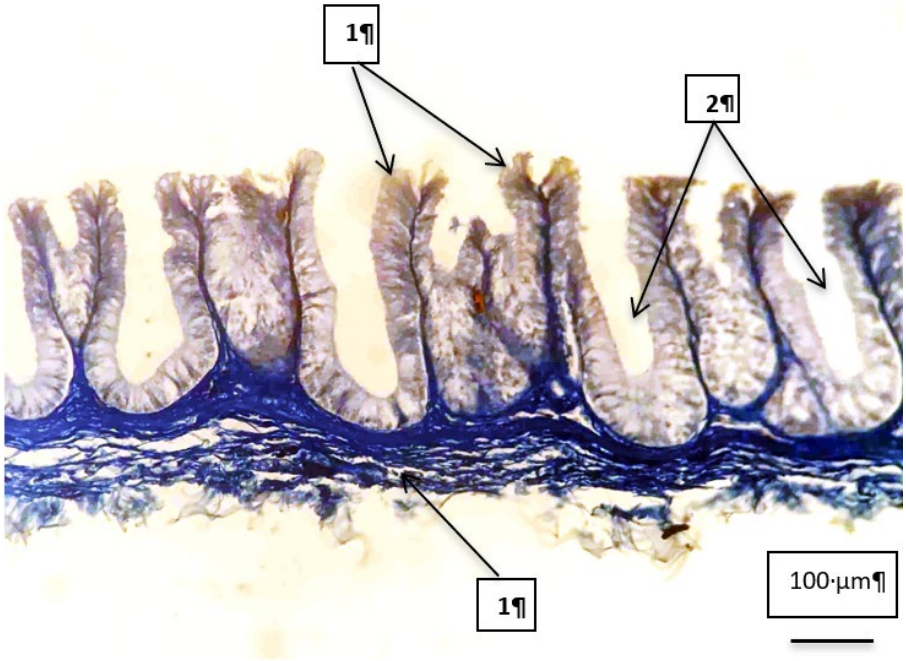

Рисунок 21. **Стінка дивертикулу ободової кишки єменського хамелеона 3-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – міжкриптальні випини; 2 – крипти; 3 – підслизова основа; забарвлення за Маллорі.

Порівняно з ободовою, стінка прямої кишки мала менший діаметр, більш товсту слизову оболонку. Вона утворювала кілька складок, що в своїй середній частині містили волокнисту пухку сполучну тканину підслизової основи (рис. 22). Сама слизова оболонка була представлена паличкоподібної форми криптами з широким просвітом і розміщеними між ними МКВ переважно снопоподібної форми. Крипти були розділені між собою тонкими прошарками волокнистої пухкої сполучної тканини з тяжами клітин гладкої м’язової тканини, що були основою МКВ. Відносно товста м’язова пластинка слизової оболонки відмежовувала донну частину крипт від підслизової основи, утвореною пухкою сполучною тканиною. В її складі виявляли кровоносні і лімфатичні судини різного діаметру. На відміну від інших кишок, у прямій кишці як власна пластинка, так і підслизова основа в складі волокнистої пухкої сполучної тканини містили більшу кількість її клітин, а також лімфоцити.

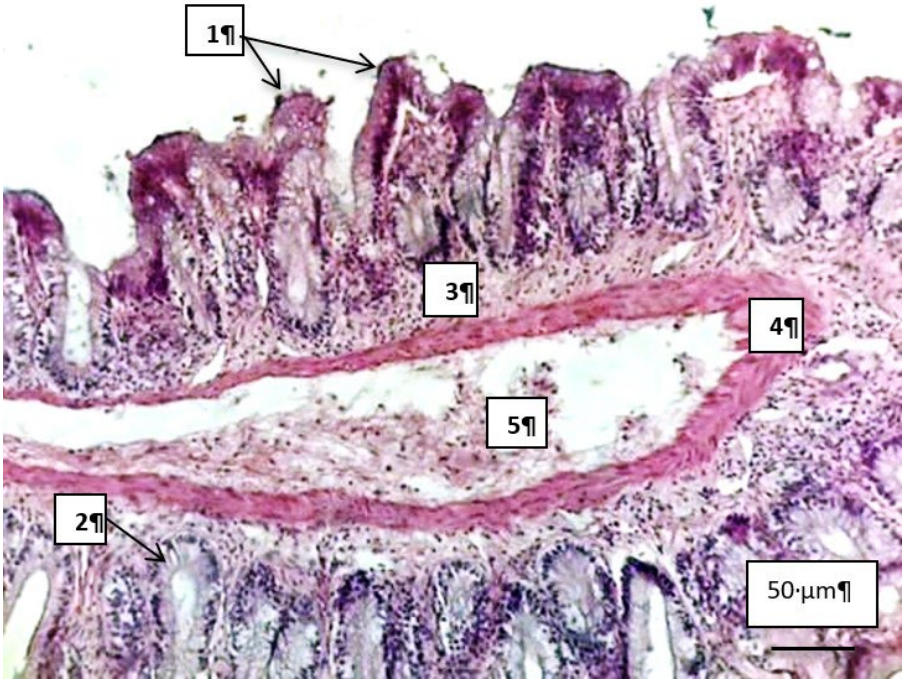

Рисунок 22. **Стінка прямої кишки єменського хамелеона 8-місячного віку** (гістологічний препарат): 1 – міжкриптальні випини; 2 – крипти; 3 – власна пластинка слизової оболонки; 4 – м'язова пластинка слизової оболонки; 5 – підслизова основа слизової оболонки; забарвлення гематоксилін та еозин.

Висота складок прямої кишки порівняно з такими ободової була меншою на 164,3 % і становила 115,0 ± 9,7 мкм. З віком хамелеонів спостерігали збільшення цього показника з досягненням найбільшого значення (955,2 ± 88,3 мкм) в особин 6-місячного віку. Висота складок прямої кишки відповідала значенням дорослих тварин вже в 1-місячному віці. Достовірне збільшення висоти складок клубової кишки спостерігали у тварин 14-добового віку (на 314,8 % відносно добових), 1-місячного віку (на 56,2 % відносно 7-добових). Починаючи з 1-місячного віку і до завершення терміну спостереження даний показник прямої кишки суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

Ширина складок прямої кишки тварин добового віку становила 113,7 ± 10,0 мкм, і з віком поступово збільшувалась. Найбільше її значення (847,3 ± 77,5 мкм) було визначено у хамелеонів 6-місячного віку. Значенням дорослих оособин ширина складок відповідала вже у рептилій 3-місячного віку.

Достовірне збільшення ширини складок прямої кишки спостерігали у тварин 7-добового віку (на 73,7 % відносно добових), 1-місячного віку (на 94,9 % відносно 7-добових), 6-місячного віку (на 117,7 % відносно 1-місячних). Починаючи з 6-місячного віку і до завершення терміну спостереження даний показник прямої кишки суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

3.5.2.5. Динаміка показників крипт слизової оболонки кишечника. Глибина крипт у стінці дванадцятипалої кишки молодняку добового віку була найменшою серед інших кишок і становила 11,3 ± 9,2 мкм (табл. 22).

Таблиця 22.

Глибина крипт кишечника єменських хамелеонів (мкм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка			
	дванадцятипала	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	$11,3±9,2^{a}$	$34,8±3,3^{a}$	$36,2±2,9^{ab}$	$63,4±4,8^{a}$
7 дб.	$54,2±4,0^{b}$	$70,4±5,6^{b}$	$30,4±2,5^{ab}$	$97,6±7,9^{ab}$
14 дб.	$106,7±8,6^{cd}$	$106,7±7,2^{bc}$	$29,3±2,2^{a}$	$120,4±9,6^{b}$
1 міс.	$126,4±8,3^{cd}$	$85,6±7,0^{bc}$	$36,4±3,1^{ab}$	$147,3±11,2^{bc}$
2 міс.	$103,6±7,1^{c}$	$115,0±8,6^{bc}$	$80,9±6,0^{b}$	$138,6±9,3^{bc}$
3 міс.	$170,3±12,3^{de}$	$120,8±9,1^{c}$	$88,4±58^{bc}$	$194,7±14,7^{c}$
6 міс.	$160,3±12,4^{d}$	$213,4±15,5^{d}$	$135,6±9,4^{c}$	$300,7±22,3^{d}$
8 міс.	$122,7±9,4^{cd}$	$163,2±11,4^{cd}$	$120,4±11,1^{ab}$	$202,0±17,2^{cd}$
1 р.	$326,7±22,5^{e}$	$117,3±9,9^{bc}$	$140,6±10,5^{c}$	$254,3±19,0^{cd}$

Примітки: див. табл. 1.

З віком вона ставала більшою, сягаючи значень дорослих тварин вже у віці 3 міс. У цій групі достовірно більшим цей показник був у тварин 7-добового (на 379,6 % відносно особин добового віку), 2-місячного (на 91,1 % відносно особин 7-добового віку), 6-місячного (на 54,4 % відносно 2-місячних хамелеонів) і 1-річного віку (на 103,8 % відносно 6-місячних хамелеонів).

Значенням дорослих тварин даний показник відповідав у молодняку 3-місячного віку.

У стінці порожньої і клубової кишки крипт виявлено не було.

Глибина крипт ободової кишки молодняку добового віку порівняно з такою дванадцятипалої кишки була більшою на 208 % і становила 34,8 ± 3,3 мкм. З віком хамелеонів даний показник збільшувався і досягав найбільшого значення (213,4 ± 15,5 мкм) у рептилій 6-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 7-добового (на 102,3 % відносно особин добового віку), 3-місячного (на 72,8 % відносно 7-добових рептилій) і 6-місячного віку (на 76,9 % відносно 3-місячних рептилій). Значенням дорослих тварин даний показник відповідав у молодняку 3-місячного віку.

Глибина крипт ДОК молодняку добового віку становила 36,2 ± 2,9 мкм. Загальною закономірністю було збільшення цього показника з віком тварин. Найбільшою глибина крипт була у хамелеонів 1-річного віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 2-місячного (на 179,3 % відносно 14-добових рептилій) і 6-місячного віку (на 67,9 % відносно 2-місячних рептилій).

Глибина крипт прямої кишки молодняку добового віку була найбільшою порівняно з іншими кишками і становила 63,4 ± 4,8 мкм. З віком хамелеонів даний показник збільшувався і досягав найбільшого значення (300,7 ± 22,3 мкм) у рептилій 6-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 14-добового (на 90,5 % відносно особин добового віку), 3-місячного (на 62,5 % відносно 14-добових рептилій) і 6-місячного віку (на 54,4 % відносно 3-місячних рептилій).

Ширина крипт найменшого значення мала у дванадцятипалій кишці молодняку добового року і становила 30,3 ± 2,8 мкм (табл. 23). Цей показник збільшувався впродовж усього періоду спостереження і сягав найбільшого значення у хамелеонів 1-річного віку. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав у молодняку 14-добового віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 14-добового віку (на 84,8 % відносно добових

рептилій). Починаючи з 3-місячного віку цей показник дванадцятипалої кишки суттєво не змінювався відносно попереднього етапу.

Таблиця 23.

Ширина крипт кишечника єменських хамелеонів (мм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка			
	дванадцятипала	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	30,3±2,8^{a}	34,8±3,1^{a}	35,1±3,0^{a}	39,2±3,1^{a}
7 дб.	37,1±3,2^{ab}	52,9±4,5^{b}	40,4±3,4^{ab}	45,3±3,8^{ab}
14 дб.	56,0±5,2^{b}	75,3±6,3^{bc}	52,1±4,6^{ab}	47,2±3,8^{ab}
1 міс.	50,3±4,3^{ab}	54,3±4,8^{bc}	73,7±6,0^{bc}	76,2±6,4^{ab}
2 міс.	48,7±4,1^{ab}	72,9±6,3^{bc}	78,5±6,8^{bc}	60,7±5,3^{ab}
3 міс.	52,4±4,4^{b}	72,4±6,2^{bc}	70,2±6,0^{bc}	61,9±5,3^{ab}
6 міс.	52,8±4,5^{b}	110,6±8,8^{c}	78,8±6,8^{bc}	103,3±8,7^{c}
8 міс.	64,7±5,3^{b}	92,7±8,9^{c}	68,2±5,7^{b}	74,5±6,5^{bc}
1 р.	66,3±5,4^{b}	96,8±8,3^{c}	103,4±9,0^{c}	74,3±6,0^{b}

Примітки: див. табл. 1.

Ширина крипт ободової кишки у молодняку добового віку порівняно з такою дванадцятипалої кишки була більшою на 14,9 % і становила 34,8 ± 3,1 мкм. Цей показник з віком збільшувався і найбільшого значення набував у рептилій 6-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 7-добового (на 90,5 % відносно особин добового віку) і 6-місячного віку (на 54,4 % відносно 7-добових рептилій).

Ширина крипт ДОК у тварин добового віку майже не відрізнялась від такої ободової кишки і становила 35,1 ± 3,0 мкм. Цей показник збільшувався впродовж досліду і найбільшого значення сягав у хамелеонів 1-річного віку. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже у молодняку 1-місячного віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 8-місячного

віку (на 94,3 % відносно добових рептилій) і 1-річного (на 51,6 % відносно хамелеонів 8-місячного віку).

Ширина крипт прямої кишки у молодняку добового віку становила 39,2 ± 3,1 мкм. Як і в інших кишках, цей показник з віком збільшувався і найбільшого значення набував у рептилій 6-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 6-місячного (на 39,0 % відносно особин 1-річного віку) і 1-річного віку (на 89,5 % відносно добових рептилій).

3.5.2.6. Динаміка показників міжкриптальних випинів слизової оболонки кишечника. Висота МКВ дванадцятипалої кишки молодняку добового віку становила 75,0 ± 6,4 мкм (табл. 24).

Таблиця 24.

Висота МКВ кишечника єменських хамелеонів (мм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка			
	дванадцятипала	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	$75,0\pm6,4^{a}$	$77,4\pm5,1^{ab}$	$73,0\pm7,0^{ab}$	$100,3\pm9,1^{ab}$
7 дб.	$84,4\pm8,1^{ab}$	$83,3\pm7,6^{ab}$	$68,8\pm5,4^{a}$	$94,7\pm6,5^{ab}$
14 дб.	$112,5\pm8,8^{b}$	$75,0\pm5,2^{a}$	$82,0\pm7,3^{ab}$	$87,5\pm7,2^{a}$
1 міс.	$126,7\pm11,3^{bc}$	$86,4\pm8,1^{ab}$	$74,8\pm6,6^{ab}$	$95,0\pm9,0^{ab}$
2 міс.	$143,7\pm12,0^{bc}$	$75,0\pm5,9^{a}$	$69,8\pm5,1^{ab}$	$122,4\pm8,4^{b}$
3 міс.	$151,0\pm13,4^{c}$	$125,0\pm11,3^{b}$	$112,3\pm9,6^{b}$	$150,0\pm13,3^{bc}$
6 міс.	$107,5\pm7,3^{ab}$	$217,5\pm18,3^{c}$	$128,9\pm11,3^{b}$	$187,3\pm14,3^{c}$
8 міс.	$102,1\pm8,8^{ab}$	$192,5\pm16,4^{bc}$	$107,9\pm8,3^{b}$	$203,6\pm18,7^{c}$
1 р.	$75,0\pm5,3^{a}$	$150,0\pm16,1^{bc}$	$79,6\pm7,7^{ab}$	$125,0\pm9,8^{bc}$

Примітки: див. табл. 1.

Динаміка показників висоти МКВ характеризувалась їх збільшенням з добового віку до 3-місячного і з наступним зменшенням до 1-річного віку. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже у молодняку 7-добового віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 14-добового

віку (на 50,0 % відносно добових рептилій) і 3-місячного віку (на 34,2 % відносно хамелеонів 14-добового віку). З 1- до 3-місячного віку цей показник залишався стабільно високим в межах 126,7 ± 11,3 – 151,0 ± 13,4 мкм.

Міжкриптальних випинів у слизовій оболонці порожньої і клубової кишок виявлено не було.

Висота МКВ ободової кишки молодняку добового віку становила 77,4±5,1 мкм. Закономірністю змін показників висоти крипт було їх збільшенням з добового віку до 6-місячного віку і наступного зменшення до 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у тварин 3-місячного віку (на 50,0 % відносно добових рептилій) і 6-місячного віку (на 34,2 % відносно хамелеонів 3-місячного віку). Стабільно високим цей показник залишався в межах 150,0 ± 16,1 – 217,5 ± 18,3 мкм у тварин з 6-місячного віку.

Висота МКВ ДОК у молодняку добового віку становила 73,0 ± 7,0 мкм. Цей показник збільшувався до 6-місмячного віку, сягаючи при цьому найбільшого значення і надалі був меншим. Достовірно більшим цей показник був у тварин 6-місячного віку (на 63,2 % відносно особин добового віку). Стабільно високим цей показник залишався у тварин з 3- до 8-місячного віку в межах 107,9 ±8 ,3 – 128,9 ± 11,3 мкм.

Висота МКВ прямої кишки молодняку добового віку була найбільшою серед інших кишок і становила 100,3 ± 9,1 мкм. Динаміка показників глибини крипт характеризувалась їх зменшенням з добового віку до 1-місячного і з наступним збільшенням до 8-місячного віку. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже у молодняку 3-місячного віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 2-місячного віку (на 39,9 % відносно 14-добових рептилій) і 6-місячного віку (на 53,3 % відносно хамелеонів 2-місячного віку). З 3-місячного до 1-річного віку цей показник залишався стабільно високим в межах 125,0 ± 9,8 – 203,6 ± 18,7 мкм.

Ширина МКВ дванадцятипалої кишки молодняку добового віку становила 75,0 ± 5,3 мкм (табл. 25). Значення цього показника залишалось стабільним до 3-місячного віку, у рептилій 6-місячного він досяг найбільшого

значення. Надалі у тварин старшого віку його значення були меншими. Достовірно більшим цей показник був у тварин 6-місячного віку (на 63,3 % відносно добових рептилій). Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже у молодняку 7-добового віку.

Таблиця 25.

Ширина МКВ кишечника єменських хамелеонів (мм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка			
	дванадцятипала	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	75,0±5,3^{a}	37,0±3,1^{a}	37,5±3,0^{a}	115,0±9,2^{ab}
7 дб.	86,7±6,8^{ab}	63,4±4,8^{b}	40,2±3,1^{ab}	84,7±6,4^{a}
14 дб.	79,5±6,0^{ab}	87,5±5,6^{bc}	48,7±3,9^{ab}	121,7±9,3^{ab}
1 міс.	80,7±6,2^{ab}	114,7±9,3^{c}	60,7±5,2^{ab}	109,9±8,0^{ab}
2 міс.	88,4±6,4^{ab}	97,4±8,2^{bc}	56,3±4,3^{ab}	148,2±11,2^{bc}
3 міс.	93,8±7,2^{ab}	102,4±7,9^{bc}	68,8±4,2^{b}	156,0±12,3^{bc}
6 міс.	122,5±9,3^{b}	134,7±11,3^{c}	80,2±6,2^{b}	147,2±11,4^{b}
8 міс.	79,3±5,8^{ab}	132,5±11,6^{c}	89,4±7,1^{b}	207,3±14,0^{c}
1 р.	82,5±6,0^{ab}	92,5±6,8^{bc}	70,2±5,3^{b}	125,0±11,3^{ab}

Примітки: див. табл. 1.

Ширина МКВ ДОК у молодняку добового віку 37,5 ± 3,0 мкм. Збільшення цього показника спостерігали до 8-місячного віку. У тварин старших 3-місячного віку ці показники були достовірно більшими порівняно з показником хамелеонів добового віку і стабільними і між собою достовірно не відрізнялись. У особин 1-річного віку спостерігали тенденцію до звуження крипт, що за своїми показниками наближались до значень тварин 3-місячного віку.

Ширина МКВ, як і їх висота у прямій кишці молодняку добового віку була найбільшою серед інших кишок і становила 115,0 ± 9,2 мкм. Загальна

динаміка показників ширини крипт характеризувалась їх збільшенням з добового віку до 8-місячного і з наступним зменшенням в 1-річного віці до значень рептилій 2-місячного віку. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже у молодняку 2-місячного віку. Достовірно більшим цей параметр був у тварин 6-місячного віку (на 73,8 % відносно 7-добових рептилій) і 8-місячного віку (на 40,8 % відносно хамелеонів 6-місячного віку).

3.5.3. М'язова оболонка кишечника. М'язова оболонка дванадцятипалої кишки складалась з двох шарів: більш товстого внутрішнього циркулярного і тоншого зовнішнього поздовжнього (див. рис. 21). Між собою вони розділені тонкими прошарками волокнистої пухкої сполучної тканини. Іноді в них виявляли гангліїмієнтерального нервового сплетення. У значно меншій кількості нейрони нервових вузлів виявляли і в підслизовій основі.

Товщина м'язової оболонки дванадцятипалої кишки хамелеонів добового віку порівняно з іншими кишками була найбільшою і становила 190,8 ± 15,0 мкм (табл. 26). Загальною закономірністю було її збільшення з віком рептилій. Водночас, у деякі вікові терміни цей показник був меншим значення тварин меншого віку. Найбільшого значення (505,2 ± 40,3 мкм) цей показник набував в особин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 6-місячного віку (на 80,5 % відносно 14-добових рептилій) і 1-річного віку (на 81,1 % відносно 6-місячних рептилій).

Товщина м'язової оболонки порожньої кишки хамелеонів добового віку була найменшою серед інших кишок, і становила 5,1 ± 0,4 мкм. Загальною закономірністю динаміки її показників було її збільшення з віком рептилій. Максимального значення (76,9 ± 5,2 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 7-добового (на 207,8 % відносно добових), 1-місячного віку (на 101,9 % відносно 7-добових), 6-місячного віку (на 50,2 % відносно 1-місячних) і 1-річного віку (на 61,6 % відносно 6-місячних).

Товщина м'язової оболонки клубової кишки хамелеонів добового віку була дещо більшою порожньої і становила 5,8 ± 0,4 мкм. Як і в випадку з

порожньою, загальною закономірністю змін її показників було збільшення з віком тварин.

Таблиця 26.

Товщина м'язової оболонки кишечника єменських хамелеонів (мкм, x ± SD, n = 5)

Вік	Кишка					
	дванадцятипала	порожня	клубова	ободова	ДОК	пряма
1 дб.	190,8± 15,0^{ab}	5,1± 0,4^{a}	5,8± 0,4^{a}	37,2± 3,2^{a}	37,3± 3,3^{a}	38,4± 2,5^{a}
7 дб.	173,4± 13,2^{ab}	15,7± 1,3^{b}	28,1± 2,2^{b}	37,6± 3,0^{ab}	44,3± 3,5^{ab}	68,0± 4,8^{b}
14 дб.	154,6± 11,4^{a}	18,1± 1,1^{bc}	39,4± 3,0^{bc}	41,4± 3,2^{ab}	47,4± 4,1^{ab}	82,9± 6,8^{bc}
1 міс.	167,2± 12,5^{ab}	31,7± 2,4^{c}	50,6± 4,5^{c}	47,4± 4,0^{ab}	53,1± 5,0^{ab}	83,4± 7,2^{bc}
2 міс.	223,1± 18,3^{ab}	37,0± 3,0^{cd}	62,7± 5,3^{cd}	78,3± 6,7^{b}	48,9± 4,2^{ab}	105,0± 6,8^{c}
3 міс.	225,8± 17,9^{ab}	42,1± 3,4^{cd}	80,3± 7,2^{d}	129,5± 9,6^{c}	72,9± 6,2^{b}	149,7± 10,3^{cd}
6 міс.	279,0± 21,0^{b}	47,6± 4,0^{d}	103,2± 8,8^{d}	308,1± 21,0^{de}	65,4± 5,2^{b}	187,5± 12,4^{d}
8 міс.	309,4± 24,6^{bc}	52,5± 4,5^{de}	108,4± 9,2^{d}	293,8± 22,3^{d}	73,8± 6,3^{b}	202,5± 18,3^{de}
1 р.	505,2± 40,3^{c}	76,9± 5,2^{e}	108,0± 9,1^{d}	488,8± 40,2^{e}	51,0± 3,3^{ab}	326,3± 28,0^{e}

Примітки: див. табл. 1.

Достовірно більшим цей показник був у особин 7-добового (на 384,5 % відносно добових), 1-місячного віку (на 80,1 % відносно 7-добових), 3-місячного віку (на 58,7 % відносно 1-місячних). Максимального значення (108,4 ± 9,2 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. У тварин після 3-місячного віку показник товщини м'язової оболонки не мав достовірної різниці у різні вікові терміни, набував стабільних значень. Його визначали в межах 80,3±7,2 – 108,4±9,2 мкм.

Товщина м'язової оболонки ободової кишки хамелеонів добового віку порівняно з клубовою була більшою на 541,4 % становила 37,2 ± 3,2 мкм. Загальною закономірністю динаміки її показників було збільшення з віком рептилій. Максимального значення (488,8±40,2 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 2-місячного (на 110,5 % відносно добових), 3-місячного віку (на 65,4 % відносно 1-добових), 8-місячного віку (на 126,9 % відносно 1-місячних) і 1-річного віку (на 66,3 % відносно 6-місячних).

Товщина м'язової оболонки ДОК хамелеонів добового віку майже не відрізнялась від ободової кишки і становила 37,3 ± 3,3 мкм. Загальною закономірністю змін її показників було збільшення до 8-місячного віку. Значенням дорослих тварин даний показник відповідав вже у молодняку 1-місячного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 3-місячного віку (на 95,4 % відносно добових). Максимального значення (73,8 ± 6,3 мкм) цей показник набував у тварин 8-місячного віку. У період з 3- до 8-місячного віку цей показник не мав достовірної різниці у різні вікові терміни, його визначали в межах 65,4 ± 5,2 – 73,8 ± 6,3 мкм. У хамелеонів1-річного віку він був меншим і відповідав показникам тварин 1-місячного віку.

Товщина м'язової оболонки прямої кишки хамелеонів добового віку становила 38,4±2,5 мкм. Загальною закономірністю динаміки її показників було її збільшення з віком рептилій. Найбільшого значення (326,3 ± 28,0 мкм) цей показник набував у тварин 1-річного віку. Достовірно більшим цей показник був у особин 7-добового (на 77,1 % відносно добових), 2-місячного

(на 54,4 % відносно 7-добових), 6-місячного віку (на 78,6 % відносно 2-місячних) і 1-річного віку (на 74,0 % відносно 6-місячних).

3.5.4. Серозна оболонка кишечника. Серозна оболонка кишечника була утворена дуже тонкою сполучнотканинною пластинкою і одним шаром клітин мезотелію плоскої або кубічної форми. У серозній, а також в м'язовій оболонці у значній кількості містились пігментні клітини з включеннями меланіну темно-коричневого або чорного кольору.

Таким чином, стінка кишечника єменських хамелеонів характеризувалась наявністю поздовжніх складок, в утворенні яких брали участь усі шари слизової оболонки і які в порожній і клубовій кишках містили порожнини лімфатичних синусів. Характерними структурами слизової оболонки були крипти – занурення епітелію у власну пластинку і міжкриптальні випини, що представляли собою підняття епітеліального шару між криптами. Отримані нами дані показників мікроструктур кишечника єменського хамелеона вказують про їх значні відмінності у тварин різних вікових груп. Загальною закономірністю таких змін було їх збільшення, яке відбувалось асинхронно і не рівномірно.

Основні матеріали даного підрозділу викладено в роботі [8, 11, 88].

РОЗДІЛ 4
АНАЛІЗ І ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ДОСЛІДЖЕНЬ

Комахоїдні рептилії є присутніми майже в усіх таксонах ящірок, про їхні потреби в кормі порівняно з іншими видами харчових стратегій, такими як м'ясоїдні та травоїдні тварини, відомо набагато менше [114]. Як встановлено [103], з усіх систем організму рептилій найбільша різноманітність будови характерна саме для шлунково-кишкового тракту, що створює особливу проблему для фахівців ветеринарної медицини, коли вони намагаються давати рекомендації щодо годівлі, інтерпретувати діагностичні тести та розробляти схему лікування. Хвороби органів травлення в деяких видів рептилій, яких утримують в неволі в країнах Центральної Європи, становлять більше 40,0 % [141]. Не зважаючи на значну поширеність у домашніх тераріумах єменського хамелеона *(Chamaeleo calyptratus),* інформація про анатомічну будову його органів травлення є обмеженою, іноді суперечливою [108, 111].

Для інтерпретації діагностичних зображень результатів рентгенографічних, ультразвукових досліджень необхідні глибокі знання спеціальної анатомії конкретного виду [29, 106]. Їх відсутність є одним з обмежень використання інструментальних методів, оскільки інформація, отримана про органи, що знаходяться у целомічній порожнині, не може бути отримана шляхом безпосереднього огляду [103].

У схемі будови травного каналу єменського хамелеона, що подібна до вищих хребетних тварин і інших ящірок, виділяють ротоглотку, стравохід, шлунок, тонкий і товстий відділи кишечника, що закінчується клоакою [47, 66].

Як було нами встановлено, стравохід єменського хамелеона у вигляді тонкої короткої трубки починався від ротоглотки, проходив в шийному вісцеральному просторі, в кінцевій частині зміщувався вліво і в грудо-черевній порожнині переходив у шлунок. Про подібну особливість будови стравоходу

у бородатої агами (*Pogona vitticeps*) повідомляють Engelke E. та ін. [47]. Rodrigues Sartori S.S. та ін. [136] припускають, що відсутність звуження між стравоходом і шлунком полегшує рептиліям ковтання та потрапляння у шлунок великої за розміром здобичі.

Шлунок єменського хамелеона мав циліндричну форму. Чітку межу між стравоходом і порожнім шлунком встановити важко. Пілорична частина шлунка переходила у дванадцятипалу кишку без різкої межі; остання відрізнялась значно меншим діаметром. Візуально поділу на відділи шлунка хамелеонів нами не встановлено, що узгоджується з відповідними даними стосовно прудкої ящірки (*Lacerta agilis*) [147].

За однакової з ссавцями маси тіла рептилії мають коротший кишечник і меншу масу органів травлення. Це, ймовірно, пов'язано з нижчим рівнем споживання корму та відмінностями у локомоції тварин цих класів, які визначають різну потребу в енергії [71]. Кожний відділ кишечника демонструє відмінну функцію і фізико-хімічні характеристики, склад мікробіому [151]. В єменського хамелеону дванадцятипала кишка відіграє важливу роль в активному трансцелюлярному поглинанні Кальцію [67].

Порівняно з ссавцями, рептилії мають менш диференційовану анатомію шлунково-кишкового тракту [164]. Çakici O. та та Akat E. [31] у красивої змієголовки (*Ophisops elegans*) кишечник поділяють лише на тонкий і товстий, без поділу на окремі кишки. Zaher M. та ін. [167] в єгипетського шипохвоста (*Uromastyx aegyptiaca*) тонкий відділ кишечника на окремі кишки теж не поділяють. Diaz-Figueroa R. та Mitchell M.A. [43] у складі кишечника рептилій виділяють тонку і товсту кишку, а також ободову кишку. У кишечнику смугастого варана (*Varanus salvator*)) порожня і сліпа кишка відсутні [150], у прудкої ящірки відсутні клубова і сліпа кишка [147]. Lee H.S. та Ku S.K. [95] у трав'яної ящірки (*Takydromus wolteri*) у складі кишечника виділили дванадцятипалу, тонку і товсту кишку. Стосовно будови кишечника єменського хамелеона інформація є обмеженою. Кишковий тракт єменського хамелеона є коротким і погано диференційованим [122]. Тонкий кишечник

африканського хамелеона (*Chamaeleon africanus)* не поділений на дванадцятипалу і клубову кишку, а товстий відділ поділений на ободову і пряму кишку [66].

У нашій роботі під час поділу тонкого і товстого відділів кишечника єменського хамелеона на окремі кишки ми орієнтувались на детальний опис органів травлення бородатої агами, що належить до родини *Агами* (*Agamidae),* що був виконаний Engelke E. та ін. [47], а також дані Hamdi H. та ін. [66] щодо африканського хамелеона. Ці дані дослідниками були отримані на основі дослідження макроскопічної будови кишечника, особливостей рельєфу слизової оболонки, а також його кровопостачання.

Нами було встановлено, що тонкий відділ кишечника єменських хамелеонів був розташований в каудовентральній частині грудочеревної порожнини, краніально межуючи з печінкою і легенями, каудодорсально – з нирками. У складі тонкого відділу кишечника єменського хамелеона нами було виділено три кишки: дванадцятипалу, порожню і клубову. Від порожньої дванадцятипала кишка відмежована місцем впадінням в неї вивідної протоки підшлункової залози і жовчної протоки. На поверхні дванадцятипалої кишки розташована підшлункова залоза, що мала форму вузької тонкої смужки блідо-рожевого кольору.

Наступна найдовша ділянка тонкого відділу кишечника, що не містила в брижі підшлункової залози, була визначена як порожня. Вона утворювала U-подібну петлю, що утримувалась на довгій брижі. У кінці дистальної частини петлі порожня кишка переходила у коротку клубову кишку, що впадала в ободову.

У хамелеонів до 2-місячного віку на поверхні порожньої кишки іноді визначали залишок жовткового міхура кулеподібної форми жовтуватого кольору діаметром 1,0-1,5 мм. Як вказує Gofur R. [61], Mazurkevych T. та Usenko S. [107] у птахів на місці залишку жовткової протоки, що в ембріональний період онтогенезу сполучає порожнини жовткового міхура і

тонкого відділу кишечника, утворюється постійна структура – дивертикул Меккеля, що є органом імунного захисту.

У складі товстого відділу кишечника єменських хамелеонів нами було виділено дві кишки: ободову і пряму. Ободова кишка містилась між правим і лівим жировим тілом в каудовентральній частині грудочеревної порожнини. Порівняно з клубовою, ободова кишка відрізнялась значно більшим діаметром. Її особливістю була наявність випину – дивертикулу, що відповідав сліпій кишці. Відносно ободової вісь дивертикулу ободової кишки (ДОК) була направлена дещо каудально. Перед переходом у пряму ободова кишка звужувалась і утворювала ободовий перешийок. На відміну від ободової кишки бородатої агами, що має сферичну (ампулоподібну) форму [106], в єменського хамелеона вона мала циліндричну форму. Пряма кишка відрізнялась великим діаметром, була розташована прямо вдовж осі тіла і переходила в клоаку.

Привертає увагу повне або часткове чорне забарвлення серозної оболонки кишечника (від дванадцятипалої до прямої кишки включно), що узгоджується з відповідними даними для бородатої агами та африканського хамелеона [47, 66].

Як було нами встановлено, поверхнева структура слизової оболонки травного каналу єменського хамелеона мала суттєві особливості в різних його ділянках.

У стравоході слизова оболонка утворювала кілька поздовжніх, майже паралельно розташованих складок, що продовжувались до входу в шлунок. Слизова оболонка шлунка має кілька товстих складок, що йшли в різних напрямках, що узгоджується з даними Parsons T.S. та Cameron J.E. [126] стосовно їх непаралельного напрямку і наявності як хвилеподібних, так і прямих частин складок у шлунка рептилій. Слизова оболонка дванадцятипалої кишки мала чітко помітні тонкі поздовжні складки, які в порожній кишці були більшими в кількості, тонкими, хвилястими і мали дещо хаотичне розташування. У клубовій кишці кількість і висота складок були меншими.

Клубову і ободову кишку розділяв клубово-ободовий отвір, в основі якого містилась товста циркулярна складка, що утворювала ілеоколічний клапан. Про наявність такої складки в інших видів ящірок вказують Engelke E. та ін. [47], Skripka M.V. та ін. [147].

Слизова оболонка ободової і прямої кишки мала кілька поздовжніх складок і була відмежована одна від одної циркулярною складкою. Діаметр ободової кишки перед прямою зменшувався, що відповідало ободовому перешийку. Слизова оболонка ДОК була гладкою. Слизова оболонка клоаки мала кілька чітко виражених поздовжніх складок. У цілому, особливості рельєфу слизової оболонки стравоходу, шлунка, окремих кишок єменського хамелеона були подібними до таких в бородатої агами [47]. Наявність таких складок викликана тим, що рептилії ковтають свою здобич (комах) часто великого розміру цілою. А саме завдяки поздовжнім складкам порожнина травного каналу може значно збільшити свій обсяг [53].

Попри високу наукову значущість подібних розробок, кількість досліджень щодо морфології молодняку рептилій наразі залишається вкрай лімітованою [19]. За результатами наших досліджень було встановлено, що, порівняно з добовими тваринами, маса тіла єменських хамелеонів 1-річного віку збільшилась в 185,9 раза, що узгоджується з даними Herrel A. та ін. (2014) [69] про збільшення маси цього виду тварин упродовж року після вилуплення до двох порядків. Упродовж першого місяця постнатального періоду онтогенезу маса тіла хамелеонів збільшилась на 92,9 %, другого – на 240,7 %, третього – на 452,3 %. У період з 3-місячного до 6-місячного віку збільшення становило 197,6 %, з 6- до 8-місячного віку – 13,6 %, з 8-місячного до 1-річного віку – 392,4 %. Таким чином, упродовж терміну спостереження найбільш інтенсивно збільшення маси тіла хамелеонів відбувалось упродовж другого і третього місяця життя.

SVL (довжина ділянки тіла від кінчика носа до анального отвору) хамелеонів 1-річного віку порівняно з 1-добовими була більшою у 6,7 раза. За перший місяць вона збільшилась на 41,9 %, другого – на 50,0 %, третього – на

62,1 %, з 6- до 8-місячного віку – на 4,9 %, з 8-місячного до 1-річного віку – на 61,2 %. Таким чином, як і маса тіла, збільшення SVL найбільш інтенсивно відбувалось упродовж другого і третього місяця розвитку. Саме в період найбільш інтенсивного росту хамелеони є найбільш чутливими до несприятливих факторів зовнішнього середовища, що необхідно враховувати під час розведення хамелеонів [70].

Упродовж періоду спостереження загальною закономірністю змін довжини травного каналу єменських хамелеонів було його збільшення. Порівняно з молодняком добового віку довжина травного каналу в особин 1-річного віку збільшилася в 3,8 раза [8]. Водночас, у період з 1- до 7-добового віку і з 6- до 8-місячного віку спостерігали його зменшення, що є відомим фактом нерівномірного характеру росту органів травлення [73]. Відношення довжини травного каналу до SVL найбільшим було до 1-місячного віку включно, надалі це показник зменшувався і найменшим був у тварин 8-місячного і 1-річного віку.

Із збільшенням маси і довжини тіла єменських хамелеонів, збільшувалась і абсолютна маса їх шлунка і кишечника. Порівняно з 1-добовими, абсолютна маса шлунка і кишечника тварин 1-річного віку була більшою у 170,5 і 226,3 раза відповідно. За перший місяць ці показники збільшились відповідно на 204,0 % і 268,8 %, за другий – на 99,3 % і 317,0 %, за третій – на 321,1 % і 92,7 %, у період з 3- до 6-місячного віку – на 95,8 % і 130,0 %. У період з 6- до 8-місячного віку спостерігали певну стабілізацію цього показника. З 8-місячного до 1-річного віку маса шлунка збільшилась на 207,8 %, кишечника – на 334,1 %. Відносна маса шлунка і кишечника збільшувалася до 2-місячного віку, тоді як у старших тварин цей показник поступово знижувався.

Про виражену сезонну пластичність кишечника ящірок тегу повідомляють do Nascimento та ін. (2016) [45]. Восени відносна маса кишечника таких рептилій становила 1,0 % від маси тіла. Під час пробудження

від стану спокою вона була на 23 % меншою; пізніше навесні вона збільшилась на 60 % порівняно з осіннім періодом.

Довжина травного каналу э важливим маркером морфофізіологічного стану організму тварин. Як вказують Vervust B. та ін. [157], популяції ящірок з довшим травним трактом демонструють довший час проходження корму через кишечник та покращену ефективність травлення.

На тлі значного збільшення абсолютної маси шлунка і кишечника з віком тварин (у 170,5 і 226,3 раза відповідно), їх лінійні показники змінювались у меншій мірі. Так, порівняно з молодняком 1-добового віку у тварин 1-річного віку довжина шлунка і кишечника була більшою у 5,1 раза, ширина шлунка – в 11,0 раза.

Довжина кишечника і його окремих кишок є достатньо лабільною структурою, що швидко реагує на потреби організму в поживних речовинах і склад раціону [84]. У всеїдних ігуаноподібних ящірок (*Liolaemus ruibali*), яких годували рослинною їжею, тонкий відділ кишечник був на 17 % довшим, ніж у ящірок, яких годували змішаною їжею, хоча відмінностей в масі і обсязі тонкої кишки не було [85]. У більшості тварин молоді особини не є просто мініатюрними виданнями дорослих особин. Насправді, вони відрізняються за багатьма аспектами, включаючи морфологію, фізіологію, рухову здатність і харчові переваги [63]. Молоді і дорослі рептилії мають як різну потребу в поживних речовинах, так і в особливостях будови органів травлення [154]. Ігуани, що ростуть, перетравлюють їжу в 1,3–2 раза швидше, ніж дорослі, час проходження корму є меншим.

Отримані нами дані вказують на нерівномірний і асинхронний характер збільшення довжини кишечника єменських хамелеонів, що є проявом відомої біологічної закономірності, на що вказують Yovchev D. та ін. [165], Gavrylin P.M. та Nikitina M.O. [58]. Так, порівняно з добовим молодняком, за перший місяць постнатального розвитку довжина кишечника зменшилась на 18,4 %, за другий – збільшилась на 22,4 %, за третій – збільшилась на 33,3 %, у період з

3-го по 6-й місяць – збільшилась на 61,2 %, у період з 6-го по 8-й місяць – зменшилась на 7,7 %, у період з 8-го до 1-го року – збільшилась на 68,1 %.

Відповідно до нерівномірних вікових змін довжини і діаметру стравоходу, його індекс видовження (відношення довжини до діаметру) збільшувався з добового до 1-місячного віку, зменшувався з 1- до 3-місячного віку рептилій і надалі його визначали в межах від 4,9 до 5,8. Отримані дані свідчать про алометричний, а саме, переважний ріст довжини стравоходу відносно його діаметру (товщини) до 1-місячного віку. Зменшення індексу видовження стравоходу у 3-місячному віці корелює з онтогенетичною зміною раціону, що узгоджується з даними Wehrle B.A. та German D.P. [160] щодо морфологічної відповідності будови органів травлення складу корму. Саме в цьому віці відбувається зміна стратегії живлення хамелеонів, тобто, перехід від поїдання дрібних комах до більшої за розміром, сильно хітинізованої здобичі, що вимагає структурної перебудови структур стравоходу [163].

Характерною особливістю будови стравоходу хамелеонів була наявність поздовжніх складок слизової оболонки, що були виявлені на всьому протязі органу. Про наявність таких складок слизової оболонки у стравоході інших видів рептилій повідомляють [26, 143, 144]. Як вказують Standring S. [64], Mescher A.L. [110], складки слизової оболонки представляють собою складне структурне утворення стінки трубкоподібного органу, що сформоване випинанням усієї слизової оболонки, у т. ч. – і підслизової основи. Особливістю хамелеонів є те, що будучи хижаками із засідки, вони їдять рідко, але виловлюють при цьому відносно велику здобич [69]. Саме наявність поздовжніх складок стравоходу у комахоїдних рептилій забезпечує його максимальну еластичність під час транспортування від ротоглотки до шлунка великого нерозчленованого кормового болюсу [125].

У період з 1-добового до 1-річного віку висота і ширина складок стравоходу хамелеонів збільшилась – відповідно у 5,5 і 4,3 раза. Порівняно з тваринами 6-місячного віку, у хамелеонів 1-річного віку висота складок слизової оболонки стравоходу була меншою на 7,3 %, а їх ширина – більшою

на 2,9 %. Індекс видовження складок збільшувався з добового до 1-місячного віку. У тварин старшого віку був меншим, його визначали в межах 4,9 – 5,8. На нашу думку, динаміка індексу видовження складок стравоходу вказує на зміну пріоритетів пристосування структур стравоходу до типу корму в онтогенезі. Збільшення цього показника до 1-місячного віку забезпечує максимальну еластичність органу, здатність до розтягування великим за обсягом кормовим болюсом, що представляє собою тіло нерозчленованої комахи [125].

За результатами наших досліджень, у складі стінки стравоходу, шлунка і кишечника єменського хамелеона було визначено три оболонки: слизову, м'язову і зовнішню, яка в ділянці шийного вісцерального простору була представлена адвентицію, а в межах целому – серозною оболонкою. У складі слизової оболонки було виявлено чотири шари: епітеліальний, власну пластинку, м'язову пластинку і підслизову основу. У м'язовій оболонці встановлено два шари – внутрішній циркулярний і зовнішній поздовжній.

Епітеліальний шар слизової оболонки краніальної частини стравоходу був утворений одношаровим призматичним багаторядним епітелієм. У ньому нами було встановлено два типи клітин – війчасті і келихоподібні, що узгоджується з даними стосовно інших видів рептилій [16, 27, 143].

Завдяки війчастому епітелію кормовий болюс у стравоході вкривається змащувальним слизом, відбувається збирання дрібних часточок корму та разом зі скороченням м'язових елементів транспортування до шлунка [80].

Під війками війчастих епітеліоцитів виявляли тонку слабо базофільну ниткоподібну структуру – лінійне скупчення базальних тілець війок. Саме наявність базальних тілець під ниткоподібним структурами апікального полюсу клітин відрізняє війки від мікроворсинок. Келихоподібні клітини на апікальному полюсі містили слабо оксифільну масу секреторних слизових включень.

Власна пластинка слизової оболонки стравоходу хамелеонів була побудована з волокнистої пухкої сполучної тканини. Нижче розташована

м’язова пластинка розмежовувала її від підслизової основи, яка, як і власна пластинка, була побудована з волокнистої пухкої сполучної тканини. У цілому, особливості гістологічної будови власної і м’язової пластинки, а також підслизової основи слизової оболонки узгоджуються з відповідними даними стосовно їх будови у стравоході інших видів рептилій [66, 143, 167].

На відміну від краніальної ділянки стравоходу єменського хамелеона, слизова оболонка його середньої і каудальної частини мала особливості будови як епітеліального шару, так і власної пластинки. В її епітеліальному шарі виявлено лише один тип клітин – епітеліоцити з мікроворсинками. Такі клітини мали видовжену призматичну форму, оксифільну цитоплазму і ядро. Враховуючи приблизно однакову форму клітин, такий епітелій, є одношаровим призматичним. Отримані нами дані стосовно клітинного складу епітеліального шару слизової оболонки каудальної частини стравоходу узгоджуються з відповідними даними стосовно гекона і японської ящірки [76], бородатої агами [47]. Слід відмітити важливу тінкторіальну особливість таких епітеліальних клітин. На гістологічних препаратах, забарвлених за Маллорі, апікальні полюси епітеліоцитів, що займали від третини до половини висоти клітин, виявляли виражену фуксинофілію. У складі таких апікальних ділянок виявляли дрібнодисперсні секреторні гранули, що, за даними Awaad A. та ін. (2022) [22] вказує на високу синтетичну активність таких клітин та їх можливу роль у синтезі і накопиченні ферментів для обробки корму.

Таким чином, на відміну від ссавців і птахів, в яких слизова оболонка стравоходу на всьому протязі вистелена багатошаровим плоским незроговілим (зроговілим) епітелієм [13, 145], у хамелеонів вона представлена одношаровим багаторядним призматичним епітелієм. Причому, на початковій ділянці стравоходу він утворений війчастим епітелієм, з двома основними типами клітин: з війками і келихоподібними, а на середній і кінцевій ділянках – одним типом – клітинами з мікроворсинками.

За результатами досліджень нами встановлено особливість розташування епітеліоцитів в складі епітеліального шару слизової оболонки

стравоходу єменських хамелеонів. У початковій частини стравоходу епітеліоцити були розташовані у формі суцільного шару приблизно однакової висоти. У його центральній і кінцевій ділянках вони утворювали випини – структури, подібні до дуже коротких ворсинок. Вони містились між гирлами залоз, що були розташовані у власній пластинці слизової оболонки, і тому ми їх визначили як міжзалозисті випини (МЗВ). Іноді такі скупчення епітеліоцитів мали в своїй основі незначні випини власної пластинки. Згідно класичного уявлення про будову ворсинок, вони представляють собою випини власної пластинки, переважно пальцеподібної форми, що вкриті епітеліальним шаром і містять елементи м'язової пластинки [64]. Враховуючи, що такі групи епітеліоцитів не містять клітин гладкої м'язової тканини, на нашу думку, такі структури ворсинками вважати не можна. Відсутність в їхньому складі гладких міоцитів вказує на пасивний характер цих структур, які виконують роль механічної опори та трофічного забезпечення [64].

Таким чином, поверхня слизової оболонки середньої і каудальної частини стравоходу єменських хамелеонів була сформована регулярним чергуванням гирл залоз та міжзалозистих випинів (МЗВ). Останні мали снопоподібну архітектоніку, аналогічну міжкриптальним випинам (гребням) кишечника бородатої агами, на які вказують Engelke E. та ін. [47], що свічить про уніфікований модульний принцип організації всмоктувально-секреторної поверхні травної трубки у хамелеонів.

Власна пластинка слизової оболонки середньої і каудальної частини стравоходу містила щільно розташовані трубкоподібної форми залози. Своїми гирлами вони відкривались між МЗВ. У їх складі можна було виділити глибше розташовані довгі секреторні відділи і короткі вивідні протоки. Їх клітини відрізнялись між собою за будовою. Епітеліоцити секреторних відділів мали переважно кубічну або високу кубічну форму і містили слабо забарвлену дрібнозернисту оксифільну цитоплазму. Клітини вивідних протоків були меншими і відрізнялись інтенсивно оксифільною цитоплазмою.

Отже, на відміну від краніальної частини, слизова оболонка стравоходу хамелеонів у середній і каудальній ділянках містила трубкоподібні залози. На такі особливості мікроскопічної будови стравоходу звертають увагу Imai та ін. (1991b) [75], які такі залози назвали пляшкоподібними – у японської ящірки та гекона, Engelke та ін. (2020) [47] – у бородатої агами. Такі залози у японської ящірки та гекона секретують пепсиноподібні ферменти і є стравохідними шлунковими залозами [75]. Враховуючи анатомічний і функціональний зв'язок стравоходу зі шлунком, характер секрету і значна кількість таких залоз створюють прегастральне залозисте поле, що, ймовірно, забезпечує попередню обробку кормового болюсу.

Морфометричними особливостями МЗВ слизової оболонки стравоходу єменських хамелеонів було поступове їх збільшення з віком тварин. Порівняно з хамелеонами 1-добового віку, у тварин 1-річного віку висота і ширина МЗВ були більшими – відповідно у 5,1 і 3,2 раза, у т. ч. у період з добового до 1-місячного віку, відповідно – на 154,8 і 39,9 %, за другий місяць – на 2,9 і 10,0 %, за третій – на 5,4 і 67,1 %. У наступні 3 місяці спостерігали зменшення висоти МЗВ на 15,2 % і збільшення їх ширини на 9,3 %. У наступні 6 місяців висота і ширина МЗВ збільшились – відповідно на 54,2 і 38,1 %.

Динаміка показників індексу видовження МЗВ характеризувалась двоетапним збільшенням. Перший етап тривав з 1-добового до 2-місячного віку, другий – з 3-місячного до 1-річного, що, ймовірно пов'язано з трофічною адаптацією до виду корму. Мікроструктури слизової оболонки стравоходу хамелеонів до 2-місячного віку забезпечували максимальну площу контакту для змащування дрібного корму. Надалі, під час переходу тварин на споживання більшої та грубішої здобичі МЗВ стають ширшими, що забезпечує ефективний захист слизової оболонки від механічних пошкоджень. Збільшення індексу видовження МЗВ у тварин після 8-місячного віку можна пояснити як адаптацію до переходу на велику хітинізовану здобич, так і збільшенням площі всмоктувальної поверхні [125, 166].

Глибина трубкоподібних залоз власної пластинки стравоходу хамелеонів також характеризувалась віковими змінами. Порівняно з тваринами добового віку, у рептилій 1-річного віку вона була більшою у 6,5 раза. У період з 1-добового до 1-місячного віку вона збільшилась на 27,1 %, за другий місяць – на 13,6 %, за третій – на 20,3 %, у період з 6-місячного до 1-річного віку – на 40,3 %. Ширина залоз інтенсивно збільшувалась з добового до 2-місячного віку.

Вікова динаміка індексу видовження залоз стравоходу хамелеонів свідчить про інтенсивний ріст секреторного апарату впродовж усього періоду спостережень. За період досліду цей індекс збільшився у 4,0 раза, у т. ч. у найбільшій мірі – за перший місяць. Збільшення відношення глибини залоз до їх ширини вказує на вікову функціональну гіпертрофію залозистого поля стравоходу [75, 163].

Згідно з отриманими нами даними, товщина стінки стравоходу хамелеонів за весь період спостережень збільшилася в 5,9 раза. Водночас, товщина слизової і м‘язової оболонок збільшилась, відповідно – у 4,6 і 8,4 раза. Відносна товщина слизової оболонки збільшувалась до 7-добового віку. Надалі, до 3-місячного віку її визначали в межах 67,5 – 76,8 %. У період з 8-місячного до 1-річного віку вона була меншою і становила 49,4 %.

Отже, отримані нами дані щодо динаміки показників товщини стінки і її оболонок стравоходу вказують на інтенсивний і нерівномірний характер їх змін. На нашу думку, збільшення відносної товщини слизової оболонки до 3-місячного віку свідчить про випереджальний розвиток залозистого апарату та епітелію, на що вказують більші показники глибини залоз і висоти МКВ. Після 3-місячного віку вектор розвитку структур стінки змістився у бік гіпертрофії м’язової оболонки, що свідчить про збільшення пропульсивної сили для транспорту більш масивних харчових об’єктів [112, 125].

Збільшення показника товщини слизової оболонки стінки стравоходу хамелеонів відбувалось упродовж усього періоду спостережень. У період з добового до 1-річного віку вона збільшилась у 4,6 раза. Водночас, товщина

епітеліального шару, власної і м’язової пластинки, підслизової основи збільшилась, відповідно – у 2,1; 6,5; 3,9 і 3,1 раза. Слід відмітити, що такі зміни відбувались нерівномірно і не одночасно. Найбільші зміни товщини шарів слизової оболонки стравоходу хамелеонів спостерігали щодо власної пластинки, що прямо корелювало зі збільшенням глибини її залоз.

У період з добового до 1-річного віку товщина м’язової оболонки стравоходу збільшилась у 8,4 разаи, у т. ч. – внутрішнього і зовнішнього шарів, відповідно – у 8,8 і 7,0 раза. Водночас, у різні вікові періоди ці показники змінювались не рівномірно.

Отже, вікова динаміка показників товщини м’язової, як і слизової оболонки стравоходу єменських хамелеонів упродовж першого року постнатального періоду онтогенезу характеризувалась загальним інтенсивним збільшенням її шарів і їх вираженим гетерохронним характером. Серед таких змін можна виділити три етапи: перший – до 1-місячного віку і третій – після 3-місячного, що характеризувались найбільш інтенсивним збільшенням товщини шарів і другий – з 1-до 2-місячного віку, коли спостерігали сповільнення такого збільшення. На нашу думку, такі показники відображають вікову адаптивну перебудову органу. Перший етап інтенсивного росту забезпечує базове формування пропульсивного апарату стравоходу, другий етап є фазою підготовки до зміни харчової стратегії. Третій етап корелює з споживанням великої, сильно хітинізованої здобичі, що вимагає посилення транспорту масивного нерозчленованого болюсу.

Епітеліальний шар слизової оболонки шлунка єменського хамелеона був утворений одношаровим призматичним епітелієм, що узгоджується з даними стосовно інших рептилій [27, 143]. У ньому було виділено два типи клітин: поверхневі слизові і оксинтико-пептичні клітини залоз, що були щільно розташовані у вигляді трубок у власній пластинці. Такі дані узгоджуються з інформацією щодо клітинного складу залоз шлунка звичайного синьоязикового сцинка (*Tiliqua scincoides*) [60].

Між щільно розташованими трубкоподібними залозами виявляли тонкі прошарки пухкої сполучної тканини і клітини гладкої м’язової тканини, що узгоджується з даними стосовно шлунка інших видів ящірок [66, 136]. Оксинтико-пептичні клітини, як відомо, синтезують такі основні компоненти шлункового соку, як пепсиноген і солі соляної кислоти [27].

Між отворами таких залоз ділянки власної пластинки, вкриті епітелієм, утворювали подібні до ворсинок міжзалозисті випини (МЗВ). Їх клітини були призматичної форми, мали виражено оксифільну цитоплазму і овальної форми ядро. За даними [96] серед клітин епітелію слизової оболонки шлунка руїнної ящірки (*Podarcis sicula*) виділено три типи клітин: слизові, оксинтико-пептичні та ендокринні. В епітелії слизової оболонки шлунка чорно-білого тегу було виявлено келихоподібні клітини [27].

Муцини, що вкривають епітелій слизових оболонок, складаються переважно з глікопротеїнів і відіграють життєво важливу роль захисного бар'єру проти різноманітних шкідливих речовин та мікробних інфекцій [21]. Крім того, сіалові кислоти, що також входять до їх складу, вважаються їх основним компонентом і відіграють важливу роль у слизовому імунітеті.

За результатами забарвлення гістологічних зрізів шлунка єменського хамелеона у ШИК-реакції виявлено їх PAS-позитивність переважно в мукоцитах і клітинах глибоких залоз, що вказує на наявність нейтральних муцинів. Наявність ШИК-позитивної речовини безпосередньо в клітинах залоз шлунка свідчить про, що секреторні клітини виконують подвійну функцію: синтезують як травні ферменти, так і муцини.

Результати гістохімічного аналізу слизового секрету епітеліоцитів шлунка хамелеона збігаються з літературними даними, отриманими для інших представників підряду ящірок [26, 48, 83, 143]..

За даними деяких дослідників серед ділянок слизової оболонки різних видів ящірок виділяють кілька ділянок: фундальну і пілоричну [96], аборальну, фундальну і пілоричну [83]. Відмінностей між будовою шлункових залоз в кардіальній, донній і пілоричній ділянках шлунка єменського хамелеона нами

виявлено не було, що узгоджується з відповідними даними відносно амазонської пірнаючої ящірки [26].

Безпосередньо під донною частиною глибоких залоз шлунка єменського хамелеона розташовувалася тонка м'язова пластинка. Вона складалася з двох шарів (внутрішнього та зовнішнього), побудованих із гладкої м'язової тканини, що узгоджується з результатами досліджень інших видів ящірок [147, 167].

З віком хамелеонів на тлі збільшення загальної товщини м'язової оболонки в найбільшій мірі збільшувався її зовнішній шар.

За результатами морфометричних досліджень нами були встановлені основні мікроскопічні параметри стінки шлунка єменського хамелеона різного віку. Найбільш інтенсивно збільшення товщини стінки шлунка відбувалось упродовж першого місяця. Таке збільшення товщини стінки відбувалось переважно за рахунок м'язової оболонки: в період з добового до1-річного віку товщина стінки збільшилась на 310,2 %, слизової оболонки – на 199,7 %, м'язової оболонки – на 1401,4 %. Найбільш інтенсивно збільшення товщини слизової оболонки відбувалось у період до 1-місячного віку, а в цей період – до 7-добового віку, а м'язової оболонки – до 2-місячного віку, а в цей період – до 14-добового віку. Про цей факт свідчить і зменшення з віком тварин відносної товщини слизової і відповідне збільшення відносної товщини м'язової оболонки шлунка.

Збільшення товщини слизової оболонки шлунка відбувалось переважно за рахунок подовження секреторних відділів залоз. Водночас, ширина таких відділів за весь час спостережень достовірно не змінилась. Висота випинів, що знаходились поміж гирлами залоз, теж не мала достовірної різниці у тварин різного віку, проте мала тенденцію до збільшення у період від народження до 2-місячного віку з наступним зменшенням у старшому віці.

Найменші значення товщина як внутрішнього, так і зовнішнього шарів м'язової оболонки мала у хамелеонів добового віку. З віком ці показники збільшувались. Отримані нами дані стосовно більшої товщини внутрішнього

шару порівняно з зовнішнім узгоджуються з відповідно інформацією відносно чорно-білих тегу [27]. Найбільш інтенсивно з віком тварин збільшувався саме внутрішній шар м'язової оболонки і до 3-місячного віку, про що також свідчить збільшення його відносної товщини.

Діаметр різних кишок єменських хамелеонів суттєво відрізнявся як між собою, так і за віком тварин. Загальною закономірністю було його збільшення з віком. Порівняно з молодняком добового віку у особин 1-річного віку діаметр дванадцятипалої кишки був більшим на 145,5 %, порожньої – на 531,6 %, клубової – на 473,9 %, ободової – на 261,9 %, ДОК – на 119,5 %, прямої – на 500,0 %. Водночас, у різні вікові періоди цей показник іноді був меншим порівняно з таким рептилій меншого віку. Найбільшого значення діаметр дванадцятипалої кишки і ДОК досягав у 8-місячному віці, порожньої, клубової, ободової і прямої – у 1-річному. Про асинхронний і нерівномірний характер росту кишечника птахів повідомляє низка дослідників [73, 97, 142].

Адаптаційні можливості рептилій визначаються гнучкістю морфології травного каналу [163]. На тлі збільшення діаметру кишечника збільшувалась і товщина його стінки. Порівняно з молодняком добового віку, у рептилій 1-річного віку цей показник дванадцятипалої кишки був більшим на 214,7 %, порожньої – на 521,9 %, клубової – на 883,1 %, ободової – на 382,4 %, ДОК – на 142,7 %, прямої – на 229,3 %.

Товщина слизової оболонки дванадцятипалої кишки за весь період спостереження збільшилась на 311,1 %. Отримані нами дані щодо вікових змін показників товщини слизової оболонки кишечника хамелеонів є дотичними до інформації щодо значного збільшення маси і товщини слизової оболонки кишечника інших видів ящірок, як зразок пластичності травного каналу залежно від дії факторів зовнішнього середовища [36, 169].

Відносна товщина слизової оболонки впродовж усього періоду спостережень найбільшою була в порожній кишці, найменшою – у дванадцятипалій.

Мікроскопічно складки у стінці дванадцятипалої кишки єменського хамелеона представляли собою випини, що були утворені усіма шарами слизової оболонки. Їх основою були власна пластинка і підслизова основа, що відповідає класичному уявленню про будову складки слизової оболонки [64]. Про поздовжні складки, як особливість будови кишечника рептилій, повідомляє низка дослідників [47, 66, 167].

Висота поздовжніх складок слизової оболонки молодняку добового віку найменшою була у клубовій і прямій кишках, найбільшою – у дванадцятипалій. Загальною закономірністю було збільшення цього показника з віком тварин. Порівняно з молодняком добового віку, в особин 1-річного віку висота складок дванадцятипалої кишки була більшою на 130,8 %. Найбільшого значення цей показник у дванадцятипалій, клубовій і ободовій кишках досягав у 1-річному віці, порожньої і прямої – у 8-місячному.

Як і довжина, ширина поздовжніх складок кишечника молодняку добового віку найменшою була у клубовій кишці, найбільшою – у дванадцятипалій. Порівняно з молодняком добового віку, в особин 1-річного віку ширина складок дванадцятипалої кишки збільшилась на 128,4 %.

Значні вікові зміни морфометричних показників складок слизової оболонки кишечника хамелеонів узгоджуються з даними [36] щодо разючої пластичності морфофункціонального стану травного каналу рептилій.

Епітеліальний шар слизової оболонки кишечника утворений одношаровим призматичним епітелієм. У ньому виявляли дві основні популяції ентероцитів: облямівкові і келихоподібні клітини, що узгоджується з відповідними даними стосовно інших ящірок [47, 167]. Облямівкові клітини мали базально розташоване ядро овальної форми, оксифільну цитоплазму і характерну щіткоподібну облямівку на апікальному полюсі. Менш чисельні келихоподібні клітини мали форму високого келиха і містили прозорий секрет. Власна пластинка слизової оболонки була утворена волокнистою пухкою сполучною тканиною, в якій виявляли нечисленні ядра фібробластів і ніжну

сітку колагенових волокон. М’язова пластинка слизової оболонки складалась з двох шарів гладкої м’язової тканини.

Як відомо, для слизової оболонки тонкого відділу кишечника ссавців і всього кишечника птахів характерна наявність таких мікроскопічних утворень, як ворсинки і крипти, що значно збільшує площу поверхні травлення і всмоктування поживних речовин [80]. Ворсинки представляють собою випини переважно пальцеподібної форми, які мають в своєму складі три шари слизової оболонки: епітеліальний, власну пластинку і м’язову пластинку. Крипти, або ліберкюнові залози, представляють собою пальцеподібної форми занурення епітелію у власну пластинку слизової оболонки [3, 20]. Така єдина структура, що складається з ворсинки і крипти, утворює морфофункціональний комплекс. Крипти, перш за все, є місцем утворення нових клітин, а ворсинки забезпечують процеси травлення і всмоктування поживних речовин [110].

Слизова оболонка дванадцятипалої кишки єменського хамелеона мала криптоподібні структури – циліндричної форми заглиблення епітелію у власній пластинці, які були нами ідентифіковані, як крипти. У цілому така будова крипт повністю відповідала такій як птахів, так і ссавців [2, 20, 80], так і ящірок [147]. Водночас, отримані нами дані суперечать інформації Hamdi H. та ін. [66], згідно якої в тонкому кишечника африканського хамелеона крипти (ліберкюнові залози) відсутні. Підслизова основа була представлена дуже тонким шаром волокнистої пухкої сполучної тканини, що містила незначну кількість клітин і волокон і значний вміст аморфної речовини. Іноді, у цьому шарі виявляли елементи підслизового нервового сплетення, а саме, тіла нервових клітин, що узгоджується з даними [55, 105] стосовно топографії і будови нервових гангліїв у ящірок.

Згідно класичного уявлення про будову ворсинок [80], їх в дванадцятипалій кишці єменського хамелеона нами виявлено не було. Водночас, слизова оболонка цієї кишки характеризувалась наявністю мікроскопічних структур, які за формою нагадували ворсинки. Вони

представляли собою підняття епітеліального пласта між заглибленими між ними криптами. Такі структури ми назвали міжкриптальні випини (МКВ). Глибина крипт майже у три раза була більшою, ніж висота МКВ.

У єменських хамелеонів МКВ у дванадцятипалій кишці мали переважно зубоподібну форму. Такий рельєф був характерним як для поверхні складок слизової оболонки, так і її ділянок між ними. Отримані нами дані стосовно наявності і особливостей будови МКВ у кишечника єменського хамелеона узгоджуються з даними Engelke E. та ін. [47] стосовно наявності таких мікроскопічних структур, як міжкриптальні складки або гребні або ворсинкоподібні випини у кишечника бородатої агами. Натомість інші дослідники – Hamdi H. та ін. [66] у кишечнику африканського хамелеона, Zaher M. та ін. [167] у єгипетського шипохвоста, Skripka M.V. та ін. [147] у прудкої ящірки, Awaad A. та ін. [22] у п'ятисмугової мабуї (*Trachylepis quinquetaeniata*) випини слизової оболонки визначали як ворсинки.

Мікроскопічно слизова оболонка порожньої кишки мала суттєві відмінності від дванадцятипалої. Вона представлена численними високими складками, що складались переважно з епітеліального шару, дуже тонкої власної пластинки, одного-двох рядів міоцитів і ендотелію, що відмежовував центрально розташовану порожнину. Ендотеліальні клітини стінки такої порожнини вистеляли просвіт синуса, а їх ядра мали сплющену форму і виглядали як тонкі темні риски. Клітини гладкої м’язової тканини лежали зовні від ендотеліальних клітин і мали більш об’ємні ядра паличкоподібної або веретеноподібної форми.

Ділянки слизової оболонки між складками були побудовані аналогічно і складались з шару епітелію, дуже тонкої власної пластинки, одного-двох шарів міоцитів і тонкої підслизової основи. Іноді на гістологічних препаратах виявляли двошарові складки, що, ймовірно, було наслідком скорочення стінки кишки, і, відповідно, «вклинювання» складки саму в себе.

Про наявність великих центральних судин у складках тонкої кишки бородатої агами і їх оточення гладком’язовими клітинами вказують Engelke E.

та ін. [47]. На нашу думку, порожнини у складках слизової оболонки порожньої кишки є лімфатичними синусами. Доказом того, що такі синуси є лімфатичними, а не кровоносними, є відсутність в їх просвіті клітин крові. Під час дослідження поздовжніх зрізів цієї кишки виявлені синуси в таких поздовжніх складках тягнулись поздовж їх довгої вісі, що свідчить про те, що вони мають щілиноподібну форму. Порівняно з дванадцятипалою кишкою, м'язова оболонка стінки порожньої кишки мала значно меншу товщину. Епітелій таких складок формував не чітко виражені МКВ і не мав крипт.

Будова слизової оболонки клубової кишки була подібною до порожньої. Водночас, її рельєф відрізнявся меншою кількістю і розміром складок і меншою площею порожнини лімфатичних синусів. Епітеліальний шар складок і міжскладкових ділянок мав більш виражені МКВ.

Як відомо, у кишечнику тварин продукти розщеплення білків і вуглеводів всмоктуються в кровоносні капіляри, тоді як ліпіди транспортуються у формі хіломікронів через лімфатичне русло [46, 79, 155]. Саме в тонкому відділі кишечника виконуються дві основні функції кишкової лімфатичної системи: підтримка інтерстиціального об'єму під час змін капілярної фільтрації та видалення абсорбованої води та хіломікронів [90]. При цьому вирішальне значення має стан волокнистої пухкої сполучної тканини слизової оболонки, через яку транспортуються частинки хіломікронів [170]. Враховуючи особливості будови порожньої кишки хамелеона, а саме наявність численних складок слизової оболонки зі значним об'ємом лімфатичних синусів, що супроводжуються міоцитами, які створюють потужну насосну систему [168], можна припустити, що саме ця ділянка є місцем інтенсивного всмоктування ліпідів. Ймовірно, така архітектоніка слизової оболонки є функціональною адаптацією до спорадичного живлення хамелеонів комахами [163], а наявність міоцитів у стінці синусів вказує на активний характер дренажу [168].

Мікроскопічно стінка ободової кишки суттєво відрізнялась від такої порожньої і клубової і була дещо подібною до дванадцятипалої. Її стінка мала

кілька складок. Порівняно з порожньою і клубовою кишками товщина м’язової пластинки слизової оболонки була значно більшою і від м’язової оболонки вона була відмежована товстою підслизовою основою. Характерними структурами слизової оболонки були крипти і розташовані між ними МКВ, висота яких, порівняно з іншим кишками, була найбільшою. На відміну від дванадцятипалої кишки, верхівки МКВ мали не зубоподібну, а заокруглену форму. В ободовій кишці товщина м’язової оболонки, як і м’язової пластинки слизової оболонки мала найбільші значення.

Стінка ДОК була тоншою, ніж у самій ободовій кишці і не мала складок. Її слизова оболонка містила щільно розташовані низькі крипти з просвітами округлої форми і розміщені між ними невисокі МКВ переважно заокругленої форми. Порівняно з іншим кишками, товщина м’язової оболонки дивертикулу ободової кишки була найменшою.

Порівняно з ободовою, стінка прямої кишки мала менший діаметр і більш товсту слизову оболонку. Вона утворювала кілька складок, що в своїй середній частині містили волокнисту пухку сполучну тканину підслизової основи. Сама слизова оболонка була представлена паличкоподібної форми криптами з широким просвітом і розміщеними між ними МКВ. Порівняно з тонким відділом, в складі епітеліального шару в значно більшій кількості виявляли келихоподібні клітини, що узгоджується з відомою закономірністю щодо кишечника птахів і ссавців [80]. Відносно товста м’язова пластинка відмежовувала донну частину крипт від підслизової основи. В її складі виявляли кровоносні і лімфатичні судини різного діаметру. На відміну від інших кишок, у прямій кишці як власна пластинка, так і підслизова основа містила більшу кількість волокнистої пухкої сполучної тканини.

Між шарами м’язової оболонки, розділеними тонкими прошарками пухкої волокнистої сполучної тканини, іноді візуалізувалися ганглії міентерального нервового сплетення, що узгоджується з літературними джерелами [105, 133, 134]. Характерною особливістю м’язової оболонки прямої кишки була більша відносна товщина її зовнішнього шару порівняно з

внутрішнім, що збігається з відповідними даними для бородатої агами [147]. Натомість, на відміну від інших відділів кишечника, у прямій кишці гладкі міоцити у складі зовнішнього поздовжнього шару формували пучки, розмежовані прошарками сполучної тканини.

У товщі дуже тонкої серозної оболонки кишечника між епітеліоцитами виявлено пігментні клітини з численними дрібними гранулами коричнево-чорного кольору. Це узгоджується з літературними даними про наявність меланіну в стінці травного каналу деяких видів ящірок [47, 117].

Таким чином, результати дослідження мікроструктури травного каналу єменських хамелеонів свідчать про суттєві відмінності цих показників у тварин різних вікових груп. Загальною закономірністю онтогенетичного розвитку є їхнє поступове збільшення. Варто зазначити, що морфометричні зміни у стравоході, шлунку та кишечнику відбувалися асинхронно й нерівномірно. Отримані дані відображають унікальну морфофункціональну організацію травного каналу хамелеонів, яка зумовлює їхню специфічну трофічну спеціалізацію.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі представлено результати комплексних морфологічних досліджень, що в сукупності сприяють вирішенню наукової задачі з'ясування особливостей морфофункціональної організації органів травного каналу єменського хамелеона у постнатальному періоді онтогенезу.

1. Показники росту єменських хамелеонів упродовж першого року життя характеризуються інтенсивним збільшенням живої маси (у 185,9 раза — до 260,2 ± 28,3 г) та довжини тіла (у 6,3 раза — до 44,3 ± 1,0 см). Найбільш активний ріст відбувається у перші три місяці постембріонального періоду розвитку (збільшення маси у 21,0 раза), при цьому темпи приросту маси тіла щомісячно зростають: від 1,9 раза за перший місяць до 4,5 раза за третій місяць життя.

2. Травний канал єменського хамелеона представлений ротоглоткою, стравоходом, шлунком, кишечником і клоакою. У складі кишечника виокремлено тонкий відділ (дванадцятипала, порожня та клубова кишки) і товстий відділ, що включає ободову кишку з дивертикулом та пряму кишку.

3. Динаміка лінійних та масових параметрів органів травного каналу хамелеонів в онтогенезі характеризується досягненням максимальних показників у тварин 1-річного віку. Встановлено, що за період від народження до року довжина стравоходу збільшується у 9,1 раза, шлунка – у 5,1 раза, кишечника – у 3,2 раза; при цьому абсолютна маса шлунка зростає у 170,5 раза, а кишечника – у 226,3 раза. Найбільші показники відносної маси шлунка властиві молодняку у віці від 14 діб до 1 місяця, тоді як кишечника – у віці від 14-добового до 6-місячного віку.

4. Рельєф слизової оболонки на всьому протязі травного каналу єменського хамелеона характеризується наявністю поздовжніх складок, у формуванні яких беруть участь усі шари слизової оболонки. Встановлено, що

у хамелеонів 1-річного віку параметри складок (висота та ширина відповідно) мають наступні значення: у стравоході — 1453,0 ± 130,0 та 892,8 ± 80,4 мкм; у дванадцятипалій кишці — 937,0 ± 82,7 та 587,2 ± 50,6 мкм; у порожній — 1092,0 ± 86,4 та 321,5 ± 25,9 мкм; у клубовій — 784,6 ± 70,1 та 226,7 ± 19,4 мкм; в ободовій — 1453,2 ± 125,0 та 522,9 ± 45,0 мкм; у прямій кишці — 758,2 ± 68,3 та 447,3 ± 40,3 мкм.

5. У складі стінки стравоходу, шлунка і кишечника хамелеонів виділяли три оболонки: слизову, м'язову і серозну (адвентицію); в складі слизової оболонки – чотири шари: епітеліальний, власну і м'язову пластинки і підслизову основу; в складі м'язової оболонки – два шари: внутрішній коловий і зовнішній поздовжній.

6. Встановлено структурну гетерогенність слизової оболонки стравоходу єменського хамелеона: у його краніальному відділі вона вистелена одношаровим призматичним епітелієм, представленим війчастими та келихоподібними клітинами, що розташовані суцільним шаром. У середньому та дистальному відділах епітелій трансформується у снопоподібні випини між протоками залоз і складається з мікроворсинчастих клітин із фуксинофільними гранулами, що свідчить про синтез білкових компонентів секрету. Власна пластинка цих відділів містить прості трубчасті залози, сформовані оксифільними гландулоцитами.

7. Власна пластинка слизової оболонки шлунка хамелеонів містить прості трубчасті залози, що сформовані оксинтико-пептичними клітинами. Міжзалозисті випини розміщені між вивідними протоками залоз та вкриті мукоцитами зі слабко оксифільною цитоплазмою. Мукоцити та оксинтико-пептичні клітини є PAS-позитивними, що свідчить про синтез нейтральних муцинів, які забезпечують захисний бар'єр і беруть участь у місцевому імунітеті слизової оболонки.

8. Встановлено, що структурно-функціональною одиницею слизової оболонки кишечника хамелеонів, на відміну від системи «ворсинка–крипта» у птахів і ссавців, є модуль «міжкриптальний випин – крипта». Міжкриптальні

випини представлені підняттями епітеліального пласта, які чергуються з криптоподібними заглибленнями епітелію у власну пластинку слизової оболонки.

9. Характерною особливістю складок порожньої та клубової кишок хамелеонів є наявність лімфатичного синуса, що має вигляд центральної щілиноподібної порожнини. Встановлено, що такі складки мають тонку стінку, що сформована переважно епітеліальним пластом, тонким шаром власної пластинки, поодинокими міоцитами та ендотеліальною вистилкою синуса.

10. Вікова динаміка морфометричних параметрів макро- та мікроскопічних структур травного каналу єменських хамелеонів характеризується їхнім збільшенням, що має виражений нерівномірний та гетерохронний характер. Встановлено, що найвищі темпи приросту показників більшості структур травного каналу властиві молодняку у віці 1–3 міс.

ПРОПОЗИЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Отримані дані щодо вікової морфології органів травного каналу єменського хамелеона рекомендується використовувати у ветеринарній практиці під час розроблення протоколів діагностики та лікування хвороб органів травлення екзотичних рептилій, а також для оцінки їхнього розвитку за різних раціонів годівлі.

2. Матеріали дисертаційного дослідження доцільно впровадити у навчально-методичну роботу під час підготовки фахівців за спеціальностями «Ветеринарна медицина», «Біотехнологія» та «Біологія» при викладанні дисциплін «Цитологія, гістологія, ембріологія», «Порівняльна анатомія», «Біологія рептилій».

3. Результати роботи рекомендується внести до відповідних розділів підручників і навчальних посібників з порівняльної морфології та ветеринарної герпетології, а також використовувати у лекційних курсах для слухачів факультетів підвищення кваліфікації лікарів ветеринарної медицини.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Горальський Л. П., Хомич В. Т., Кононський О. І. Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи дослідження у нормі та при патології. Житомир : Полісся, 2005. 288 с.

2. Кущ М. М. Мікроскопічні показники прямої кишки гусей сірої породи різного віку. Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Серія: Ветеринарні науки. 2015. Вип. 30. Ч. 2. С. 443–448.

3. Кущ М. М., Хомич В. Т. Особливості морфогенезу тонкого відділу кишечника гусей у постнатальному періоді онтогенезу. Науково-технічний бюлетень НДЦ біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК. 2016. Т. 4. № 3. С. 25–34.

4. Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. Москва : Мир, 1969. 646 с.

5. Пат. 56832 Україна, МПК7 A01N 1/02. Спосіб заливки матеріалу у парафін / М.М. Кущ, Н.І. Коновалова, В.С. Бирка, О.Є. Жигалова, О.В. Бирка, І.А. Фесенко, Л.Л. Кущ; заявник та патентовласник Харківська державна зооветеринарна академія. – № u 2010 09259; заявл. 23.07.2010; опубл. 25.01.2011, Бюл. № 2. 4 с.

6. Скачко С. М. Динаміка морфометричних показників стравоходу єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*) у постнатальному онтогенезі. *Ветеринарія, технології тваринництва та природокористування*. 2026. № 13. С. 231–239. DOI: 10.31890/vttp.2026.13.19.

7. Скачко С. М., Кущ М. М. Гістологічні особливості шлунка єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). *Ветеринарія, технології тваринництва та природокористування*. 2025. № 12. С. 136-148. https://doi.org/10.31890/vttp.2025.12.12

8. Скачко С. М., Кущ М. М. Клініко-морфологічні стандарти будови травного каналу єменського хамелеона (*Chamaeleo calyptratus*) в онтогенезі :

науково-методичні рекомендації. Харків, 2025. 38 с. (Затверджено науково-методичною радою факультету ветеринарної медицини Державного біотехнологічного університету, протокол № 9 від 20 жовтня 2025 р.).

9. Скачко С. М., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови кишечника єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи: збірник тез доповідей Міжнар. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 22 травня 2024 р.; Держ. біотехнологічний ун-т. Харків, 2024. С. 160–162. https://repo.btu.kharkov.ua//handle/123456789/55816

10. Скачко С. М., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови стравоходу і шлунка вуалевих хамелеонів різного віку. Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи – 2025: збірник тез доповідей Міжнар. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 15 травня 2025 р.; Державний біотехнологічний ун-т. Харків, 2025. С. 199-201. https://repo.btu.kharkiv.ua/handle/123456789/67671

11. Скачко С. М., Кущ М. М. Особливості мікроскопічної будови кишечника єменського хамелеону. Актуальні питання ветеринарної морфології, патології та біотехнології : збірник тез доповідей Всеукраїнської науково-практичної конференції викладачів і здобувачів вищої освіти, присвяченої пам’яті доктора ветеринарних наук, професора П.М. Гавриліна (1965-2020 роки життя). Дніпровський державний аграрно-економічний університет, 1-20 березня 2026. Дніпро. С. хх–хх.

12. Скачко С. М., Фесенко І. А., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови органів травлення єменського хамелеона. Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи: збірник тез доповідей всеукр. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 23 травня 2023 р. Харків: ДБТУ, 2023. С. 116–117. https://repo.btu.kharkov.ua//handle/123456789/55034

13. Abood D. A., Dawood M. S., Mohammed L. E., & Karim A. J. Histological and histochemical characteristics of the esophagus in local breed

donkey (*Equus asinus*). *Journal of Advanced Veterinary and Animal Research*. 2023. Vol. 10, No. 1. P. 14–20. DOI: 10.5455/javar.2023.j647.

14. Abo-Taira A. M., Mansour A. B., Amer M. A., Zaher M. M. Anatomical, morphometrical and histological studies on the alimentary tract of the lacertid lizard *Acanthodactylus boskianus* (family Lacertidae). *Proceedings of the Egyptian Academy of Science*. 1988. Vol. 38. P. 87–101.

15. Aduriz A., Lanthier I., Lair S., Vergneau-Grosset C. Evaluation of mortality causes and prevalence of renal lesions in zoo-housed chameleons: 2011-2022. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 2024. Vol. 55, No. 2. P. 381–392. DOI: 10.1638/2023-002.

16. Ahmed Y. A., El-Hafez A. A. E., Zayed A. E. Histological and histochemical studies on the esophagus, stomach and small intestines of *Varanus niloticus*. *Journal of Veterinary Anatomy*. 2009. Vol. 2, No. 9. P. 35–48.

17. Al-Doaiss A. M., Ali D. A., Al-Zahrani M. H., Al-Asmari A. M., Al-Shehri M. A. Histomorphological, histochemical and ultrastructural studies on the healthy liver of Yemen Veiled Chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). *International Journal of Morphology*. 2023. Vol. 41, No. 5. P. 1513–1524.

18. Al-Shehri M. A., Al-Doaiss A. A. A morphological, histological and histochemical study of the sexual segment of the kidney of the male *Chamaeleo calyptratus* (Veiled Chameleon). *International Journal of Morphology*. 2021. Vol. 39, No. 4. http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022021000401200.

19. Ardente A., Toddes B., Schultz R. L. Nutritional considerations for juvenile exotic companion animals. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 2023. DOI: 10.1016/j.cvex.2023.11.016.

20. Atkinson G., Leedham S., Byrne H. M. The role of fibroblast-epithelial cross-talk on the distribution of distinct fibroblast phenotypes in the intestinal crypt. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2026. Vol. 88, No. 3. Art. 36. DOI: 10.1007/s11538-025-01588-x.

21. Awaad A., Rushdy A., & Adly M. A. Comparative microanatomical and histochemical biodistribution profiles of different types of mucins in the

intestinal mucosa of some tetrapod representatives. *Journal of Molecular Histology*. 2022a. Vol. 53, No. 2. P. 449–472. DOI: 10.1007/s10735-022-10071-z.

22. Awaad A., Rushdy A., & Adly M. A. Comparative microanatomical and histochemical biodistribution profiles of different types of mucins in oesophageal gastric tract mucosa of some tetrapod representatives. *Histochemistry and Cell Biology*. 2022b. Vol. 157, No. 2. P. 217–238. DOI: 10.1007/s00418-021-02049-x.

23. Awaad A., Rushdy A., & Adly M. A. Localization of alpha 2,6-linked sialic acid residues in gastrointestinal tract compartments of some tetrapod's representatives: Comparative histochemical study. *Acta Histochemica*. 2023. Vol. 125, No. 5. Art. 152055. DOI: 10.1016/j.acthis.2023.152055

24. Banzato T., Selleri P., Veladiano I. A., Zotti A. Comparative evaluation of the cadaveric and computed tomographic features of the coelomic cavity in the green iguana (*Iguana iguana*), black and white tegu (*Tupinambis merianae*) and bearded dragon (*Pogona vitticeps*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 2013. Vol. 42. P. 453–460. https://doi.org/10.1111/ahe.12037

25. Bartlett R., Bartlett P. Chameleons. New York : Barron's Educational Series Inc., 1995. 112 p.

26. Benchaya G. A., Ramires A. C., Picelli A. M., & Magalhães M. D. S. Morphological description of the digestive tract of the Amazonian Diving Lizard *Uranoscodon superciliosus* (Linnaeus, 1758) and its associations to the diet and foraging mode. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 2024. Vol. 96, No. 3. Art. e20220650. DOI: 10.1590/0001-3765202420220844.

27. Betancourt S., Irizarry K. J. L., Falk B. G., Rutllant J., Khamas W. Micromorphological study of the upper digestive tract of the Argentine tegu (*Salvator merianae*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 2022. Vol. 51, No. 2. P. 259–268. DOI: 10.1111/ahe.12786.

28. Broughton C., Webb K. L. Diagnostic clinical pathology of the bearded dragon (*Pogona vitticeps*). *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 2022. Vol. 25, No. 3. P. 713–734. DOI: 10.1016/j.cvex.2022.06.002.

29. Bucy D. S., Sanchez-Migallon D., Guzman L. V., Zwingenberger A. L. Ultrasonographic anatomy of bearded dragons (*Pogona vitticeps*). *Journal of the American Veterinary Medical Association*. 2015. Vol. 246, No. 8. P. 868–876. DOI: 10.2460/javma.246.8.868.

30. Butler M. A. Foraging mode of the chameleon, *Bradypodion pumilum*: A challenge to the sit-and-wait versus active forager paradigm? *Biological Journal of Linnean Society*. 2005. Vol. 84. P. 797–808.

31. Cakici O., Akat E. Histopathological effects of carbaryl on digestive system of snake-eyed lizard, *Ophisops elegans*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 2012. Vol. 88, No. 5. P. 685–690. DOI: 10.1007/s00128-012-0571-5.

32. Çakici Ö., Akat E. Some histomorphological and histochemical characteristics of the digestive tract of the snake-eyed lizard, *Ophisops elegans* Menetries, 1832 (Squamata: Lacertidae). *North-western Journal of Zoology*. 2013. Vol. 9, No. 2. P. 257–263.

33. Carne L., Measey G. J. Chameleons on the cruise: seasonal differences in prey choice of two dwarf chameleons. *Herpetological Journal*. 2013. Vol. 23. P. 221–227.

34. Chabaud C., Brusch G. A., Pellerin A., Lourdais O., Le Galliard J. F. Prey consumption does not restore hydration state but mitigates the energetic costs of water deprivation in an insectivorous lizard. *Journal of Experimental Biology*. 2023. Vol. 226, No. 17. Art. jeb246129. DOI: 10.1242/jeb.246129.

35. Chou L. M. Anatomy, histology and histochemistry of the alimentary canal of gecko *Gehyra mutilata* (Reptilia, Lacertidae, Gekkonidae). *Journal of Herpetology*. 1977. Vol. 11, № 3. P. 349–357.

36. Christel C. M., DeNardo D. F., Secor S. M. Metabolic and digestive response to food ingestion in a binge-feeding lizard, the Gila monster (*Heloderma suspectum*). *Journal of Experimental Biology*. 2007. Vol. 210, Pt. 19. P. 3430–3439. DOI: 10.1242/jeb.004820.

37. Cizek P., Hamouzova P., Kvapil P., Kyllar M. Light and scanning electron microscopy of the tongue of the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Folia Morphologica*. 2019. Vol. 78, No. 1. P. 101–106. DOI: 10.5603/FM.a2018.0064.

38. Collins E., Bauer A. M., Diaz R. E. Jr., Herrera-Martínez A., Lavilla E., Stanley E. L., Thies M. L., Daza J. D. A new twist in the evolution of chameleons uncovers an extremely specialized optic nerve morphology. *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15, No. 1. Art. 38270. DOI: 10.1038/s41598-025-20357-3.

39. Crouch E. E. V., McAloose D., McEntire M. S., Morrisey J. K., Miller, A. D. Pathology of the Bearded Dragon (*Pogona vitticeps*): a Retrospective Analysis of 36 Cases. *Journal of Comparative Pathology*. 2021. Vol. 186. P. 51–61. DOI: 10.1016/j.jcpa.2021.05.004.

40. Denny K. L., Huskey S., Anderson C. V., Smith, M. E. Communication via biotremors in the veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus*): part i-biotremor production and response to substrate-borne vibrations. *Integrative and Comparative Biology*. 2023. Vol. 63, No. 2. P. 484–497. DOI: 10.1093/icb/icad085.

41. Diaz R. E. Jr, Anderson C. V., Baumann D. P., Kupronis R., Jewell D., Piraquive C., Kupronis J., Winter K., Greek T. J., Trainor P. A. Captive care, raising, and breeding of the Veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). *Cold Spring Harbor Protocols*. 2015.a No. 10. P. 943–949. DOI: 10.1101/pdb.prot087718.

42. Diaz R. E., Jr., Anderson C. V. Baumann D. P., Kupronis R., Jewell D., Piraquive C., Kupronis J., Winter K., Bertocchini F., Trainor P. A. The veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus* Duméril and Duméril 1851): a model for studying reptile body plan development and evolution. *Cold Spring Harbor Protocols*. 2015.b DOI: 10.1101/pdb.emo087700.

43. Diaz-Figueroa R., Mitchell M. A. Gastrointestinal Anatomy and Physiology. *Reptile Medicine and Surgery* / ed. D. R. Mader. 2nd ed. W.B. Saunders, 2006. P. 145–162. DOI: 10.1016/B0-72-169327-X/50016-X.

44. Dillehay D. L., Boosinger T. R., MacKenzie S. Gastric cryptosporidiosis in a chameleon. *Journal of the American Veterinary Medical Association*. 1986. Vol. 189, No. 9. P. 1139–1140.

https://avmajournals.avma.org/view/journals/javma/189/9/javma.1986.189.09.1139.xml

45. do Nascimento L. F., da Silveira L. C., Nisembaum L. G., Colquhoun A., Abe A. S., Mandarim-de-Lacerda C. A., Souza S. C. Morphological and metabolic adjustments in the small intestine to energy demands of growth, storage, and fasting in the first annual cycle of a hibernating lizard (*Tupinambis merianae*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2016. Vol. 195. P. 55–64. DOI: 10.1016/j.cbpa.2016.02.002.

46. Dubiner S., Kashi A., Drabkin A., Blinder P., Levin E. Patterns of fatty acid usage in two nocturnal insectivores: the Mediterranean house gecko (*Hemidactylus turcicus*) and the Etruscan pygmy shrew (*Suncus etruscus*). *Journal of Experimental Biology*. 2023. Vol. 226, Is. 19. Art. jeb245963. DOI: 10.1242/jeb.245963.

47. Engelke E., Pfarrer C., Radelof K., Fehr M., Mathes K. A.Gross anatomy, histology and blood vessel topography of the alimentary canal of the Inland Bearded Dragon (*Pogona vitticeps*). *PLoS One*. 2020. Vol. 15, No. 6. Art. e0234736. [Erratum in *PLoS One*. 2024. Vol. 19, No. 7. Art. e0307698]. DOI: 10.1371/journal.pone.0234736.

48. Ferri D., Liquori G. E. Immunohistochemical investigations on the pyloric glands of the ruin lizard (*Podarcis sicula campestris* de Betta). *Acta Histochemica*. 1994. Vol. 96, No. 1. P. 96–103. DOI: 10.1016/S0065-1281(11)80015-2.

49. Fouda Y. A., Sabry D. A., Abou-Zaid D. F. Functional Anatomical, Histological and ultrastructural studies of three chameleon species: *Chamaeleo chamaeleon*, *Chamaeleo africanus*, and *Chamaeleo vulgaris*. *International Journal of Morphology*. 2015. Vol. 33, No. 3. P. 1045–1053. DOI: 10.4067/S0717-95022015000300038.

50. Franz R., Hummel J., Kienzle E., Kölle P., Gunga H.-C., Clauss M. Allometry of visceral organs in living amniotes and its implications for sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*. 2009. Vol. 276. P. 1731–1736.

51. Franz R., Hummel J., Müller D.W.H., Bauert M., Hatt J.-M., Clauss M. Herbivorous reptiles and body mass: effects on food intake, digesta retention, digestibility and gut capacity, and a comparison with mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 2011. Vol. 158. P. 94–101.

52. Frei S., Sanchez-Migallon Guzman D., Kass P. H., Giuffrida M. A., Mayhew P. D. Evaluation of a ventral and a left lateral approach to coelioscopy in bearded dragons (*Pogona vitticeps*). *American Journal of Veterinary Research*. 2020. DOI: 10.2460/ajvr.81.3.267.

53. Fritz J., Hummel J., Kienzle E., Streich W. J., Clauss M. To chew or not to chew: Fecal particle size in herbivorous reptiles and mammals. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*. 2010. Vol. 313, No. 9. P. 579–586. DOI: 10.1002/jez.629.

54. Fry B. G., Vidal N., Norman J. A., Vonk F. J., Scheib H., Ramjan S. F., Kuruppu S., Fung K., Hedges S. B., Richardson M. K., Hodgson W. C., Ignjatovic V., Summerhayes R., Kochva E. Early evolution of the venom system in lizards and snakes. *Nature*. 2006. Vol. 439, No. 7076. P. 584–588. DOI: 10.1038/nature04328.

55. Gabella G., Costa M. Adrenergic innervation of the intestinal smooth musculature. *Experientia*. 1969. Vol. 25, Is. 4. P. 395–396. DOI: 10.1007/BF01899944.

56. Gałęcki R., Sokół R. Treatment of cryptosporidiosis in captive green iguanas (*Iguana iguana*). *Veterinary Parasitology*. 2018. Vol. 252. P. 17–21. DOI: 10.1016/j.vetpar.2018.01.01.

57. Garcia G. 3rd, Reiter J. F. A primer on the mouse basal body. *Cilia*. 2016. Vol. 5. Art. 17. DOI: 10.1186/s13630-016-0038-0.

58. Gavrylin P. M., Nikitina M. O. Morphometric parameters of the intestine and aggregated lymphatic nodules of meat rabbits. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017. Vol. 8, No. 4. P. 649–655. https://doi.org/10.15421/0217100.

59. Gimmel A., Kempf H., Öfner S., Müller D., Liesegang A. Cholelithiasis in adult bearded dragons: retrospective study of nine adult bearded dragons (*Pogona vitticeps*) with cholelithiasis between 2013 and 2015 in southern

Germany / A. Gimmel et al. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 2017. Vol. 101, No. 1. P. 122–126. DOI: 10.1111/jpn.12616.

60. Giraud A. S., Yeomans N. D., St John D. J. Ultrastructure and cytochemistry of the gastric mucosa of a reptile, *Tiliqua scincoides*. *Cell and Tissue Research*. 1979. Vol. 197, No. 2. P. 281–294. DOI: 10.1007/BF00233920.

61. Gofur R. Meckel's diverticulum in animals and birds: An immuno-pathoclinical perspective. *Bangladesh Journal of Veterinary Medicine*. 2020. Vol. 18, No. 1. P. 1–12. DOI: 10.33109/bjvmjj2020am1.

62. Goldberg S. R., Bursey C. R. Larval nematodes (*Ascarops* sp.) in stomach granulomas of the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Journal of Wildlife Diseases*. 1989. Vol. 25, No. 4. P. 630–633. DOI: 10.7589/0090-3558-25.4.630.

63. Gould S. J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge, Massachusetts : The Belknap Press of Harvard University Press, 1977. 501 p. https://www.hup.harvard.edu/books/9780674639416

64. Gray's anatomy: The anatomical basis of clinical practice / ed. S. Standring. 42nd ed. Elsevier, 2020. 1606 p. www.elsevier.com

65. Hallinger M. J., Taubert A., Hermosilla C., Mutschmann F. Captive Agamid lizards in Germany: Prevalence, pathogenicity and therapy of gastrointestinal protozoan and helminth infections. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*. 2019. Vol. 63. P. 74–80. DOI: 10.1016/j.cimid.2019.01.005.

66. Hamdi H., El-Ghareeb A.-W., Zaher M., Essa A. Lahsik S. Anatomical, histological and histochemical adaptations of the reptilian alimentary canal to their food habits: II-*Chamaeleon africanus*. *World Applied Sciences Journal*. 2014. Vol. 30, No. 10. P. 1306–1316. 10.31548/veterinary2.2024.138

67. Haxhiu D., Hoby S., Wenker C., Boos A., Kowalewski M. P., Lewis F., Liesegang A. Influence of feeding and UVB exposition on the absorption mechanisms of calcium in the gastrointestinal tract of veiled chameleons

(*Chamaeleo calyptratus*). *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 2014. Vol. 98, No. 6. P. 1021–1030. DOI: 10.1111/jpn.12206.

68. Herrel A., Meyers J. J., Aerts P., Nishikawa K. C. Functional implications of supercontracting muscle in the chameleon tongue retractors. *Journal of Experimental Biology*. 2001. Vol. 204, No. 21. P. 3621–3627. DOI: 10.1242/jeb.204.21.3621.

69. Herrel A., Redding C. L., Meyers J. J., Nishikawa K. C. The scaling of tongue projection in the veiled chameleon, *Chamaeleo calyptratus*. *Zoology*. 2014. Vol. 117, No. 4. P. 227–236. DOI: 10.1016/j.zool.2014.01.001.

70. Hoby, S., Wenker, C., Robert, N., Jermann, T., Hartnack, S., Segner, H., Aebischer, C.P., & Liesegang, A. Nutritional metabolic bone disease in juvenile veiled chameleons (*Chamaeleo calyptratus*) and its prevention. *The Journal of Nutrition*. 2010. Vol. 140, No. 11. P. 1923–1931. DOI: 10.3945/jn.110.120998.

71. Hoppe M. I., Meloro C., Edwards M. S., Codron D., Clauss M., Duque-Correa M. J. Less need for differentiation? Intestinal length of reptiles as compared to mammals. *PLoS ONE*. 2021. Vol. 16, No. 7. Art. e0253182. DOI: 10.1371/journal.pone.0253182.

72. Ibrahim H. M., Fadiel M. M., Nair G. A. Gastrointestinal helminths of the lizard *Chalcides ocellatus* from Benghazi, Libya. *Journal of Helminthology*. 2005. Vol. 79, No. 1. P. 35–39. DOI: 10.1079/joh2004258.

73. Iji P. A., Saki A., Tivey D. R. Body and intestinal growth of broiler chickens on a commercial starter diet. 1. Intestinal weight and mucosal development. *British Poultry Science*. 2001. Vol. 42. P. 505–513. DOI: 10.1080/00071660120073151.

74. Imai M., Shibata T., Izumi T. Histological and histochemical investigations on Japanese lizard esophagus. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*. 1992. Vol. 69, No. 1. P. 25–34. DOI: 10.2535/ofaj1936.69.1_25.

75. Imai M., Shibata T., Moriguchi K. Pepsinogen granules in the esophageal epithelium of the rock snake. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*. 1991. b Vol. 68, No. 4. P. 231–234. DOI: 10.2535/ofaj1936.68.5_289.

76. Imai M., Shibata T., Moriguchi K., Hayama H. Glands distributed in the lamina propria mucosae of the esophagus in the gecko and Japanese lizard. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*. 1991 b. Vol. 68, No. 5. P. 289–293.

77. Jacobson E. R., Gardiner C. H. Adeno-like virus in esophageal and tracheal mucosa of a Jackson's chameleon (*Chamaeleo jacksoni*). *Veterinary Pathology*. 1990. Vol. 27, No. 3. P. 210–212. DOI: 10.1177/030098589002700313.

78. Jegede H. O., Sonfada M. L., Salami S. O. Anatomical studies of the gastrointestinal tract of the striped sand snake (*Psammophis sibilans*). *Nigerian Veterinary Journal*. 2015. Vol. 36, No. 4. P. 1288–1298.

79. Karasov W. H., Douglas A. E. Comparative digestive physiology. *Comprehensive Physiology*. 2013. Vol. 3, No. 2. P. 741–783. DOI: 10.1002/cphy.c110054.

80. Kardong K. V. Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution. 8th ed. New York : McGraw-Hill Education, 2019. 816 p.

81. Ketter-Katz H., Lev-Ari T., Katzir G. Vision in chameleons – A model for non-mammalian vertebrates. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2020. Vol. 106. P. 94–105. DOI: 10.1016/j.semcdb.2020.05.009.

82. Kik M. J., van Asten A. J., Lenstra J. A., Kirpensteijn J. Cloaca prolapse and cystitis in green iguana (*Iguana iguana*) caused by a novel *Cryptosporidium* species. *Veterinary Parasitology*. 2011. Vol. 175, No. 1-2. P. 165–167. DOI: 10.1016/j.vetpar.2010.10.002.

83. Koca Y. B., Gürcü B. Morphological and histochemical investigations of esophagogastric tract of a lizard, *Laudakia stellio* (Agamidae, Linnaeus 1758). *Acta Biologica Hungarica*. 2011. Vol. 62, No. 4. P. 376–387. DOI: 10.1556/ABiol.62.2011.4.4.

84. Kohl K. D., Brun A., Magallanes M., Brinkerhoff J., Laspiur A., Acosta J. C., Caviedes-Vidal E., & Bordenstein S. R. Gut microbial ecology of lizards: Insights into diversity in the wild, effects of captivity, variation across gut regions and transmission. *Molecular Ecology*. 2017. Vol. 26, No. 4. P. 1175–1189. DOI: 10.1111/mec.13921.

85. Kohl K. D., Brun A., Magallanes M., Brinkerhoff J., Laspiur A., Acosta J. C., Bordenstein S.R., & Caviedes-Vidal E. Physiological and microbial adjustments to diet quality permit facultative herbivory in an omnivorous lizard. *Journal of Experimental Biology*. 2016. Vol. 219, No. 12. P. 1903–1912. DOI: doi: 10.1242/jeb.138370.

86. Kotzé S. H., Van der Merwe N. J., Van Aswegen G., Smith G. A. A light microscopical study of the intestinal tract of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*, Laurenti 1768). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*. 1992. Vol. 59, No. 4. P. 249–252.

87. Kubiak M., Denk D., Stidworthy M. F. Retrospective review of neoplasms of captive lizards in the United Kingdom. *Veterinary Record*. 2020. Vol. 186, No. 1. P. 28. DOI: 10.1136/vr.105308.

88. Kushch M. M., Skachko S. M. Features of the microscopic structure of the Yemen Chameleon intestinal (*Chamaeleo calyptratus*). *Journal for veterinary medicine, biotechnology and biosafety*. 2026. Vol. 12. N 1. P. 22–29. DOI 10.36016/JVMBBS-2026-12-1-3

89. Kushch M., Skachko S. Fesenko I., Miroshnikova O., Byrka O. (2024). Features of topography and macroscopic structure of the digestive organs of the Yemeni chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). *Ukrainian journal of veterinary sciences*, 15(2), 138-156. doi: https://doi.org/ 10.31548/veterinary2.2024.138

90. Kvietys P. R., Granger D. N. Role of intestinal lymphatics in interstitial volume regulation and transmucosal water transport. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2010. Vol. 1207, Is. 1. P. E29–E43. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2010.05709.x.

91. La'Toya L. V. (2023). Updates for reptile pediatric medicine, veterinary clinics of North America: *Exotic Animal Practice*. ISSN 1094-9194. doi: 10.1016/j.cvex.2023.11.013.

92. LaDouceur E. E., Argue A., Garner M. M. Alimentary tract neoplasia in captive bearded dragons (*Pogona* spp). *Journal of Comparative Pathology*. 2022. Vol. 194. P. 28–33. DOI: 10.1016/j.jcpa.2022.03.007.

93. Laslie K. C. Investigations of biotremors in the Veiled Chameleon (*Chamaeleo calyptratus*) : Master of Science Thesis. Bowling Green : Western Kentucky University, 2018. 76 p. https://digitalcommons.wku.edu/theses/3067

94. Latney L. V. Updates for reptile pediatric medicine. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 2023. Vol. 26. DOI: 10.1016/j.cvex.2023.11.013.

95. Lee H. S., Ku S. K. An immunohistochemical study of endocrine cells in the alimentary tract of the grass lizard, *Takydromus wolteri* Fischer (Lacertidae). *Acta Histochemica*. 2004. Vol. 106, No. 2. P. 171–178. DOI: 10.1016/j.acthis.2003.10.008.

96. Liquori G. E., Ferri D., Scillitani G. Fine structure of the oxynticopeptic cells in the gastric glands of the ruin lizard, *Podarcis sicula campestris* De Betta, 1857. *Journal of Morphology*. 2000. Vol. 243, No. 2. P. 167–171. DOI: 10.1002/(SICI)1097-4687(200002)243:2<167::AID-JMOR5>3.0.CO;2-G.

97. Liu E. H., Oberg K. The history and development of the gastroenteropancreatic endocrine axis. *Endocrinology and Metabolism Clinics of North America*. 2010. Vol. 39, No. 4. P. 697–711.

98. Luo J., Gao J., Song H., Mo Z., Hong B., Zhu L., Song W., Qian G., Li C. Low temperature alleviated the adverse effects of simulated transport stress on the intestinal health in Chinese soft-shelled turtle *Pelodiscus sinensis*. *Fish & Shellfish Immunology*. 2024. Vol. 154. Art. 109936. DOI: 10.1016/j.fsi.2024.109936.

99. Luppa H. Histology of the digestive tract. *Biology of the Reptilia. Vol. 6. Morphology E* / eds. C. Gans, T. S. Parsons. New York : Academic Press, 1977. P. 225–313.

100. Lustig A., Ketter-Katz H., Katzir G. Relating lateralization of eye use to body motion in the avoidance behavior of the chameleon (*Chamaeleo chamaeleon*). *PLoS One*. 2013. Vol. 8, No. 8. Art. e70761. DOI: 10.1371/journal.pone.0070761.

101. Lyons J. A., Newman S. J., Greenacre C. B., Dunlap J. A gastric neuroendocrine carcinoma expressing somatostatin in a bearded dragon (*Pogona vitticeps*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*. 2010. Vol. 22, No. 2. P. 316–320. DOI: 10.1177/104063871002200230.

102. Manoj R. R. S., Wu T., Bolfa P., Lim A., Young R., Lejeune M., Ketzis J. Evaluation of parasitic infections with histological and molecular detection in Anoles from St. Kitts. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*. 2024. Vol. 47. Art. 100957. DOI: 10.1016/j.vprsr.2023.100957.

103. Mans C. Clinical update on diagnosis and management of disorders of the digestive system of reptiles. *Journal of Exotic Pet Medicine*. 2013. Vol. 22. P. 141–162. DOI: 10.1053/j.jepm.2013.05.006.

104. Mans C., Braun J. Update on common nutritional disorders of captive reptiles. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 2014. Vol. 17, No. 3. P. 369–395. DOI: 10.1016/j.cvex.2014.05.002.

105. Martinez-Ciriano C., Junquera C., Castiella T., Gomez-Barrena E., Aisa J., Blasco J. Intrinsic innervation in the intestine of the lizard *Podarcis hispanica*. *Histology and Histopathology*. 2000. Vol. 15, No. 4. P. 1093–1105. DOI: 10.14670/HH-15.1093.

106. Mathes K. A., Radelof K., Engelke E., Rohn K., Pfarrer C., Fehr M. Specific anatomy and radiographic illustration of the digestive tract and transit time of two orally administered contrast media in Inland bearded dragons (*Pogona vitticeps*). *PLoS One*. 2019. Vol. 14, No. 8. Art. e0221050. DOI: 10.1371/journal.pone.0221050.

107. Mazurkevych T., Usenko S. Morphogenesis of immune formations of ducks' intestine. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences*. 2023. Vol. 25, No. 112. P. 90–97. DOI: 10.32718/nvlvet11215.

108. Melero A., Novellas R., Mallol C., Ríos J., Silvestre A. M., Martorell J. Ultrasonographic appearance of the coelomic cavity organs in healthy veiled chameleons (*Chamaeleo calyptratus*) and panther chameleons (*Furcifer*

pardalis). *Veterinary Radiology & Ultrasound*. 2020. Vol. 61, No. 1. P. 58–66. DOI: 10.1111/vru.12820.

109. Melero A., Verdés J., Espada Y., Novellas R., Encinoso M., Martorell J. Computed tomography of the coelomic cavity in healthy veiled chameleons (*Chamaeleo calyptratus*) and panther chameleons (*Furcifer pardalis*). *Open Veterinary Journal*. 2023. Vol. 13, No. 9. P. 1071–1081. DOI: 10.5455/OVJ.2023.v13.i9.2.

110. Mescher A. L. Junqueira's basic histology: Text and atlas. 16th ed. New York : McGraw Hill, 2021. 576 p.

111. Mitchell M. A., Diaz-Figueroa O. Clinical reptile gastroenterology. *Veterinary Clinics: Exotic Animal Practice*. 2005. Vol. 8, No. 2. P. 277–298. DOI: 10.1016/j.cvex.2005.01.008.

112. Mittal R. K. Motor function of the pharynx, esophagus, and its sphincters. *Morgan & Claypool Life Sciences*. 2011. DOI: 10.4199/C00027ED1V01Y201103ISP016.

113. Miyai N., Kozono T., Kuriki T., Todoroki M., Murakami T., Shinohara K., Yoshida T., Kigata T. Macro- and microscopic anatomy of the digestive tract in the red-eared slider (Emydidae: *Trachemys scripta elegans*). *PLoS One*. 2024. Vol. 19, No. 12. Art. e0315737. DOI: 10.1371/journal.pone.0315737.

114. Modica B. P., Koutsos E. A. Insectivore nutrition – a review of current knowledge. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 2024. Vol. 27, No. 1. P. 47–69. DOI: 10.1016/j.cvex.2023.07.003.

115. Modrý D., Daszak P., Volf J., Veselý M., Ball S. J., Koudela B. Five new species of coccidia (Apicomplexa: Eimeriidae) from Madagascan chameleons (Sauria: Chamaeleonidae). *Systematic Parasitology*. 2001. Vol. 48, No. 2. P. 117–123. DOI: 10.1023/a:1006476325181.

116. Molnar J. L., Diaz R. E. Jr., Skorka T., Dagliyan G., Diogo R. Comparative musculoskeletal anatomy of chameleon limbs, with implications for the evolution of arboreal locomotion in lizards and for teratology. *Journal of Morphology*. 2017. Vol. 278, No. 9. P. 1241–1261. DOI: 10.1002/jmor.20708.

117. Monahan C. F., Garner M. M., Kiupel M. Chromatophoromas in reptiles. *Veterinary Sciences*. 2022. Vol. 9. Art. 115. https://doi.org/10.3390/vetsci9030115.

118. Morsy K., Al-Kahtani M., Shati A., El-Kott A., Abdel-Gaber R., Fol M. New host and locality record of *Parapharyngodon japonicus* (Nematoda: Oxyuroidea) from the Egyptian changeable lizard *Agama mutabilis* (Agamidae): A light and scanning electron microscopy. *Helminthologia*. 2019. Vol. 56, No. 1. P. 22–29. DOI: 10.2478/helm-2018-0041.

119. Muslin C., Salas-Brito P., Coello D., Morales-Jadán D., Viteri-Dávila C., Coral-Almeida M. *Salmonella* prevalence and serovar distribution in reptiles: A systematic review and meta-analysis. *Gut Pathogens*. 2025. Vol. 17, No. 1. Art. 52. DOI: 10.1186/s13099-025-00699-z.

120. Nagy K. A., Girard I. A., Brown T. K. Energetics of free-ranging mammals, reptiles, and birds. *Annual Reviews of Nutrition*. 1999. Vol. 19. P. 247–277.

121. Nakao N., Kaneda H., Tsushima N., Ohta Y., Tanaka M. Characterization of primary structure and tissue expression profile of the chicken apical sodium-dependent bile acid transporter mRNA. *Poultry Science*. 2015. Vol. 94, No. 4. P. 722–727. DOI: 10.3382/ps/pev027.

122. Necas P. Chameleons. Nature's hidden jewels. 2nd rev. ed. Frankfurt am Main : Edition Chimaira & Serpent's Tale, 2004. 380 p.

123. O'Grady S. P., Morando M., Avila L., Dearing M. D. Correlating diet and digestive tract specialization: Examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology*. 2005. Vol. 108. P. 201–210. DOI: 10.1016/j.zool.2005.06.002.

124. Ott M. Chameleons have independent eye movements but synchronise both eyes during saccadic prey tracking. *Experimental Brain Research*. 2001. Vol. 139, No. 2. P. 173–179. DOI: 10.1007/s002210100774.

125. Parks B. C., Mollett A., Gangloff E. J., Litmer R. The effects of meal size and feeding frequency on digestion in common wall lizards (*Podarcis*

muralis). *Journal of Experimental Biology*. 2025. Vol. 228, No. 16. Art. jeb250509. DOI: 10.1242/jeb.250509.

126. Parsons T. S., Cameron J. E. Internal relief of the digestive tract. *Biology of the Reptilia. Vol. 6. Morphology E* / eds. C. Gans, T. S. Parsons. New York : Academic Press, 1977. P. 159–223.

127. Pawlina W. Histology: A Text and Atlas: With Correlated Cell and Molecular Biology. 8th ed. Wolters Kluwer Health, 2018. 928 p. https://books.google.com.ua/books?hl=en&lr=&id=YreFEQAAQBAJ&oi=fnd&pg=PT45&ots=PJKAP2fZyN&sig=f7pWWWeiawqY0avSpAAshU-a1JA&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false

128. Pinto B. J., Card D. C., Castoe T. A., Diaz R. E. Jr, Nielsen S. V., Trainor P. A., Gamble T. The transcriptome of the veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus*): A resource for studying the evolution and development of vertebrates. *Developmental Dynamics*. 2019. Vol. 248, No. 8. P. 702–708. DOI: 10.1002/dvdy.20.

129. Pleguezuelos J. M., Poveda J. C., Monterrubio R., Ontiveros D. Feeding habits of the common chameleon, *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) in the southeastern Iberian Peninsula. *Israel Journal of Zoology*. 1999. Vol. 45, № 2. P. 267–276. DOI: 10.1080/00212210.1999.10688997.

130. Rams-Pociecha I., Mizia P. C., Piprek R. P. Histological and immunohistochemical analysis of gonadal development in the veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). *The Anatomical Record*. 2025. Vol. 308, No. 9. P. 2490–2507. DOI: 10.1002/ar.25621.

131. Rawski M., Kierończyk B., Długosz J., Świątkiewicz S., Józefiak D. Dietary Probiotics Affect gastrointestinal microbiota, histological structure and shell mineralization in turtles. *PLoS One*. 2016. Vol. 11, No. 2. Art. e0147859. DOI: 10.1371/journal.pone.0147859.

132. Razavi M. S., Munn L. L., Padera T. P. Mechanics of lymphatic pumping and lymphatic function. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*. 2025. Vol. 15, No. 3. Art. a041171. DOI: 10.1101/cshperspect.a041171.

133. Read J. B., Burnstock G. Adrenergic innervation of the gut musculature in vertebrates. *Histochemie*. 1969. Vol. 17, Is. 3. P. 263–272. DOI: 10.1007/BF00309871.

134. Read J. B., Burnstock G. Comparative histochemical studies of adrenergic nerves in the enteric plexuses of vertebrate large intestine. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1968. Vol. 27, Is. 2. P. 505–517. DOI: 10.1016/0010-406x(68)90247-8.

135. Regal P. J. Behavioral differences between reptiles and mammals. An analysis of activity and mental capabilities. *Behavior and Neurology of Lizards* / eds. N. Greenberg, P. D. MacLean. Rockville : National Institute of Mental Health, 1978. P. 183–202. https://www.researchgate.net/publication/232670000_Cruise_Foraging_of_Invasive_Chameleon_Chamaeleo_jacksonii_xantholophus_In_Hawai%.

136. Rodrigues Sartori S. S., Nogueira K. O. P. C., Rocha A. S., Neves C. A. Morphology of the stomach of the tropical house gecko *Hemidactylus mabouia* (Squamata: Gekkonidae). *Acta Zoologica*. 2011. Vol. 92. P. 179–186. DOI: 10.1111/j.1463-6395.2010.00451.x

137. Romão M. F., Santos A. L. Q., Lima F. C., De Simone S. S., Silva J. M. M., Hirano L. Q., Vieira L. G., Pinto J. G. S. Anatomical and topographical description of the digestive system of *Caiman crocodilus* (Linnaeus 1758), *Melanosuchus niger* (Spix 1825) and *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier 1807). *International Journal of Morphology*. 2011. Vol. 29, No. 1. P. 94–99.

138. Sabry D. A., HIH El-Sayyad, S. A., Khalifa, A. M., Abou-El-Naga, Foda Y. A., Morphological, histological and ultrastructural studies on the tongue of *Chamaeleo chamaeleon*. *Research Opinions in Animal & Veterinary Sciences*. 2015. Vol. 5, No. 3. P. 128–131.

139. Schmidt R. E. Plasma cell tumor in an East Indian water lizard (*Hydrosaurus amboinensis*). *Journal of Wildlife Diseases*. 1977. Vol. 13, No. 1. P. 47–48. DOI: 10.7589/0090-3558-13.1.47.

140. Schmidt V., Klasen L., Schneider J., Hübel J., & Pees M. Fungal dermatitis, glossitis and disseminated visceral mycosis caused by different *Metarhizium granulomatis* genotypes in veiled chameleons (*Chamaeleo calyptratus*) and first isolation in healthy lizards. *Veterinary Microbiology*. 2017. Vol. 207. P. 74–82. DOI: 10.1016/j.vetmic.2017.06.005.

141. Schmidt-Ukaj S., Hochleithner M., Richter B., Hochleithner C., Brandstetter D., Knotek Z. A survey of diseases in captive bearded dragons: a retrospective study of 529 patients. *Veterinarni Medicina*. 2017. Vol. 62, No. 9. P. 508–515. DOI: 10.17221/162/2016-VETMED.

142. Sell J. L., Angel C. R., Piquer F. J., Mallarino E. G., Al-Batshan H. A. Developmental patterns of selected characteristics of the gastrointestinal tract of young turkeys / J. L. Sell et al. *Poultry Science*. 1991. Vol. 70. P. 1200–1205.

143. Serra-Campos A. O., Abreu-Junior A. N. G., Nascimento A. A., Abidu-Figueiredo M., Lima M. S. C. S., Machado-Santos C. Gastroesophageal tube of the *Iguana iguana* (Iguanidae): histological description, histochemical and immunohistochemical analysis of 5-HT and SS cells. *Brazilian Journal of Biology*. 2021. Vol. 83. Art. e242086. DOI: 10.1590/1519-6984.242086.

144. Sherbrooke W. C., Schwenk K. Horned lizards (*Phrynosoma*) incapacitate dangerous ant prey with mucus. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*. 2008. Vol. 309, No. 8. P. 447–459. DOI: 10.1002/jez.472.

145. Shiferaw K. A., Kinde M. Z., Mengistu B. A., Gessese A. T., Demessie Y., Wassie Z. G., Berie G. K., Birhanie M. K., Shiferaw D. T., Aragaw Z. J., Mersha C. C., Miliket, A. W., Yesuf M., Tafere F. A., Berihun A. M., Birhan M., Tsehay E. M., Temesgen A. Gross and microscopic anatomical study of the esophagus in Gasgie ecotype chickens in the Alefa District, Northwest Ethiopia. *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15, No. 1. Art. 45265. DOI: 10.1038/s41598-025-29998-w.

146. Simbula G., Moltedo G., Catalano B., Martuccio G., Sebbio C., Onorati F., Stellati L., Bissattini A. M., Vignoli L. Biological responses in pesticide exposed

lizards (*Podarcis siculus*). *Ecotoxicology*. 2021. Vol. 30, No. 6. P. 1017–1028. DOI: 10.1007/s10646-021-02440-3.

147. Skripka M. V., Panikar I. I., Kyrychko B. P., Tul O. I. The Morphological features of the digestive tube in sand lizards, *Lacerta agilis* (Sauria, Lacertidae). *Zoodiversity*. 2020. Vol. 54, No. 5. P. 375–382. DOI: https://doi.org/10.15407/zoo2020.05.375.

148. Smith D., Dobson H., Spence E. Gastrointestinal studies in the green iguana: technique and reference values. *Veterinary Radiology & Ultrasound*. 2001. Vol. 42. P. 515–520. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1740-8261.2001.tb00979.x

149. Sollom H. J., Baron H. R. Clinical presentation and disease prevalence of captive central bearded dragons (*Pogona vitticeps*) at veterinary clinics in Australia. *Australian Veterinary Journal*. 2023. Vol. 101, No. 5. P. 200–207. DOI: 10.1111/avj.13234.

150. Srichairat N., Taksintum W., Chumnanpuen P. Gross morphological structure of digestive system in water monitor lizard *Varanus salvator* (Squamata: Varanidae). *Walailak Journal of Science and Technology*. 2018. Vol. 15, No. 3. P. 245–253. DOI: 10.48048/wjst.2018.3356.

151. Tang G. S., Liang X. X., Yang M. Y., Wang T. T., Chen J. P., Du W. G., Li H., Sun B. J. Captivity influences gut microbiota in crocodile lizards (*Shinisaurus crocodilurus*). *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. Art. 550. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00550.

152. Terrell S. P., Uhl E. W., Funk R. S. Proliferative enteritis in leopard geckos (*Eublepharis macularius*) associated with *Cryptosporidium* sp. infection. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 2003. Vol. 34, No. 1. P. 69–75. DOI: 10.1638/1042-7260(2003)34[0069:PEILGE]2.0.CO;2.

153. Tollis M., Hutchins E. D., Kusumi K. Reptile genomes open the frontier for comparative analysis of amniotes development and regeneration. *The International Journal of Developmental Biology*. 2014. Vol. 58, No. 10-12. P. 863–871. DOI: 10.1387/ijdb.140316kk.

154. Troyer K. Diet selection and digestion in *Iguana iguana*: the importance of age and nutrient requirements. *Oecologia*. 1984. Vol. 61, No. 2. P. 201–207. DOI: 10.1007/BF00396761.

155. Tso P., Balint J. A. Formation and transport of chylomicrons by enterocytes to the lymphatics. *American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology*. 1986. Vol. 250, No. 6. P. G715–G726. DOI: 10.1152/ajpgi.1986.250.6.G715.

156. Uetz P., Freed P., Aguilar R., Hošek J. (eds.). *Chamaeleo calyptratus*. The Reptile Database. URL: https://reptile-database.reptarium.cz (дата звернення: 23.03.2026).

157. Vervust B., Pafilis P., Valakos E. D., Van Damme R. Anatomical and physiological changes associated with a recent dietary shift in the lizard *Podarcis sicula* / B. Vervust et al. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2010. Vol. 83, Is. 4. P. 632–642. DOI: 10.1086/651704.

158. Wainwright P. C., Kraklau D. M., Bennett A. F. Kinematics of tongue projection in *Chamaeleo oustaleti*. *Journal of Experimental Biology*. 1991. Vol. 159. P. 109–133. DOI: 10.1242/jeb.168.1.1.

159. Wang Z., Wu R., Yang Y. A comparison of digestive strategies for *Teratoscincus roborowskii* with different diet compositions. *Ecology and Evolution*. 2024. Vol. 14, No. 12. Art. e70751. DOI: 10.1002/ece3.70751.

160. Wehrle B. A., German D. P. Reptilian digestive efficiency: Past, present, and future. *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 2023. Vol. 277. Art. 111369. DOI: 10.1016/j.cbpa.2023.111369.

161. Westfall A. K., Gopalan S. S., Kay J. C., Tippetts T. S., Cervantes M. B., Lackey K., Chowdhury S. M., Pellegrino M. W., Castoe T. A. Single-cell resolution of intestinal regeneration in pythons without crypts illuminates conserved vertebrate regenerative mechanisms. *PNAS*. 2024. Vol. 121, No. 43. Art. e2405463121. DOI: 10.1073/pnas.2405463121.

162. Wilkinson S. L. Reptile wellness management. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 2015. Vol. 18, No. 2. P. 281–304. DOI: 10.1016/j.cvex.2015.01.001.

163. Yang Y., Wang Z., Wu R. Comparison of three sympatric desert lizards: Digestive tract structure, digestive enzyme activities, gut microbiota, and metabolites. *Integrative Zoology*. 2025. DOI: 10.1111/1749-4877.70007.

164. Youngblut N. D., Reischer G. H., Walters W., Schuster N., Walzer C., Stalder G., Ley R. E., Farnleitne A. H. Host diet and evolutionary history explain different aspects of gut microbiome diversity among vertebrate clades. *Nature Communications*. 2019. Vol. 10. P. 1–15. DOI: 10.1101/484006.

165. Yovchev D., Dimitrov D., Penchev G. Age weight and morphometrical parameters of the bronze turkey's (*Meleagris meleagris gallopavo*) intestines. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2013. Vol. 19, No. 3. P. 611–614.

166. Yuan Q., Peng R., Yu H., Wang S., Chen Z., Dong S., Li W., Cheng B., Jiang Q., Cong Y., Li F., Li C. Disulfiram protects against radiation-induced intestinal injury in mice. *Frontiers in Pharmacology*. 2022. Vol. 13. Art. 852669. DOI: 10.3389/fphar.2022.852669.

167. Zaher M., El-Ghareeb A.-W., Hamdi H., Essa A., Lahsik S. Anatomical, histological and histochemical adaptations of the reptilian alimentary canal to their food habits: I. *Uromastyx aegyptiaca*. *Life Science Journal*, 2012. Vol. 9. No. 3, P. 84–104. http://www.lifesciencesite.com

168. Zawieja D. C. (2009). Contractile physiology of lymphatics. *Lymphatic Research and Biology.* 2009. Vol. 7. No. 2. 87–96. doi: 10.1089/lrb.2009.0007

169. Zhong Q. M., Zheng Y. H., Wang J. L. Seasonal flexibility of the gut structure and physiology in *Eremias multiocellata*. *Journal of Comparative Physiology B*. 2023. Vol. 193, Is. 3. P. 281–291. DOI: 10.1007/s00360-023-01485-6.

170. Zhou A., Qu J., Liu M., Tso P. The role of interstitial matrix and the lymphatic system in gastrointestinal lipid and lipoprotein metabolism. *Frontiers in Physiology*. 2020. Vol. 11. Art. 4. DOI: 10.3389/fphys.2020.00004

ДОДАТКИ

А

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях України

1. Kushch M., **Skachko S.**, Fesenko I., O. Miroshnikova, Byrka O. Features of topography and macroscopic structure of the digestive organs of the Yemeni chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). Ukrainian journal of veterinary sciences. 2024. 15(2). 138-156. https://doi.org/ 10.31548/veterinary2.2024.138.

2. **Скачко С. М.**, Кущ М. М. Гістологічні особливості шлунка єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). *Ветеринарія, технології тваринництва та природокористування*. 2025. № 12. С. 136-148. https://doi.org/10.31890/vttp.2025.12.12.

3. Kushch M. M., Skachko S. M. Features of the microscopic structure of the Yemen Chameleon intestinal (Chamaeleo calyptratus). *Journal for veterinary medicine, biotechnology and biosafety*. 2026. Vol. 12. N 1. P. 22–29. DOI 10.36016/JVMBBS-2026-12-1-3

4. Скачко С. М. Динаміка морфометричних показників стравоходу єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*) у постнатальному онтогенезі. *Ветеринарія, технології тваринництва та природокористування*. 2026. № 13. С. 231–239. DOI: 10.31890/vttp.2026.13.19.

Тези наукових доповідей

1. Скачко С. М., Фесенко І. А., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови органів травлення єменського хамелеона. Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи: збірник тез доповідей всеукр. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 23 травня 2023 р. Харків: ДБТУ, 2023. С. 116–117. https://repo.btu.kharkov.ua//handle/123456789/55034 .

2. Скачко С. М., Кущ М. М. Особливості анатомічної будови кишечника єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи: збірник тез доповідей Міжнар. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 22 травня 2024 р.; Держ. біотехнологічний ун-т. Харків, 2024. С. 160–162. https://repo.btu.kharkov.ua//handle/123456789/55816.

3. **Скачко С. М.,** Кущ М. М. Особливості анатомічної будови стравоходу і шлунка вуалевих хамелеонів різного віку. Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи – 2025: збірник тез доповідей Міжнар. наук.-практ. конф. науковців, викладачів та аспірантів, 15 травня 2025 р.; Державний біотехнологічний ун-т. Харків, 2025. С. 199-201. https://repo.btu.kharkiv.ua/handle/123456789/67671 .

4. **Скачко С. М.,** Кущ М. М. Структурна організація слизової оболонки кишечника єменського хамелеону (*Chamaeleo calyptratus*). Актуальні питання ветеринарної морфології, патології та біотехнології : матеріали науково-практична конференції викладачів і здобувачів вищої освіти присвячена пам’яті доктора ветеринарних наук, професора П.М. Гавриліна (1965-2020 роки життя) (Дніпро, 19-20 березня 2026 р.) / Дніпровський ДАЕУ. Дніпро : ДДАЕУ, 2026. С. 49–51. Режим доступу : https://dspace.dsau.dp.ua/handle/123456789/13680.

Науково-методичні рекомендації

Скачко С. М., Кущ М. М. Клініко-морфологічні стандарти будови травного каналу єменського хамелеона (Chamaeleo calyptratus) в онтогенезі : науково-методичні рекомендації / Держ. біотехн. ун-т ; уклад. С.М. Скачко, М.М. Кущ – Харків : ДБТУ, 2025. – 38 с. (Затверджено науково-методичною радою факультету ветеринарної медицини Державного біотехнологічного університету, протокол № 9 від 20 жовтня 2025 р.).

Б

Затверджую
Перший проректор – проректор з навчальної роботи,
професор _____ Дмитро Онопрієнко
« » _____ 2026 р.

Погоджено
Проректор з наукової та іноваційної діяльності,
професор _____ Юрій Ткаліч
« » _____ 2026 р.

Акт
про впровадження/використання результатів дисертації на здобуття освітньо-наукового ступеня доктора філософії у навчальний процес і наукову роботу

Цим актом стверджується, що результати дисертаційної роботи на тему: **«Морфологічна характеристика травного каналу сменського хамелеона (*Chamaeleo calyptratus*)»**, що подана на здобуття освітньо-наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 211 «Ветеринарна медицини» з галузі знань 21 «Ветеринарна медицина», виконаної

Скачком Сергієм Михайловичем

впроваджено у навчальний процес під час викладання дисциплін «Цитологія, гістологія, ембріологія», «Анатомія свійських тварин», а також у наукову роботу.

Результати дисертаційної роботи Скачка Сергія Михайловича щодо анатомічних і гістологічних особливостей органів травлення сменських хамелеонів використовуються під час читання лекцій, проведення лабораторних занять, а також у проведенні наукових досліджень кафедрі анатомії, гістології і патоморфології тварин (протокол № 8 від 26. 03. 2026 р.), у підготовці фахівців ОС «Магістр» галузі знань: 21 «Ветеринарна медицина» зі спеціальності 211 «Ветеринарна медицина»
назва спеціальності

у Дніпровському державному аграрно-економічному університеті
назва ВНЗ

Декан факультету ветеринарної медицини
доцент, к.вет.н. Іван БІБЕН

Завідувачка кафедри
доцент, к.вет.н., Марина ЛЄЩОВА

ПОГОДЖЕНО
Проректор з науково-педагогічної роботи та цифрової трансформації,

_____ Олена Глазунова

« » _____2026 р.

ЗАТВЕРДЖУЮ
Проректор з наукової роботи та іноваційної діяльності

_____ Оксана Тарасюк

« » _____2026 р.

Акт
про впровадження/використання результатів дисертації на здобуття освітньо-наукового ступеня доктора філософії у навчальний процес і наукову роботу

Цим актом стверджується, що результати дисертаційної роботи **Скачка Сергія Михайловича** на тему: «**Морфологічна характеристика травного каналу йєменського хамелеона (*Chamaeleo calyptratus*)**», що подана на здобуття освітньо-наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю «Ветеринарна медицини», включені у навчальну програму та впроваджені у викладанні дисципліни «Цитологія, гістологія, ембріологія», «Анатомія свійських тварин», а також у наукову роботу.

Результати дисертаційної роботи Скачка Сергія Михайловича щодо анатомічних і гістологічних особливостей органів травлення йєменських хамелеонів використовуються під час читання лекцій, проведення лабораторних занять, а також у проведенні наукових досліджень на кафедрі біоморфології хребетних ім. акад. В.Г. Касьяненка у підготовці фахівців ОС «Магістр» за спеціальністю «Ветеринарна медицина» у Національному університеті біоресурсів і природокористування України.

Завідувач кафедри
професор, д.вет.н., Олег Мельник

Декан факультету
ветеринарної медицини
доцент, к.вет.н. Олександр Вальчук

В

Науково-методичні рекомендації

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДЕРЖАВНИЙ БІОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Факультет ветеринарної медицини

МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

КЛІНІКО-МОРФОЛОГІЧНІ СТАНДАРТИ БУДОВИ ТРАВНОГО КАНАЛУ ЄМЕНСЬКОГО ХАМЕЛЕОНА (CHAMAELEO CALYPTRATUS) В ОНТОГЕНЕЗІ

Укладачі: Скачко С.М., Куц М.М.

Затверджено
рішенням Науково-методичної
ради факультету ветеринарної медицини
Протокол № 8 від 29 грудня 2025 р.

Харків – 2026

Науково-методичні рекомендації

УДК 636.98.09:611.34(043.3/.5)

Схвалено на засіданні кафедри нормальної та патологічної морфології
Протокол № 8 від 29 грудня 2025 р.

Рецензенти:
Слюсаренко Д.В., доктор ветеринарних наук, професор, завідувач кафедри ветеринарної хірургії та репродуктології Державного біотехнологічного університету
Маценко О.В., кандидат ветеринарних наук, доцент, завідувач кафедри внутрішніх хвороб і клінічної діагностики тварин Державного біотехнологічного університету

Клініко-морфологічні стандарти будови травного каналу єменського хамелеона (*Chamaeleo calyptratus*) в онтогенезі : методичні рекомендації / Держ. біотехн. ун-т ; уклад. С.М. Скачко, М.М. Кущ – Харків : ДБТУ, 2026. – 38 с.

Методичні рекомендації містять експериментально отримані власні дані щодо вікової морфології органів травного каналу єменського хамелеона. Наведено інформацію щодо топографії і особливостей анатомічної будови органів травлення, а також морфометричні показники стравоходу, шлунка і кишечника хамелеонів дев'яти вікових груп, починаючи з добового до 1-річного.
Видання рекомендується використовувати у ветеринарній практиці під час розроблення протоколів діагностики та лікування хвороб органів травлення екзотичних рептилій, а також для оцінки їхнього розвитку за різних раціонів годівлі.
Методичні рекомендації призначені для здобувачів вищої освіти зі спеціальності Нб «Ветеринарна медицина», а також для ветеринарних лікарів-практиків і зоологів.

УДК 636.98.09:611.34(043.3/.5)
Відповідальний за випуск: Слюсаренко Д.В.
© Скачко С.М., 2025
© Кущ М.М., 2025
© ДБТУ, 2025

Д

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ
АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
Національний науковий центр
«Інститут експериментальної і клінічної
ветеринарної медицини»

СЕРТИФІКАТ

засвідчує, що

Скачко С. М.

взяв(ла) участь у
міжнародній науково-практичній конференції

«СУЧАСНІ АСПЕКТИ БІОЛОГІЧНОЇ БЕЗПЕКИ ЗА ЕМЕРДЖЕНТНИХ ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ ТВАРИН У КОНТЕКСТІ СТРАТЕГІЇ ООН «ЄДИНЕ ЗДОРОВ'Я», ПРИСВЯЧЕНОЇ 100-РІЧЧЮ ЗАСНУВАННЯ НАЦІОНАЛЬНОГО НАУКОВОГО ЦЕНТРУ «ІНСТИТУТ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЇ І КЛІНІЧНОЇ ВЕТЕРИНАРНОЇ МЕДИЦИНИ»

(Україна, м. Харків, 16–17 листопада 2023 р.)

В. о. директора ННЦ «ІЕКВМ»,
доктор ветеринарних наук, професор — А. П. Палій

КАФЕДРА АНАТОМІЇ 1920

СЕРТИФІКАТ

10 годин/10 балів - 0,3 кредити
учасника XV міжнародної наукової конференції
«Біоморфологія сьогодення»
присвяченої 100-річчю з часу заснування
Київської наукової школи порівняльних морфологів
26 - 27 вересня 2024 року

Скачко Сергій

Співголова організаційного комітету, доктор ветеринарних наук, професор,
завідувач кафедри Біоморфології хребетних ім. акад. В.Г. Касьяненка
Національного університету біоресурсів і
природокористування України
Мельник Олег Петрович

СЕРТИФІКАТ

УЧАСНИКА КОНФЕРЕНЦІЇ ПІДТВЕРДЖУЄ, ЩО

Скачко Сергій

прийняла(в) участь у Міжнародній науково-практичній конференції "Актуальні питання ветеринарної медицини: реалії та перспективи - 2025" (присвячена 95-річчю від дня народження професора, д. біол. н., заслуженого працівника освіти України, відмінника вищої освіти Чечоткіна Олексій Васильовича).

15 травня 2025 року

Валерій Михайлов
проректор з наукової роботи

Олеся Цимерман
декан факультету ветеринарної медицини

MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE · AVAC · ONE HEALTH INSTITUTE

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Дніпровський державний аграрно-економічний університет

ДДАЕУ

СЕРТИФІКАТ

Сергій СКАЧКО

учасника Всеукраїнської науково-практичної конференції викладачів і здобувачів вищої освіти
«АКТУАЛЬНІ ПИТАННЯ ВЕТЕРИНАРНОЇ МОРФОЛОГІЇ, ПАТОЛОГІЇ ТА БІОТЕХНОЛОГІЇ»
присвяченої пам'яті доктора ветеринарних наук, професора П.М. Гавриліна
19-20 березня 2026 року

Тривалість конференції 18 годин (0,6 ECTS credits).

Ректор **Анатолій КОБЕЦЬ**

м. Дніпро