

## ОСОБЛИВОСТІ КРОВОПОСТАЧАННЯ КИШЕЧНИКА ТА ЙОГО БРИЖИ

Тибінка А. М.

### ВСТУП

Трофічний комплекс тканин та органів представлений судинами мікроциркуляторного русла та нервовими структурами, через які забезпечуються регуляторно-трофічні впливи автономної нервової системи<sup>1</sup>. Цей процес здійснюється шляхом регуляції числа функціонуючих капілярів та визначається енергетичними потребами тканин. У стані спокою кількість функціонуючих капілярів в органі зменшується, а під час навантаження – зростає. При цьому, в регуляції мікросудинного тонуусу виділяють два варіанти симпатичної ритмічної активності: високочастотну (тонічну) та низькочастотну (коливальну)<sup>2</sup>.

Кожний орган залежно від його структури, функціонального призначення та розвитку характеризується своєю особливою ангиоархітектонікою. Для кишки, як трубкаподібного органа, загальний принцип розподілення судин полягає в тому, що паралельно довгій осі кишки з одного її боку проходить артерія, від якої відходять поперечні гілки, що кільцеподібно охоплюють орган. Структурні компоненти органного кровоносного русла в цілому і особливо його мікроциркуляторного відділу, виконують чітко визначені функції (розподіляючу, обмінну, збиральну), які направлені на забезпечення оптимальних параметрів кровопостачання певного регіону чи органа<sup>3</sup>.

Визначальне місце в розвитку, кровопостачанні та функціонуванні кишечника займає його брижа. Довший час брижу вважали

---

<sup>1</sup> Колісник П. Ф. Трофічний комплекс тканин: визначення, будова, функція, патологічні зміни. *Вісник морфології*. 2000. № 1. С. 107–108.

<sup>2</sup> Мороз В. М., Колісник П. Ф. Експериментальне дослідження структури та функції трофічного комплексу тканин. *Вісник морфології*. 2002. № 1. С. 1–3.

<sup>3</sup> Geboes K., Geboes K. P., Maleux G. Vascular anatomy of the gastrointestinal tract. *Best Practice & Research Clinical Gastroenterology*. 2001. Vol. 15, No 1. P. 1–14. doi: 10.1053/bega.2000.0152

структурою, функція якої полягала лише у формуванні простої опори для органів черевної порожнини. Проте, численні дослідження змусили переглянути її роль у формуванні морфофункціональної стабільності цього регіону. У структурі брижі описано ряд транспортерів (монокарбоксилатний транспортер-1 (МСТ-1), транспортер органічних катіонів-3 (ОСТ-3), транспортери сечовини А (УТ-А) і В (УТ-В), натрій-залежний бікарбонатний транспортер (NBCn1)). Активно вивчається роль брижі у всмоктуванні, розподілі, метаболізмі та виведенні різних хімічних сполук, зокрема ліків. Не менш цікавим є з'ясування участі брижі в перебігу окремих захворювань. На основі цього, брижу тепер розглядають як окрему морфологічну одиницю – окремий орган<sup>45</sup>.

Про форму та розміри брижі свідчить співвідношення між довжиною її кореня та довжиною тіла. Даний показник характеризується позитивною динамікою по мірі ускладнення загальної організації живих організмів. Наближаючись до стінки кишки і проникаючи у неї, брижові артерії постійно діляться на дрібніші судини, серед яких виділяють: головні гілки – кінцеві гілки – кишкові артерії – прямі артерії – артерії ворсинок – капіляри. При цьому, проходить постійне зниження їх радіусу та прогресивне зростання загального перерізу судин<sup>67</sup>.

### 1. Кровопостачання брижі кишечника

Живлення кишечника забезпечують брижові артерії, що є відгалуженням черевної аорти. Структура краніальної брижової артерії щурів 28 тижневого віку характеризується наступними морфометричними показниками: загальна площа стінки судини –  $15,9 \pm 0,8 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup>; площа просвіту –  $28,0 \pm 2,3 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup>; сукупна

---

<sup>4</sup> Argikar A. A., Argikar U. A. The mesentery: an ADME perspective on a 'new' organ. *Drug Metabolism Reviews*. 2018. No 50(3). P. 398–405. doi: 10.1080/03602532.2018.1484756

<sup>5</sup> Coffey J. C., O'Leary D. P. The mesentery: structure, function, and role in disease. *The Lancet Gastroenterology and Hepatology*. 2016. No 1(3). P. 238–247. doi: 10.1016/S2468-1253(16)30026-7

<sup>6</sup> Kigata T., Ikegami R., Shibata, H. Macroscopic anatomical study of the distribution of the cranial mesenteric artery to the intestine in the rabbit. *Anatomical Science International*. 2018. No. 93. P. 291–298. doi: 10.1007/s12565-017-0411-0

<sup>7</sup> Lima V. M., Souza Rezende A. L., Ferreira J. R., Pereira K. F. Distribution of mesenteric cranial artery in the small intestine of *Procyon cancrivorus* (Cuvier, 1798) (Mammalia, Procyonidae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. 2010. Vol. 32, No. 2. P. 175–179. doi: 10.4025/actasciobiolsci.v32i2.5839

площа внутрішньої та середньої оболонок –  $8.9 \pm 0.5 \times 10^3$  мкм<sup>2</sup>; кількість шарів м'язових клітин в складі м'язової оболонки –  $6.39 \pm 0.27$ ; площа адвентиції –  $6.9 \pm 0.4 \times 10^4$  мкм<sup>28</sup>.

Функціональні характеристики брижових артерій та вен мають певні відмінності, які обумовлені структурою їх м'язової оболонки. У артеріальній стінці, порівняно з венозною, налічується більша кількість, щільніше розташованих шарів міоцитів. Артеріальна та венозна судини також відрізняються різними рівнями експресії скоротливих білків. Обидві судини містять схожу кількість важкого ланцюга міозину, легкого ланцюга міозину та кальпоніну. Поряд з тим, артерія містила більшу кількість кальдесмону. На фоні однакового вмісту тропоміозину в обох судинах, в артерії переважала його альфа-ізоформа, а в вені – бета-ізоформа<sup>9</sup>.

Усі судини кишечника поділяють на дві основні функціональні групи: одна належить до “власне брижового” судинного русла кишки і забезпечує трофічні потреби брижі. Інша група судин належить до “кишкових” і прямує до стінки кишки, у якій і галузиться. Поряд з тим “кишкові” артерії є основним джерелом “власне брижових” судин. Дві, поряд розташовані, кишкові артерії, біля стінки кишки, дихотомічно діляться і їх гілки з одного боку анастомозують між собою, а з іншого – з такими ж гілками сусідніх кишкових артерій. У результаті цього формується цілий ряд анастомозів, який стелиться по брижовому краю кишки<sup>10</sup>.

Кількість власне брижових судин залежить від особливостей розташування кишкових артерій та довжини брижі. Власне брижові судини за своєю топографією є надто не постійними та досить тонкими. Діаметр найбільших судин не перевищує 1 мм. Власне брижові вени в основному повторюють хід аналогічних артерій і впадають в основні стовбури кишкових вен<sup>11</sup>.

---

<sup>8</sup> Lee R. M. K. W., Garfield R. E., Forrest J. B., Daniel E. E. Morphometric study of structural changes in the mesenteric blood vessels of spontaneously hypertensive rats. *Blood Vessels*. 1983. No 20. P. 57–71. doi: 10.1159/000158460

<sup>9</sup> Yamboliev I. A., Ward S. M., Mutafova-Yambolieva, V. N. Canine mesenteric artery and vein convey no difference in the content of major contractile proteins. *BMC Physiology* 2. 2002. No 17. P. 1–10. doi: 10.1186/1472-6793-2-17

<sup>10</sup> Estruc T. M.; Nascimento R. M.; Siston N. M.; Mencialha R.; Abidu-Figueiredo M. Origin and main branches of the cranial and caudal mesenteric arteries in the New Zealand rabbit. *Journal of Morphological Sciences*. 2015. Vol.32, No 3. P. 143–148. doi: 10.4322/jms.081714

<sup>11</sup> Zweifach B. W. The microcirculation in the intestinal mesentery. *Microvascular Research*. 1973. Vol. 5, No 3. P. 363–367. doi: 10.1016/0026-2862(73)90051-4

Різні види брижових судин характеризуються різною проникністю своєї стінки. Так, дрібні молекули, на зразок водорозчинного барвника флуоресцеїн-натрію (FlNa) (MW 340), проникають з кровоносного русла в периваскулярну тканину з мінімальною затримкою в будь якій ділянці судини. Проходження через судинну стінку великих молекул, на зразок білків сироватки крові (MW > 60 000), відбувається лише в певних ділянках кровоносного русла (місцях виходу) та сильно залежить від діаметру судини<sup>12</sup>

Капілярна сітка брижі представлена петлями різної форми: округлими, овальними, трикутними, багатокутними. У ділянках жирових відкладень капіляри розташовані в 2-3 шари між жировими комірками. При цьому артеріола, що відходить від кишкової артерії може дихотомічно ділитися, або віддавати 10-12 метартеріол, здебільшого від однієї своєї сторони. Кінець цієї артеріоли впадає у венулу, чи ділиться на капіляри. Від метартеріол відходять прекапіляри, початок яких оточений сфінктером і які здебільшого діляться на капіляри. Інколи метартеріоли чи прекапіляри напряму впадають у венозне русло, формуючи артеріолярно-венулярний анастомоз. Капіляри впадають у венули, а ті у вени. Характерною особливістю мікроциркуляторного русла брижі є його загальний вигляд у формі петлі<sup>13</sup>. Уздовж цього мікроциркуляторного русла зміна швидкості мікрокровотоку є невеликою і найбільше проявляється при переході артеріол у капіляри та капілярів у венули<sup>14</sup>. Співвідношення між прекапілярним та посткапілярним опором є ключовим моментом мікроциркуляції, оскільки воно визначає процеси фільтрації та реабсорбції тобто траскапілярний обмін<sup>15</sup>.

---

<sup>12</sup> Gahm T., Reinhardt E. R., Witte S. Analysis of the wall permeability of blood vessels in the rat mesentery. *Research in Experimental Medicine*. 1984. No 184. P. 1–15. doi: 10.1007/BF01852217

<sup>13</sup> Chambers R., Zweifach B. W. Topography and function of the mesenteric capillary circulation. *American Journal of Anatomy*. 1944. Vol. 75, No 2. P. 173–205. doi:10.1002/aja.1000750204

<sup>14</sup> Zweifach B. W., Lipowsky H. H. Quantitative studies of microcirculatory structure and function. III. Microvascular hemodynamics of cat mesentery and rabbit omentum. *Circulation research*. 1977. Vol. 41, No. 3. P. 380–390. doi: 10.1161/01.res.41.3.380

<sup>15</sup> Pradhan R. K., Chakravarthy V. S. Informational dynamics of vasomotion in microvascular networks: a review. *Acta Physiologica*. 2010. No 2. P. 193–218. doi: 10.1111/j.1748-1716.2010.02198.x

Гілки власне брижових артерій направляються до стінок кишкових артерій, лімфатичних вузлів, жирової клітковини, очеревини. Висхідні та нисхідні стовбури власне брижових судин з'єднуються між собою у ланцюги анастомозів. Біля основи брижі окремі судини виходять у клітковину заочеревинного простору. Більш густа сітка власне брижових судин та їх поперечна направленість по відношенню до кишкових судин, спостерігається при більш щільному розміщенні останніх та короткій брижі. І навпаки при довгій брижі та менш щільному розташуванню кишкових судин, власне брижові судини частіше направлені вздовж них. Найбільш густа сітка власне брижових судин міститься біля основи брижі та навколо кишкових артерій. Власне брижові судини мають певні відмінності в різних частинах брижі. Так у брижі тонкої кишки їх сітка є більш густою, вони мають менший калібр і формують більше анастомозів, порівняно з судинами у брижі товстої кишки<sup>16</sup>.

Онтогенетичне формування мікроциркуляторного русла брижі починається в окремих її сегментах. Спочатку з'являються окремі артеріо-венулярні петлі, в середині яких можна побачити капіляри. Згодом формується розгалужена сітка капілярів, кількість артеріол та венул зростає, збільшується також і їх діаметр. Процес формування судин власне брижового русла тісно пов'язаний із віковим зростанням площі їх брижових сегментів<sup>17</sup>. Судинорозширювальні механізми брижових судин формуються раніше їх судинозвужувальних механізмів<sup>18</sup>.

Зміна умов зовнішнього та внутрішнього середовища організму чи їх експериментальне моделювання (гіпоксія<sup>19</sup>, фармакологічна стимуляція<sup>20</sup>), обумовлюють формування морфологічних реакцій з

---

<sup>16</sup> Hagspiel K. D., Norton P. T. Abdominal aorta and mesenteric vessels. *Magnetic Resonance Angiography*. New York, 2012. P. 269–281. doi: 10.1007/978-1-4419-1686-0\_20

<sup>17</sup> Byrnes K. G., McDermott K., Coffey J. C. Development of mesenteric tissues. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2019. Vol. 92. P. 55–62. doi: 10.1016/j.semcdb.2018.10.005

<sup>18</sup> Moonen R. M., Villamor E. Developmental changes in mesenteric artery reactivity in embryonic and newly hatched chicks. *Journal of Comparative Physiology B*. 2011. Vol. 181. P. 1063–1073. doi: 10.1007/s00360-011-0589-8

<sup>19</sup> Gooden B. A. The effect of hypoxia on vasoconstrictor responses of isolated mesenteric arterial vasculature from chicken and duckling. *Comparative Biochemistry and Physiology C*. 1980. Vol. 67. P. 219–222. doi: 10.1016/0306-4492(80)90022-2

<sup>20</sup> Gooden B. A. A comparison in vitro of the vasoconstrictor responses of the mesenteric arterial vasculature from the chicken and the duckling to nervous

боку судин мікроциркуляторного русла брижі, що мають фазовий характер. Фаза адаптації, яка характеризується функціональними реакціями судин змінюється їх компенсаторною перебудовою та формуванням нового структурного рівня мікроциркуляторних показників. Посилення обмінних порушень призводить до порушення морфологічних механізмів та розвитку патологічних змін, характерних для фази декомпенсації. Це проявляється у зниженні діаметру судин, збільшенню відстані між капілярами та зменшенні площі капілярної сітки.

Супутниками судин часто є нервові стовбури, або пучки тонких волокон, які можуть не мати жодного зв'язку з суднами. Проте часто від цих нервових структур відгалужуються гілки і направляються до зовнішньої оболонки судин де утворюють сильно розвинене периваскулярне сплетення<sup>21</sup>. Ступінь розвитку останнього залежить від вираженості м'язової оболонки судин. Від периваскулярного сплетення відходять тонкі пучки чи окремі нервові волокна, що проходять через зовнішню оболонку судини, багаторазово діляться і вливаються у вузькопетлясту нервову сітку, основна маса якої розташована на межі між зовнішньою та м'язовою оболонками. При цьому, вказані скупчення нервових волокон проявляють функціональну єдність та спільно утворюють дифузну сітку, яка тягнеться вздовж судини і постійно галузиться, переходячи в її гілки<sup>22</sup>. У стінці вен нервові волокна розташовані більш рихлою та широкопетлястою сіткою, яка інколи виявляється і під внутрішньою оболонкою судин<sup>23</sup>. Хоча, інші дослідники<sup>24</sup> отримали протилежні результати. Згідно їх даних щільність нервових волокон у венах є

---

stimulation and to noradrenaline. *British Journal of Pharmacology*. 1980. Vol. 68, No 2. P.263–273. doi: 10.1111/j.1476-5381.1980.tb10415.x

<sup>21</sup> Ball R. A., Sautter J. H., Katter M. S. Morphological characteristics of the anterior mesenteric artery of fowl. *The Anatomical Record*. 1963. Vol. 146. P. 251–255. doi: 10.1002/ar.1091460311

<sup>22</sup> Bolton T. B. Electrical properties and constants of longitudinal muscle from the avian anterior mesenteric artery. *Journal of Vascular Research*. 1974. Vol. 11, No 1–2. P. 65–78. doi: 10.1159/000158000

<sup>23</sup> Bobalova J., Ward S. M., Keef K. D., Mutafova-Yambolieva V. N. Cotransmission from sympathetic vasoconstrictor neurons: differences in guinea-pig mesenteric artery and vein. *Autonomic Neuroscience*. 2000. Vol. 86. P. 18–29. doi: 10.1016/S1566-0702(00)00203-4

<sup>24</sup> Birch D. J., Turmaine M., Boulos P. B., Burnstock G. Sympathetic innervation of human mesenteric artery and vein. *Journal of Vascular Research*. 2008. Vol. 45, No 4. P. 323–232. doi: 10.1159/000119095

значно більшою ніж в артеріях (227 проти 41 мм<sup>2</sup>). У венах нервові волокна розподілені по всій товщині м'язової оболонки та щільно прилягають до міоцитів. Відстань між ними становить не більше ніж 50 нм. У артеріях нервові волокна розташовуються на межі між зовнішньою та середньою оболонками судинної стінки та на більшій відстані від міоцитів (2000 нм). Ці відмінності можна пояснити видовими відмінностями.

У брижі голуба серед нервових волокон, які формують адренергічні нервові сплетення навколо судин трапляються як безм'якушеві, так і м'якушеві. По всій довжині адренергічних волокон спостерігалися виражені варикозні розширення з депонованими катехоламінами<sup>25</sup>.

Структура нервових сплетень брижових судин пов'язана з особливостями життя тварин. Так, середня щільність норадренергічної іннервації брижової артерії та її первинних гілок у каченят виявилася відповідно в 1,7 і 2,4 рази більшою, ніж у курчат. Максимальне зниження швидкості кровотоку, спричинене внутрішньо судинним введенням норадреналіну, було значно вищим у каченяти, ніж у курчат. Такі функціональні відмінності пояснюються сильним звуженням судин в брижі каченят, з метою збереження кисню під час пірнання<sup>26</sup>.

Ще одна особливість птахів полягає у тому, що м'язова оболонка їх передньої брижової артерії крім адренергічних волокон містить також і холінергічні. У ссавців в цій же ділянці було виявлено лише адренергічну іннервацію. При цьому, поздовжній шар м'язової оболонки іннервується збуджуючими холінергічними та гальмівними адренергічними нервами. Циркулярний шар іннервується адренергічними судинозвужувальними нервами. Холінергічних нервів у ньому не виявлено. Вказані особливості вказують на більш виражений вплив на судинну стінку зі сторони симпатичного відділу автономної нервової системи<sup>27</sup>.

---

<sup>25</sup> Kuder T. Nowak E., Szczyrkowski A. The Intermesenteric Plexus in the Pigeon (*Columba livia* GM). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 2001. Vol. 30, No 2. P. 85–88. doi: 10.1111/j.1439-0264.2001.00300.x

<sup>26</sup> Gooden B. A. A comparison in vitro of the vasoconstrictor responses of the mesenteric arterial vasculature from the chicken and the duckling to nervous stimulation and to noradrenaline. *British Journal of Pharmacology*. 1980. Vol. 68, No 2. P. 263–273. doi: 10.1111/j.1476-5381.1980.tb10415.x

<sup>27</sup> Bell C. Indirect cholinergic vasomotor control of intestinal blood flow in the domestic chicken. *The Journal of Physiology*. 1969. Vol. 205, No 2. P. 317–327. doi: 10.1113/jphysiol.1969.sp008967

Назагал, підвищення тонусу симпатичних волокон апарату травлення призводить до констрикції артеріальних та венозних судин. Це обумовлює збільшення капілярного гідростатичного тиску та зміщення транскапілярного обміну в сторону фільтрації внутрішньосудинної рідини у екстравазальний простір<sup>28</sup>.

Іннервація різних ділянок однієї судини може суттєво відрізнятись. При цьому, виявляють ділянки підвищеної щільності адренергічних волокон, які відповідають місцям розташування прекапілярних сфінктерів. Нервово-м'язові з'єднання в судинах брижі за структурою подібні до тих що виявляють в скелетних м'язах та мають вигляд варикозних потовщень<sup>29</sup>.

По мірі наближення до кишкової стінки кількість і товщина нервових волокон, що супроводжують окрему артерію суттєво зменшується. Поступове зниження кількості волокон великого калібру пов'язане з біфуркаційним поділом артерій та їх нервових сплетінь, а також з виходом цих волокон за межі сплетінь в тканини брижі і формування ними чутливих закінчень. Даний процес супроводжується зміною співвідношення між кількістю м'якушевих та безм'якушевих волокон в складі периартеріальних нервових сплетень<sup>30</sup>.

Крім нервових волокон у зовнішній оболонці судин, а також самій брижі розташована значна кількість різних видів рецепторів, які задіяні в складних регуляторних механізмах як самої брижі, так і кишечника. Значна частина цих механізмів опосередковується через зміну показників артеріального та венозного кровотоку<sup>31</sup>.

Розвиток нервових елементів брижових артерій характеризується тим, що під час пренатального розвитку вони спочатку мають вигляд

---

<sup>28</sup> Kreulen D. L. Properties of the venous and arterial innervation in the mesentery. *Journal of Smooth Muscle Research*. 2003. Vol. 39, No 6. P. 269–279. doi: 10.1540/jsmr.39.269

<sup>29</sup> Klemm M. F., Van Helden D. F., Luff S. E. Ultrastructural analysis of sympathetic neuromuscular junctions on mesenteric veins of the guinea pig. *Journal of Comparative Neurology*. 1993. No 334(1). P.159–167. doi: 10.1002/cne.903340113

<sup>30</sup> Yokomizo A., Takatori S., Hashikawa-Hobara N., Mitsuhiro G., Kawasaki H. Characterization of perivascular nerve distribution in rat mesenteric small arteries. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*. 2015. Vol. 38, No 11. P. 1757–1764. doi: 10.1248/bpb.b15-00461

<sup>31</sup> Itoh T., Kitamura K., Kuriyama H. Roles of extrajunctional receptors in the response of guinea-pig mesenteric and rat tail arteries to adrenergic nerves. *The Journal of Physiology*. 1983. No 345. P. 409–422. doi: 10.1113/jphysiol.1983.sp014985



тонких стовбурів, які складаються лише з безм'якушевих волокон. Рецепторний апарат у цей період має просту будову і також складається з тонких безм'якушевих волокон, які губляться серед клітин зовнішньої та середньої оболонки стінки артерії, ділячись, при цьому, на кілька коротких терміналей. Далі починаються формуватися рецепторні закінчення (інкапсульовані та не інкапсульовані). У постнатальний період розвитку проходить прогресивне наростання кількості мієлінових волокон у нервових сплетеннях брижових судин<sup>32</sup>.

Під час проведення власних досліджень, вивчено вплив типологічних особливостей автономного тонуусу в організмі курей-несучок кросу "Іза-Браун" на особливості кровопостачання їх тонкої кишки. При цьому, всіх досліджених птахів розділили на дві групи: курей-симпатотоніків – птахи з чітко домінуючим тонуусом симпатичних центрів та курей-симпато-нормотоніків – птахи, симпатичний тонуус яких є незначно домінуючим, зі схильністю до нормотонії.

Шляхом морфометричного дослідження кишкових артерій<sup>33</sup> встановлено, що в курей-симпатотоніків кількість таких судин, які йшли до дванадцятипалої кишки ( $29,5 \pm 0,96$  судин) була на 4,3 артерії ( $P < 0,05$ ) більшою порівняно з птахами, що мали симпато-нормотонічний баланс автономного тонуусу ( $25,2 \pm 0,66$  судин.). Це узгоджувалося з даними інших науковців<sup>34</sup>, які доводили, що при переважанні в організмі автономного контуру управління, тобто парасимпатичних впливів, регуляція регіонального кровотоку більшою мірою проходить на рівні артерій, а при домінуванні центрального контуру, тобто симпатичних центрів, – на рівні судин мікроциркуляторного русла.

При порівнянні показників дванадцятипалої кишки з аналогічними показниками порожньої кишки встановлено, що в

---

<sup>32</sup> Cowen T. Haven A. J., Wen-Qin C., Gallen D. D., Franc F., Burnstock G. Development and ageing of perivascular adrenergic nerves in the rabbit. A quantitative fluorescence histochemical study using image analysis. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 1982. № 5(3). P. 317–336. doi: 10.1016/0165-1838(82)90074-1

<sup>33</sup> Тибінка А. М. Кількісно-морфометрична характеристика артерій тонкої кишки курей, обумовлена типологією автономних впливів. *Вісник державного агрокологічного університету*. Житомир, 2007. № 2(19). С. 172–176.

<sup>34</sup> Hashmi S., Khattab A., Ehrenpreis E. D. Physiology of the Mesenteric Circulation. *The Mesenteric Organ in Health and Disease*. New York, 2021. P. 107–119. doi: 10.1007/978-3-030-71963-0\_13

останній з одного боку спостерігалось суттєво менше число кишкових артерій в обох групах птахів, а з іншого боку, відмічалась протилежна залежність кількості кишкових артерій від тонузу автономних центрів. Відповідно до цього, кури із високим симпатичним тонузом ( $16,5 \pm 0,65$  судин) на 2,7 артерій ( $P < 0,05$ ) поступалися птахам з нормотонічним нахилом автономного балансу ( $19,2 \pm 0,66$  судин). Виявлені особливості зв'язку між кількістю кишкових артерій дванадцятипалої і порожньої кишок та типом автономного тонузу вказували на специфіку регуляції кровопостачання окремих ділянок тонкої кишки, що, очевидно, було необхідним пристосуванням для забезпечення стабільності внутрішнього середовища цього регіону.

Для кращого розуміння суті виявлених відмінностей кровоносного русла досліджуваних кишок, отримані результати порівняли з показниками довжини цих кишок<sup>35</sup>. Встановлено, що більшій довжині дванадцятипалої кишки у курей-симпатотоніків відповідала більша кількість її кишкових артерій. І навпаки менша кількість артеріальних судин порожньої кишки у курей симпатонормотоніків поєднувалася з коротшою довжиною цієї кишки. Тому, вираховане, співвідношення між довжиною дванадцятипалої і порожньої кишок та кількістю їх кишкових артерій, в обох групах птахів відрізнялося значно менше ніж абсолютні величини цих показників. У дванадцятипалої кишки співвідношення між її довжиною та кількістю кишкових артерій у курей-симпатотоніків становило 0,85, що було на 0,08 меншим ніж у симпатонормотоніків (0,93). У порожньої кишки дане співвідношення різко зростало і становило у курей-симпатотоніків – 5,53, а у симпатонормотоніків – 5,13. Різниця між типами також збільшилася до 0,4, але вже на користь курей симпатотонічним типом автономної регуляції. Отже, за даним показником ні один з типів автономної регуляції не мав переваги в обох кишках. Також помітно, що типологічні особливості автономного тонузу проявлялися і у збільшенні вказаного співвідношення при переході від дванадцятипалої до порожньої кишки. Так у курей-СТ дане співвідношення зростало на 4,68, а у СТ-НТ – на 4,20. Тобто у дванадцятипалій кишці на одну кишкову

---

<sup>35</sup> Тибінка А. М. Співвідношення між морфометричними показниками кишечнику курей, обумовлене типологією автономної регуляції функцій. *Наука та практика: інновація* : матеріали Міжнар. наук.-практ. конф., м. Полтава, 4-8 червня 2007 р. Полтава, 2007. С. 104–106.

артерію припадала значно менша ділянка кишкової стінки ніж у порожній кишці. Проте, вказана відмінність могла компенсуватися різним діаметром та довжиною галуження кишкових артерій в різних кишках.

Отже, кожний тип автономної регуляції, підтримуючи, відповідний йому, рівень обмінних процесів в кишці, обумовлює комплексні відмінності у її розмірах та кровопостачанні.

Для аналізу довжини кишкових артерій порожньої кишки, їх згруповано у три групи: артерії початкового, середнього та кінцевого відділів кишки. Поділ на відділи здійснювався шляхом ділення загального числа кишкових артерій на три рівні частини. Статистичне опрацювання результатів проводилося по кожній групі окремо (табл. 1). На їх основі обрахували середню довжину вказаних артерій. Довжина кишкових артерій в усіх трьох відділах курей симпато-нормотоніків виявилася вищою порівняно з курами-симпатотоніками. Проте достовірність різниці між птахами різних груп не була постійною і залежала від ділянки кишки.

Таблиця 1

**Довжина кишкових артерій порожньої кишки курей, мм, (M±m)**

Відділ кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Початковий	19,7±0,57	21,6±0,48*
Середній	28,8±1,14	32,4±0,61*
Кінцевий	22,1±0,68	25,8±0,76**
Середній показник	23,5±1,24	26,6±1,23

Примітка: \* – P<0,05; \*\* – P<0,01.

Отримані дані показали, що при обох типах автономної регуляції, початковий відділ кишки характеризувався найменшою довжиною кишкових артерій. Так, у курей з різко вираженою симпатотонією даний показник був на 1,9 мм (P<0,05) меншим ніж у птахів, тонус автономних центрів яких зміщений в сторону нормотонії. У середньому відділі значення цього показника зростали на 9,1 мм у курей-симпатотоніків та на 10,8 мм у курей-симпато-нормотоніків, досягаючи своїх найбільших величин у порожній кишці. При цьому, різниця між групами птахів зростала до 3,6 мм (P<0,05). У кінцевому відділі довжина кишкових артерій знову зменшувалася в обох групах птахів і набувала середніх значень порівняно з двома попередніми

відділами кишки. У курей-симпатотоніків довжина кишкових артерій зменшувалася на 6,7 мм, а у курей симпато-нормотоніків – на 6,6 мм. Різниця між типами автономної регуляції ще незначно зросла, порівняно з попередньою ділянкою – 3,7 мм ( $P < 0,01$ ). Середні величини довжини кишкових артерій для всієї порожньої кишки були близькими до показників кінцевого відділу і у курей-симпатотоніків залишалися на 3,1 мм меншими порівняно з птахами-симпато-нормотоніками.

Довші кишкові артерії вказували на більші розміри брижі порожньої кишки у курей з нормотонічним нахилом автономного балансу, що, в свою чергу, відповідало більшій довжині самої кишки при даному типі автономної регуляції функцій. Це можна вважати сприятливим фактором для забезпечення кращого перетравлення корму.

Наведені дані дозволили прийти до висновку, що з метою забезпечення оптимального рівня обмінних процесів в кишці, кожний тип автономної регуляції обумовлював розвиток комплексних кількісно-морфометричних відмінностей у її розмірах та кровопостачанні.

Вивчення особливостей галуження та кількісних показників власне брижових артерій порожньої кишки, теж вказало на їх зв'язок з типологією автономного тону<sup>3637</sup>.

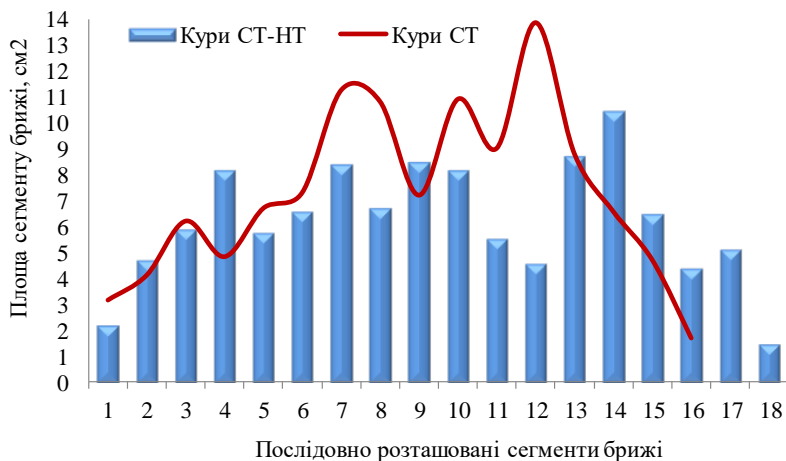
Завдяки, вже, вище згаданому, дихотомічному поділу кишкових артерій порожньої кишки та злиття гілок сусідніх артерій, вздовж брижового краю кишки формувалися замкнені судинні кільця, що обмежували частини кишкової брижі – “брижові сегменти”. Хоча ці ділянки і називаються “безсудинними полями брижі”, проте, вони мали сітку дрібних кровонесних судин, які вважаються власне брижовими. Ці артерії починалися від основного стовбура брижової артерії або від кишкових артерій. Вони могли інтенсивно галузитися до капілярів, або утворювати різні анастомози: артеріо-артеріолярні,

---

<sup>36</sup> Тибінка А. М. Характеристика “власне брижових” судин у курей з різною типологією автономних впливів. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького*. Львів, 2008. № 3(38). Ч. 2. С. 216–220.

<sup>37</sup> Тибінка А. М. Особливості ангіоархітектоніки та морфології гангліїв брижі курей з різним типом автономного балансу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Серія “Ветеринарні науки”, “Сільськогосподарські науки”*. Львів, 2012. № 3(53). Ч. 2. С. 245–251.

артеріоло-артеріолярні, артеріоло-венулярні. Насамперед, слід зазначити, що площа брижових сегментів вздовж порожньої кишки не мала чіткої динаміки (рис. 1).



**Рис. 1. Динаміка середньої площі брижових сегментів вздовж порожньої кишки курей**

Крайні сегменти брижі при обох типах автономних впливів були найменшими. Їх середня площа коливалася на початку кишки в межах 2-3 см<sup>2</sup>, а в кінці кишки 1-2 см<sup>2</sup>. У середній частині кишки площа брижових сегментів, у загальному, зростала, але цей процес проходив дещо хаотично і тому, великі сегменти (до 14 см<sup>2</sup> – у симпатотоніків і до 10,5 см<sup>2</sup> – у симпато-нормотоніків) поєднувалися зі значно меншими (до 7 см<sup>2</sup> – у симпатотоніків і до 4,5 см<sup>2</sup> – у симпато-нормотоніків). Проте, середня площа всіх сегментів брижі виявилася більшою у курей схильних до симпатотонії і становила 7,3±0,27 см<sup>2</sup>. У курей з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів (6,2±0,17 см<sup>2</sup>) вона була на 1,1 см<sup>2</sup> меншою (P<0,001).

Встановлено, що, як при різних типах автономного балансу, так і в межах однієї брижі траплялися ділянки з видимою не озброєним оком та статистично підтвердженою різною кількістю судин і розмірами міжсудинних комірок. Проте, виявлені відмінності не корелювали з площею брижових сегментів та їх чергуванням вздовж порожньої кишки. Тому, зроблено висновок, що черговість

розташування таких ділянок не обумовлена чітко вираженим принципом, а, очевидно, пов'язана з різною функціональною активністю окремих ділянок порожньої кишки.

У показниках самих же брижових сегментів також спостерігалися певні компенсаторні реакції, що відображали їх зв'язок з відповідним типом автономного балансу. Це проявлялося у протилежному зв'язку між кількістю брижових сегментів та їх площею. При цьому, курам-симпатотонікам відповідала менша кількість даних сегментів та більша їх середня площа. Відповідно, в курей симпато-нормотоніків величина цих показників була протилежною. Проте, сумарна площа всіх сегментів порожньої кишки залишалася приблизно однаковою в обох групах птахів. При цьому, у курей зі стабільно високим симпатичним тонусом цей показник становив  $113,2 \text{ см}^2$ , а при підвищенні тонусу парасимпатичних центрів, ця площа зменшувалася до  $112,8 \text{ см}^2$ , тобто лише на  $0,4 \text{ см}^2$ .

Описані закономірності вказували на те, що загальна відносна рівність морфологічних параметрів брижових сегментів у птахів окремих типів автономного тонусу досягалася різними шляхами.

Крім цього, всередині окремо взятого сегменту спостерігалася неоднорідність його кровопостачання, що проявлялося у характерних закономірностях топографії судин мікроциркуляторного русла та міжсудинних комірок. Вказані комірки вздовж кишкової стінки та брижової і кишкових артерій характеризувалися меншими розмірами та більшою кількістю, порівняно з комірками центральної частини сегменту. При цьому, міжсудинні комірки відзначалися багатокутністю та неправильністю своїх форм.

Представлені закономірності характерні для обох груп птахів і, очевидно, представляли загально біологічний процес, на який тип автономного тонусу мав регуляторний вплив. Що до числового вираження представлених фактів, то слід зауважити, що площа міжсудинних комірок у різних ділянках брижі коливалася у дуже широкому діапазоні: від  $0,37 \times 10^4 \text{ мкм}^2$  – у курей-симпатотоніків та  $0,30 \times 10^4 \text{ мкм}^2$  – у курей-симпато-нормотоніків, до  $204,19 \times 10^4 \text{ мкм}^2$  – у курей-симпатотоніків і  $101,88 \times 10^4 \text{ мкм}^2$  – у курей-симпато-нормотоніків. Тому, всі міжсудинні комірки умовно поділили на дві групи: а) малі, площа яких була  $\leq 10,00 \times 10^4 \text{ мкм}^2$ ; б) великі, площа яких була  $> 10,00 \times 10^4 \text{ мкм}^2$ .

Середня площа малих комірок в обох групах птахів не мала достовірних відмінностей і дорівнювала  $4,5 \pm 0,10 \times 10^4 \text{ мкм}^2$  у курей-симпатотоніків та  $4,4 \pm 0,11 \times 10^4 \text{ мкм}^2$  у курей-симпато-

нормотоніків. Тобто різниця між цими групами становила  $0,1 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup>. Проте, у розмірах великих комірок, тип автономної регуляції відобразився більш достовірно і перевага курей із симпатотонічним типом автономної регуляції над птахами з симпато-нормотонічним типом автономного балансу становила  $11,6 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup> ( $P < 0,001$ ), а середні показники по дослідних групах відповідно –  $36,7 \pm 1,43 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup> та  $25,1 \pm 0,99 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup>. Якщо ж не враховувати поділ міжсудинних комірок на великі та малі, а вирахувати середні величини для всього діапазону показників кожної групи птахів, то перевага курей-симпатотоніків ( $19,1 \pm 0,73$  мкм<sup>2</sup>) над симпато-нормотоніками ( $10,8 \pm 0,49$  мкм<sup>2</sup>) дещо знижується, але залишається достовірною –  $8,3 \times 10^4$  мкм<sup>2</sup> ( $P < 0,05$ ).

Також спостерігалось явище більш вираженого зменшення площі та зростання кількості міжсудинних комірок між тими кишковими артеріями, які оточені значною кількістю жирових відкладень. Від таких артерій у брижовий сегмент відходить більше поперечних артерій, кожна з яких починає ділитися на більшу кількість гілок. Це призводить до посилення васкуляризації даної ділянки брижі і супроводжується зростанням брижової площі, зайнятої кровоносними судинами різних груп. При цьому, даний процес проходив інтенсивніше у курей симпато-нормотонічного типу автономного балансу. У їх брижовому сегменті площею  $1 \text{ см}^2$  частка судин становила  $15,1 \pm 0,51\%$ . Це було на  $1,7\%$  більше порівняно із симпатотоніками ( $13,4 \pm 0,33\%$ ,  $P < 0,05$ ).

Представлена інтенсифікація кровопостачання окремих ділянок брижі, формувала початковий етап для подальшого відкладання у ній жиру. Підтвердженням цього було явище формування серед великих міжсудинних комірок “судинних острівців” з 5-10 дрібних комірок, у яких починав накопичуватися жир. У цих ділянках капіляри розташовувалися у кілька шарів. Вказані особливості мікроциркуляторного русла брижі з одного боку спостерігалися в обох дослідних групах курей і, очевидно, представляли морфофункціональну тенденцію, яка пов’язана з регуляторно-трофічними особливостями різних типів автономного тонусу. А з іншого боку, при зміщенні автономного балансу в сторону нормотонії, ці особливості посилювалися, чим вказували на більшу схильність до накопичення брижового жиру курей з вищим тонусом парасимпатичного відділу автономної нервової системи. Якщо врахувати той факт, що жир – це депо поживних речовин, здебільшого надлишкових для організму, то можна вважати, що за

однакової годівлі організм курей симпато-нормотоніків більш раціонально витрачав поживні речовини корму. Поряд з тим, у птахів, в організмі яких спостерігалася стабільно висока симпатотонія, відбувалося підвищене використання енергетичних ресурсів.

Важливість парасимпатичного тону в регуляції брижового кровотоку підтверджується тим, що усунення тонічного впливу парасимпатичних центрів шляхом ваготомії супроводжується сповільненням кровотоку та зниженням об'єму брижового кровоносного русла. При цьому, діаметр артеріол і прекапілярів дещо знижується, а посткапілярів та венул навпаки зростає<sup>38</sup>.

## 2. Кровопостачання кишкової стінки

У нормі кровопостачання стінки тонкої і товстої кишки здійснюється за рахунок прямих артерій (*vasa recta*), які є відгалуженнями кишкових артерій. У kota кількість прямих артерій сягає  $450 \pm 60$ . За довжиною їх розділяють на короткі гілки – *vasa brevia* та довгі гілки – *vasa longa*. Галуження коротких гілок закінчується в мезентеріальній стороні порожньої кишки. Довгі гілки прямують під серозною оболонкою бічних поверхонь порожньої кишки, досягаючи краю протилежного від брижі. Під час всього галуження прямі артерії анастомозують між собою. При цьому, на 2,9 мм довжини порожньої кишки припадає одна пряма артерія<sup>39</sup>.

Якщо ці дрібні артерії, що вступають у кишкову стінку, вважати судинами першого порядку, то вони спочатку проходять під серозною оболонкою, потім проникають через м'язову, віддаючи їм гілки, і, входячи підслизову основу, розгалужуються на дрібніші артерії та формують потужне підслизове сплетення. Від нього відходять гілки в слизову оболонку і так звані зворотні артерії в м'язову та серозну оболонку. Останні разом з прямими артеріями формують судинні сітки цих оболонок<sup>40</sup>.

---

<sup>38</sup> Burns G. P., Tibblin S., Hahnloser P. B., Schenk W. G Jr. The effect of vagotomy on superior mesenteric artery blood-flow. *British Journal of Surgery*. 1969. Vol. 56, No 9. P. 702–710.

<sup>39</sup> Grandis A., Canova M., Tagliavia C., Spiteri J., Fagnoli H., De Silva M., Mazzoni M., Diana A., Bombardi C. The distribution of the jejunal arteries in the cat. *The Anatomical Record (Hoboken)*. 2021. Vol. 304, No 2. P. 372–383. doi: 10.1002/ar.24421

<sup>40</sup> Doran F. S. The intramural blood supply of the upper jejunum in man. *Journal of Anatomy*. 1950. No 84(3). P. 283–286.



Кількість капілярів вздовж ворсинок порожньої кишки лабораторних мишей є відносно однаковою. Незначне збільшення кількості цих судин в апікальній ділянці ворсинок, обумовлене потовщенням цих ділянок<sup>41</sup>. У порожній кишці артеріальні кінці капілярів ворсинок містять приблизно в 12 разів більше фенестр ніж венозні кінці. Приблизно 75% фенестр на венозних кінцях капілярів закриваються діафрагмами. На артеріальних кінцях таких фенестр є в межах 50%. Фенестри, ймовірно, допомагають видаляти з тканини великі молекули, сприяючи потоку рідини в судини. При цьому, блокується дифузія в зворотному напрямку<sup>42</sup>. У м'язовій оболонці кишкової стінки венозні кінці капілярів характеризуються майже в сім разів більшими значеннями гідравлічної провідності порівняно з артеріальними кінцями. Середні значення цього показника є в 1,7 разів більшими ніж в сальникових капілярів та в тричі перевищують капіляри брижі. Аналіз загального транскапілярного тиску м'язової оболонки кишечника доводить, що за нормальних умов капіляри цієї ділянки, здебільшого, є абсорбційною мережею<sup>43</sup>.

У котів, навпаки, більшу кількість фенестр виявлено на венозних кінцях капілярів. Основним місцем локалізації фенестр є верхівки ворсинок та крипти. Вважається, що в процесах ендотеліальної проникності роль фенестр є більшою порівняно з міжклітинними з'єднаннями та капілярними везикулами<sup>44</sup>.

Що до ультратруктури капілярів порожньої кишки, то в клітинах їх ендотелію ~16% об'єму цитоплазми припадає на везикули, з яких ~7,0% – на їх вміст, а ~8,5% – на їх мембрани. На 1 мм<sup>2</sup> розташовано в середньому 10 везикулярних отворів. Середня кількість фенестр на 1 мм<sup>2</sup> стінки епітеліоцитів становить 26 одиниць. Вони займають

---

<sup>41</sup> Abbas B., Hayes T. L., Wilson D. J., Carr K. E. Internal structure of the intestinal villus: morphological and morphometric observations at different levels of the mouse villus. *Journal of Anatomy*. 1989. No 162. P. 263–273.

<sup>42</sup> Casley-Smith J. R. Endothelial fenestrae in intestinal villi: Differences between the arterial and venous ends of the capillaries. *Microvascular Research*. 1971. Vol. 3, No 1. P. 49–68. doi: 10.1016/0026-2862(71)90006-9

<sup>43</sup> Gore R.W. Fluid exchange across single capillaries in rat intestinal muscle. *American Journal of Physiology*. 1982. No 242(2). P. 268–287. doi: 10.1152/ajpheart.1982.242.2.H268

<sup>44</sup> Casley-Smith J. R., O'Donoghue P. J., Crocker K. W. J. The quantitative relationships between fenestrae in jejunal capillaries and connective tissue channels: Proof of "tunnel-capillaries". *Microvascular Research*. 1975. Vol. 9, No 1. P. 78–100. doi: 10.1016/0026-2862(75)90053-9

~9,5% всієї поверхні ендотелію. На міжклітинні простори на внутрішній поверхні ендотелію припадає незначна частка (~0,08-0,2%)<sup>45</sup>.

По всьому об'єму ворсинки капіляри розташовуються нерівномірно. Основна частина капілярної сітки міститься по периферії ворсинки, безпосередньо під базальною мембраною. При цьому, у будь якій частині ворсинки відстань від епітеліальної клітини до кровоносної судини не перевищує 30 мікрометрів. Центральна частина ворсинки є значно біднішою на капіляри. Також мало кровоносних капілярів міститься в лімфоїдних фолікулах власної пластинки, хоча, навколо них формується досить розвинене судинне сплетення. Вся капілярна сітка ворсинки утворюється розгалуженням одної артерії, яка проходить в центрі ворсинки та на шляху до її верхівки майже не змінює свого діаметру. У звужених ділянках ворсинки ця судина стає звивистою. Венозних судин у ворсинці може бути одна, або дві. При другому варіанті дві вени відрізняються розміром та розташовані з протилежних боків поздовжньої осі ворсинки. Їх діаметр зростає в напрямку від верхівки до основи ворсинки. Артеріовенозних анастомозів в середині ворсинок не виявлено.<sup>46</sup>

Мікроциркуляційне русло кишкової стінки перебуває під контролем автономної нервової системи. При цьому, вазоконстрикторні впливи на підслизові артеріоли забезпечуються винятково симпатичними нервами, які вивільняють АТФ на артеріолярні P2п-пуриноцептори. Вазодилататорні впливи на ці ж судини здійснюються двома шляхами, одним з яких є виділення ацетилхоліну та/або нейропептидів із внутрішніх підслизових нейронів. Інший шлях – це виділення із зовнішніх чутливих нервів субстанції Р та пептиду, пов'язаного з геном кальцитоніну. Два останні шляхи локалізовані в ділянці слизової оболонки і підслизового нервового сплетення, мають чутливі та рухові

---

<sup>45</sup> Simionescu M., Simionescu N., Palade G. E. Morphometric data on the endothelium of blood capillaries. *Journal of Cell Biology*. 1974. No 60(1). P. 128–152. doi: 10.1083/jcb.60.1.128

<sup>46</sup> Mohiuddin A. Blood and lymph vessels in the jejunal villi of the white rat. *The Anatomical Record*. 1966. Vol.156, No 1. P. 83–89. <https://doi.org/10.1002/ar.1091560110>

компоненти та можуть активуватися незалежно один від одного в результаті стимуляції слизової оболонки<sup>47</sup>.

Кишковий кровотік підпорядкований складним рефлексам, як регіонального характеру, так і на рівні цілого організму. На показники кровообігу кишечника впливають барорецептори та хеморецептори різних ділянок кровоносного русла, рецептори серцево-легеневої ділянки та скелетних м'язів. Різноманітні стресові ситуації та стани, пов'язані з гіповолемією, обумовлюють артеріолярну та, менш виражену, венулярну вазоконстрикцію в кишковій стінці. Реакція на стрес посилюється одночасним вивільненням гормону аргініну-вазопресину та активацією ренін-ангіотензинової системи, що завершується утворенням ангіотензину II<sup>48</sup>.

Швидкість капілярної фільтрації зростає зі збільшенням венозного тиску, але співвідношення між цими показниками не є пропорційним. У собаки<sup>49</sup> граничною межею цього зростання є тиск 10 міліметрів ртутного стовпа, при якому середній коефіцієнт фільтрації становить 0,37 мл/хв на 100 г. Подальше зростання капілярного тиску обумовлює зниження коефіцієнта фільтрації. Так, при капілярному тиску 20 міліметрів ртутного стовпа коефіцієнт фільтрації знижується до 0,11 мл/хв на 100 г. Причиною цього явища, очевидно, є закриття прекапілярних сфінктерів.

Ембріональний розвиток кровоносного русла слизової оболонки кишечника значною мірою впливає на формування її тривимірної структури. Так, у мишей на 12 і 13 добу вагітності епітелій тонкої кишки представлений у формі трубочок, а мезенхіма містить пухке сплетення великих судин. У середині останнього на 14 день розвивається щільне сплетення дрібніших судин, окремі капіляри якого заходять під епітелій та утворюють петлі. У цих ділянках епітелій вип'ячується, формуючи ворсинку. У місцях відсутності капілярів епітелій навпаки формує заглиблення. По мірі росту ворсинки, капілярна петля розвивається, перетворюючись у

---

<sup>47</sup> Vanner S., Surprenant A. Neural reflexes controlling intestinal microcirculation. *American Journal of Physiology*. 1996. No 271(2 Pt 1). P. 223–230. doi: 10.1152/ajpgi.1996.271.2.G223

<sup>48</sup> Hasibeder W. Gastrointestinal microcirculation: still a mystery? *BJA: British Journal of Anaesthesia*. 2010. Volume 105, No 4. P. 393–396. doi: org/10.1093/bja/aeq236

<sup>49</sup> Johnson P. C., Hanson K. M. Capillary filtration in the small intestine of the dog. *Circulation Research*. 1966. Vol. 19, No 4. P.766–773. doi: 10.1161/01.res.19.4.766

капілярну сітку. При цьому, верхівка капілярної петлі прикріплюється до базальної мембрани епітеліального шару ворсинки<sup>50</sup>.

Виражені зміни мікроциркуляторного русла також спостерігаються і протягом постнатального періоду. У новонароджених щурів судинне сплетення ворсинки порожньої кишки характеризується відносною простотою, капілярне сплетення не виражене. По завершенню молочного вигодовування судинне сплетення ворсинки стає досить щільним та набуває конусоподібної форми. Після досягнення біологічної зрілості вказане сплетення суттєво збільшується в довжину та висоту, а його форма стає язикоподібною. У основі ворсинок відбувається з'єднання їх капілярних сіток. Протягом всього періоду становлення співвідношення між діаметрами артеріоли та венули ворсинки зростає. Старечі зміни проявляються зворотними процесами: об'єм судинного сплетення ворсинки зменшується. Упродовж всього життя тварини відмічають збільшення числа ендотеліальних отворів, товщини базальної мембрани та проникності мікроциркуляторного русла<sup>51</sup>.

Васкуляризація товстої кишки має свої особливості, що, насамперед, проявляються в структурі підслизового шару. Тут перехрещуються артеріальні та венозні судини, які анастомозують між собою, формують судинні сплетення та є продовженням прямих судин кишечника<sup>52</sup>. У широких ділянках товстої кишки собаки підслизове сплетення розділяється на глибоке і поверхнєве. Вони забезпечують дренаж підслизової ділянки, живлять циркулярний шар м'язової оболонки та слизову оболонку. Навколо кишкових залоз вони формують перикрипталну сітку капілярів, яка переходить в сітку субепітеліальних капілярів, розташовану біля отворів крипт. Субепітеліальні капіляри вистелені епітелієм

---

<sup>50</sup> Hashimoto H., Ishikawa H., Kusakabe M. Development of vascular networks during the morphogenesis of intestinal villi in the fetal mouse. *Kaibogaku Zasshi*. 1999. No 74(5). P.567–576.

<sup>51</sup> Chen Y. M., Zhang J. S., Duan X. L. Changes of microvascular architecture, ultrastructure and permeability of rat jejunal villi at different ages. *World Journal of Gastroenterology*. 2003. Vol. 9, No 4. P. 795–799. doi: 10.3748/wjg.v9.i4.795

<sup>52</sup> Wolfram-Gabel R., Maillot C., Koritke J. G. La vascularisation des tuniques sous-muqueuse et muqueuse du côlon chez l'homme [Vascularization of the submucosal and mucosal layers of the colon in man]. *Archives of Anatomy, Histology and Embryology*. 1983. No 66. P. 67–98.

фенестрованого типу, а перикрипталні капіляри – суцільного типу. Це є морфологічним еквівалентом секреторних або резорбційних процесів відповідно. Для епітелію суцільного типу характерною ознакою є наявність множинних везикул, що можуть зливатися в трансцитоплазматичні канали.<sup>53</sup>

За схожою схемою сформоване мікроциркуляторне русло товстої кишки жуйних тварин (велика рогата худоба, вівці, кози)<sup>54</sup> та свиней<sup>55</sup>. Відмінність проявляється у відсутності артеріо-венозних анастомозів та структур, що регулюють гемодинаміку, а саме: сфінктерів або “дросельних вен” в місцях переходу капілярів у венули.

У товстій кишці кровотік значною мірою залежить від загального артеріального кров'яного тиску. Також на кровотік цієї ділянки впливають метаболічні та міогенні фактори. Функціональна вазодилатація виникає в товстій кишці внаслідок надходження в неї у хімусу, особливо збагаченого жирними кислотами. Механічне подразнення слизової оболонки початкової частини товстої кишки викликає помірну гіперемію цієї ділянки. Поряд з тим, гіперемічна реакція на аналогічне подразнення кінцевої частини товстої кишки та прямої кишки є інтенсивнішою<sup>56</sup>.

Власними дослідженнями, проведеними на курях<sup>57</sup>, встановлено, що залежність кількості прямих артерій окремого сегменту порожньої кишки від типу автономної регуляції проявлялася не виразно і відмінності між групами птахів були статистично не достовірними у всіх відділах кишки (табл. 2). У її початковому відділі

---

<sup>53</sup> Zahner M., Wille K. H. Das Blutgefäßsystem des Enddarms vom Hund (*Canis lupus f. familiaris*) [Vascular system in the large intestine of the dog (*Canis lupus f. familiaris*)]. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1996. Vol. 25, No 2. P. 101–108. doi: 10.1111/j.1439-0264.1996.tb00065.x

<sup>54</sup> Wille K. H., Schenk B. Über das intramurale blutgefäßsystem des dickdarms der hauswiederkäuer [Intramural blood vessel system of the large intestine of domestic ruminants]. *Annals of Anatomy*. 1995. No 177(4). P. 323–335.

<sup>55</sup> Zahner M., Wille K. H. Das Blutgefäßsystem des Enddarms vom Schwein (*Sus scrofa f. domestica*) [The blood vessel system of the large intestine of swine (*Sus scrofa f. domestica*)]. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1996. Vol. 25, No 1. P. 55–63. doi: 10.1111/j.1439-0264.1996.tb00060.x

<sup>56</sup> Andersson P.O. Vascular control in the colon and rectum. *Scandinavian Journal of Gastroenterology. Supplement*. 1984. No 93. P. 65–78.

<sup>57</sup> Тибінка А. М. Кількісно-морфометрична характеристика артерій тонкої кишки курей, обумовлена типологією автономних впливів. *Вісник державного агроєкологічного університету*. Житомир, 2007. № 2(19). С. 172–176.

за досліджуваним показником спостерігалася незначна перевага птахів із симпато-нормотонічним типом автономної регуляції, які лише на 0,4 артерії переважали курей з симпатотонічним типом автономного балансу.

Таблиця 2

**Кількість прямих артерій сегменту  
порожньої кишки курей, (M±m)**

Відділ кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Початковий	6,0±0,41	6,4±0,51
Середній	6,5±0,65	7,8±0,37
Кінцевий	7,3±0,48	6,8±0,58
Середній показник	6,6	7,0

При переході у середній відділ, перевага курей-симпато-нормотоніків над симпатотоніками не лише зберігалася, а й зростала до 1,3 артерії. Кінцевий відділ порожньої кишки відрізнявся від двох попередніх тим, що перевага у кількості прямих артерій перейшла до курей симпатотоніків. Кури симпато-нормотоніки поступалися їм на 0,5 артерії. Проте, в середніх показниках кількості прямих артерій окремого сегменту порожньої кишки все ж таки домінували кури-СТ-НТ. Птахи-СТ поступалися їм лише на 0, 4 артерії.

Динаміка кількості прямих артерій вздовж порожньої кишки курей вказує, що у її початковому відділі вказаних артерій було найменше при обох типах автономної регуляції. При переході у середній відділ кількість артерій дещо збільшилася. Причому у курей симпато-нормотоніків цей процес проходив більш інтенсивно – на 1,4 артерії, в той час як у симпатотоніків приріст складав лише 0,5 судини. Проте, перехід до кінцевого відділу характеризувався різнонаправленою реакцією груп птахів. Так, у курей-симпатотоніків продовжувався процес зростання кількості прямих артерій – на 0,8 судини. Поряд з тим, у птахів із симпато-нормотонічним тонусом, навпаки, відмічалось зменшення числа досліджуваних судин на 1,0 артерій.

Також обчислено сумарну кількість прямих артерій, що входять у стінку порожньої кишки. Даний показник у курей зі симпатотонічним типом автономної регуляції (102,3 артерій) виявився суттєво меншим порівняно з птахами симпато-нормотонічного типу (127,4 артерії). Тобто, різниця між групами

становила 25,1 артерій. Це дозволяє припустити, що підвищення тону парасимпатичних центрів сприяє підвищенню васкуляризації стінки порожньої кишки курей. Хоча, для підтвердження цього твердження необхідно провести реологічні дослідження.

Вище представлені результати досліджень довели, що в брижі порожньої кишки досліджуваних груп птахів, спостерігалися достовірно високі відмінності у структурі кровоносного русла. Оскільки ці відмінності вивчалися на основі показників, що характеризувалися різними одиницями вимірювання, тому, з метою їх узагальнення, визначили співвідношення між двома групами курей за окремими показниками (табл. 3). При цьому менші значення по кожному показнику приймалися за одиницю.

Результати розрахунків показали, що, не дивлячись на одиниці вимірювання та абсолютні величини досліджуваних показників, їх залежність від типу автономної регуляції залишалася приблизно на одному рівні і співвідношення між групами птахів зберігалося відносно сталим. Причому, перевага знаходилася на боці курей з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів.

Таблиця 3

**Співвідношення між показниками кровоносного русла брижі та кишкової стінки порожньої кишки**

Показники	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Кількість кишкових артерій	1	1,16
Кількість прямих артерій	1	1,06
Частка сегменту брижі, зайнята судинами	1	1,13

**ВИСНОВКИ**

Артеріальне русло кишечника та його брижі є єдиною судинною мережею, яка, з одного боку, забезпечує трофічні потреби кожної з цих структур, а з іншого боку, об'єднує їх в єдину морфофункціональну цілісність. При цьому, будова кровоносного русла кишково-брижової ділянки ссавців та птахів має як багато спільних ознак, так і характеризується принциповими відмінностями. Порівняння цих двох класів організмів дозволяє краще та повніше охарактеризувати філогенетичні особливості кровообігу апарату травлення.

На основі власних досліджень продемонстровано вплив типологічних особливостей інтегруючого тонузу автономних центрів в організмі курей-несучок кросу “Іза-Браун” на лінійні та кількісні характеристики артеріальних судин дванадцятипалої та порожньої кишок. Охарактеризувавши кишкові та прямі артерії, встановили, що підвищення тонузу парасимпатичних центрів обумовлює вищу насиченість кровоносними судинами брижі та стінки досліджених кишок. Це сприяє максимально ефективному всмоктуванню поживних речовин у цій ділянці.

Дослідження власне брижових судин продемонструвало, що зміщення автономного тонузу в бік нормотонії сприяє накопиченню брижового жиру. Меншою мірою цей ефект спостерігається при стійкому домінуванні тонузу симпатичних центрів. Дана закономірність вказує на раціональніше використання енергетичних ресурсів корму птахами-симпато-нормотоніками. Поряд з тим, у птахів, організм, яких перебуває під постійно високим симпатичним тонузом, спостерігається перевитрачання енергетичних ресурсів.

Наявність достовірного зв'язку між кровоносним руслом досліджених кишок та типом автономного тонузу є необхідною умовою для підтримання оптимальних параметрів метаболічних процесів у тонкій кишці і, як наслідок, стабільної ефективності її функціонування в умовах різних трофічно-регуляторних впливів з боку центрів автономної нервової системи.

## **АНОТАЦІЯ**

Кровоносне русло кишечника формують дві основні функціональні групи судин: 1) власне брижові судини, які забезпечують трофічні потреби брижі; 2) кишкові судини, які живлять кишкову стінку. Вздовж всього свого галуження судини кишечника характеризуються складною іннервацією. Мікроциркуляторне русло кишкової стінки поділяється на кілька шарів і піддається складним регуляторно-рефлекторним впливам.

Під час власних наукових досліджень, показано вплив типологічних особливостей автономного тонузу на особливості кровопостачання тонкої кишки курей-несучок кросу “Іза-Браун”. Морфометричним дослідженням кишкових артерій встановлено, що в курей-симпатотоніків кількість таких судин, які йдуть до порожньої кишки була на 2,7 артерій ( $P < 0,05$ ) меншою порівняно з птахами, що мали симпато-нормотонічний баланс автономного тонузу. Довжина кишкових артерій вздовж всієї порожньої кишки



курей симпато-нормотоніків також виявилася вищою (в середньому на 3,1 мм) порівняно з курами-симпатотоніками, хоча, достовірність різниці між птахами цих груп не була постійною і залежала від ділянки кишки. Кишкові артерії ділять брижу на сегменти, які в курей-симпатотоніків характеризувалися меншою кількістю та більшою середньою площею, а в курей симпато-нормотоніків – протилежною величиною цих показників. Васкуляризація брижі порожньої кишки також була кращою в курей симпато-нормотоніків, у яких на площі 1 см<sup>2</sup> частка судин становила 15,1±0,51%, що на 1,7 % більше порівняно із симпатотоніками (13,4±0,33 %, P<0,05). Кількість прямих артерій порожньої кишки мала не достовірну залежність від типу автономної регуляції і за середніми показниками кури-симпато-нормотоніки переважали курей-симпатотоніків лише на 0,4 артерії.

Результати наших досліджень, у поєднанні з даними наукової літератури, доводять, що підвищення тонузу парасимпатичних центрів обумовлює кращу насиченість кровоносними судинами стінки порожньої кишки курей та її брижі.

### Література

1. Колісник П. Ф. Трофічний комплекс тканин: визначення, будова, функція, патологічні зміни. *Вісник морфології*. 2000. № 1. С. 107–108.
2. Мороз В. М., Колісник П. Ф. Експериментальне дослідження структури та функції трофічного комплексу тканин. *Вісник морфології*. 2002. № 1. С. 1–3.
3. Geboes K., Geboes K. P., Maleux G. Vascular anatomy of the gastrointestinal tract. *Best Practice & Research Clinical Gastroenterology*. 2001. Vol. 15, No 1. P. 1–14. doi: 10.1053/bega.2000.0152
4. Argikar A. A., Argikar U. A. The mesentery: an ADME perspective on a 'new' organ. *Drug Metabolism Reviews*. 2018. No 50(3). P. 398–405. doi: 10.1080/03602532.2018.1484756
5. Coffey J. C., O'Leary D. P. The mesentery: structure, function, and role in disease. *The Lancet Gastroenterology and Hepatology*. 2016. No 1(3). P. 238–247. doi: 10.1016/S2468-1253(16)30026-7
5. Kigata T., Ikegami R., Shibata, H. Macroscopic anatomical study of the distribution of the cranial mesenteric artery to the intestine in the rabbit. *Anatomical Science International*. 2018. No. 93. P. 291–298. doi: 10.1007/s12565-017-0411-0

6. Lima V. M., Souza Rezende A. L., Ferreira J. R., Pereira K. F. Distribution of mesenteric cranial artery in the small intestine of *Procyon cancrivorus* (Cuvier, 1798) (Mammalia, Procyonidae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. 2010. Vol. 32, No. 2. P. 175–179. doi: 10.4025/actascibiolsoci.v32i2.5839
7. Lee R. M. K. W., Garfield R. E., Forrest J. B., Daniel E. E. Morphometric study of structural changes in the mesenteric blood vessels of spontaneously hypertensive rats. *Blood Vessels*. 1983. No 20. P. 57–71. doi: 10.1159/000158460
8. Yamboliev I. A., Ward S. M., Mutafova-Yambolieva, V. N. Canine mesenteric artery and vein convey no difference in the content of major contractile proteins. *BMC Physiology* 2. 2002. No 17. P. 1–10. doi: 10.1186/1472-6793-2-17
9. Estruc T. M.; Nascimento R. M.; Siston N. M.; Mencialha R.; Abidu-Figueiredo M. Origin and main branches of the cranial and caudal mesenteric arteries in the New Zealand rabbit. *Journal of Morphological Sciences*. 2015. Vol. 32, No 3. P. 143–148. doi: 10.4322/jms.081714
10. Zweifach B. W. The microcirculation in the intestinal mesentery. *Microvascular Research*. 1973. Vol. 5, No 3. P. 363–367. doi: 10.1016/0026-2862(73)90051-4
11. Gahm T., Reinhardt E. R., Witte S. Analysis of the wall permeability of blood vessels in the rat mesentery. *Research in Experimental Medicine*. 1984. No 184. P. 1–15. doi: 10.1007/BF01852217
12. Chambers R., Zweifach B. W. Topography and function of the mesenteric capillary circulation. *American Journal of Anatomy*. 1944. Vol. 75, No 2. P. 173–205. doi:10.1002/aja.1000750204
13. Zweifach B. W., Lipowsky H. H. Quantitative studies of microcirculatory structure and function. III. Microvascular hemodynamics of cat mesentery and rabbit omentum. *Circulation research*. 1977. Vol. 41, No. 3. P. 380–390. doi: 10.1161/01.res.41.3.380
14. Pradhan R. K., Chakravarthy V. S. Informational dynamics of vasomotion in microvascular networks: a review. *Acta Physiologica*. 2010. No 2. P. 193–218. doi: 10.1111/j.1748-1716.2010.02198.x
15. Hagspiel K. D., Norton P. T. Abdominal aorta and mesenteric vessels. *Magnetic Resonance Angiography*. New York, 2012. P. 269–281. doi: 10.1007/978-1-4419-1686-0\_20
16. Byrnes K. G., McDermott K., Coffey J. C. Development of mesenteric tissues. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 2019. Vol. 92. P. 55–62. doi: 10.1016/j.semcdb.2018.10.005

17. Moonen R. M., Villamor E. Developmental changes in mesenteric artery reactivity in embryonic and newly hatched chicks. *Journal of Comparative Physiology B*. 2011. Vol. 181. P.1063–1073. doi: 10.1007/s00360-011-0589-8
18. Gooden B. A. The effect of hypoxia on vasoconstrictor responses of isolated mesenteric arterial vasculature from chicken and duckling. *Comparative Biochemistry and Physiology C*. 1980. Vol. 67. P. 219–222. doi: 10.1016/0306-4492(80)90022-2
19. Gooden B. A. A comparison in vitro of the vasoconstrictor responses of the mesenteric arterial vasculature from the chicken and the duckling to nervous stimulation and to noradrenaline. *British Journal of Pharmacology*. 1980. Vol. 68, No 2. P. 263–273. doi: 10.1111/j.1476-5381.1980.tb10415.x
20. Ball R. A., Sautter J. H., Katter M. S. Morphological characteristics of the anterior mesenteric artery of fowl. *The Anatomical Record*. 1963. Vol. 146. P. 251–255. doi: 10.1002/ar.1091460311
21. Bolton T. B. Electrical properties and constants of longitudinal muscle from the avian anterior mesenteric artery. *Journal of Vascular Research*. 1974. Vol. 11, No 1–2. P. 65–78. doi: 10.1159/000158000
22. Bobalova J., Ward S. M., Keef K. D., Mutafova-Yambolieva V. N. Cotransmission from sympathetic vasoconstrictor neurons: differences in guinea-pig mesenteric artery and vein. *Autonomic Neuroscience*. 2000. Vol. 86. P. 18–29. doi: 10.1016/S1566-0702(00)00203-4
23. Birch D. J., Turmaine M., Boulos P. B., Burnstock G. Sympathetic innervation of human mesenteric artery and vein. *Journal of Vascular Research*. 2008. Vol. 45, No 4. P. 323–232. doi: 10.1159/000119095
24. Kuder T. Nowak E., Szczurkowski A. The Intermesenteric Plexus in the Pigeon (*Columba livia* GM). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 2001. Vol. 30, No 2. P. 85–88. doi: 10.1111/j.1439-0264.2001.00300.x
25. Gooden B. A. A comparison in vitro of the vasoconstrictor responses of the mesenteric arterial vasculature from the chicken and the duckling to nervous stimulation and to noradrenaline. *British Journal of Pharmacology*. 1980. Vol. 68, No 2. P. 263–273. doi: 10.1111/j.1476-5381.1980.tb10415.x
26. Bell C. Indirect cholinergic vasomotor control of intestinal blood flow in the domestic chicken. *The Journal of Physiology*. 1969. Vol. 205, No 2. P. 317–327. doi: 10.1113/jphysiol.1969.sp008967
27. Klemm M. F., Van Helden D. F., Luff S. E. Ultrastructural analysis of sympathetic neuromuscular junctions on mesenteric veins of the guinea

fig. *Journal of Comparative Neurology*. 1993. No 334(1). P.159–167. doi: 10.1002/cne.903340113

28. Kreulen D. L. Properties of the venous and arterial innervation in the mesentery. *Journal of Smooth Muscle Research*. 2003. Vol. 39, No 6. P. 269–279. doi: 10.1540/jsmr.39.269

29. Yokomizo A., Takatori S., Hashikawa-Hobara N., Mitsuhiro G., Kawasaki H. Characterization of perivascular nerve distribution in rat mesenteric small arteries. *Biological and Pharmaceutical Bulletin*. 2015. Vol. 38, No 11. P. 1757–1764. doi: 10.1248/bpb.b15-00461

30. Boyer G. O., Scher A. M. Significance of mesenteric arterial receptors in the reflex regulation of systemic blood pressure. *Circulation Research*. 1960. Vol. 8, No 4. P. 845–848. doi: 10.1161/01.RES.8.4.845

31. Itoh T., Kitamura K., Kuriyama H. Roles of extrajunctional receptors in the response of guinea-pig mesenteric and rat tail arteries to adrenergic nerves. *The Journal of Physiology*. 1983. No 345. P. 409–422. doi: 10.1113/jphysiol.1983.sp014985

32. Cowen T. Haven A. J., Wen-Qin C., Gallen D. D., Franc F., Burnstock G. Development and ageing of perivascular adrenergic nerves in the rabbit. A quantitative fluorescence histochemical study using image analysis. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 1982. Vol. 5, No 3. P. 317–336. doi: 10.1016/0165-1838(82)90074-1

33. Тибінка А. М. Кількісно-морфометрична характеристика артерій тонкої кишки курей, обумовлена типологією автономних впливів. *Вісник державного агроекологічного університету*. Житомир, 2007. № 2(19). С. 172–176.

34. Hashmi S., Khattab A., Ehrenpreis E. D. Physiology of the Mesenteric Circulation. *The Mesenteric Organ in Health and Disease*. New York, 2021. P. 107–119. doi: 10.1007/978-3-030-71963-0\_13

35. Тибінка А. М. Співвідношення між морфометричними показниками кишечника курей, обумовлене типологією автономної регуляції функцій. *Наука та практика: інновація* : матеріали Міжнар. наук.-практ. конф., м. Полтава, 4–8 червня 2007 р. Полтава, 2007. С. 104–106.

36. Тибінка А. М. Характеристика “власне брижових” судин у курей з різною типологією автономних впливів. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького*. Львів, 2008. № 3(38). Ч. 2. С. 216–220.

37. Тибінка А. М. Особливості ангіоархітекτονіки та морфології гангліїв брижі курей з різним типом автономного балансу. *Науковий*

вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Ґжицького. Серія “Ветеринарні науки”, “Сільськогосподарські науки”. Львів, 2012. № 3(53). Ч. 2. С. 245–251.

38. Burns G. P., Tibblin S., Hahnloser P. B., Schenk W. G Jr. The effect of vagotomy on superior mesenteric artery blood-flow. *British Journal of Surgery*. 1969. Vol. 56, No 9. P. 702–710.

39. Grandis A., Canova M., Tagliavia C., Spiteri J., Fagnoli H., De Silva M., Mazzoni M., Diana A., Bombardi C. The distribution of the jejunal arteries in the cat. *The Anatomical Record (Hoboken)*. 2021. No 304(2). P. 372–383. doi: 10.1002/ar.24421

40. Doran F. S. The intramural blood supply of the upper jejunum in man. *Journal of Anatomy*. 1950. No 84(3). P. 283–286.

41. Abbas B., Hayes T. L., Wilson D. J., Carr K. E. Internal structure of the intestinal villus: morphological and morphometric observations at different levels of the mouse villus. *Journal of Anatomy*. 1989. No 162. P. 263–273.

42. Casley-Smith J. R. Endothelial fenestrae in intestinal villi: Differences between the arterial and venous ends of the capillaries. *Microvascular Research*. 1971. Vol. 3, No 1. P. 49–68. doi: 10.1016/0026-2862(71)90006-9

43. Gore R.W. Fluid exchange across single capillaries in rat intestinal muscle. *American Journal of Physiology*. 1982. No 242(2). P. 268–287. doi: 10.1152/ajpheart.1982.242.2.H268

44. Casley-Smith J. R., O'Donoghue P. J., Crocker K. W. J. The quantitative relationships between fenestrae in jejunal capillaries and connective tissue channels: Proof of “tunnel-capillaries”. *Microvascular Research*. 1975. Vol. 9, No 1. P. 78–100. doi: 10.1016/0026-2862(75)90053-9

45. Simionescu M., Simionescu N., Palade G. E. Morphometric data on the endothelium of blood capillaries. *Journal of Cell Biology*. 1974. No 60(1). P. 128–152. doi: 10.1083/jcb.60.1.128

46. Mohiuddin A. Blood and lymph vessels in the jejunal villi of the white rat. *The Anatomical Record*. 1966 1966. Vol. 156, No 1. P. 83–89. <https://doi.org/10.1002/ar.1091560110>

47. Vanner S., Surprenant A. Neural reflexes controlling intestinal microcirculation. *American Journal of Physiology*. 1996. No 271(2 Pt 1). P. 223–230. doi: 10.1152/ajpgi.1996.271.2.G223

48. Hasibeder W. Gastrointestinal microcirculation: still a mystery? *BJA: British Journal of Anaesthesia*. 2010. Volume 105, No 4. P. 393–396. doi: [org/10.1093/bja/aeq236](https://doi.org/10.1093/bja/aeq236)
49. Johnson P. C., Hanson K. M. Capillary filtration in the small intestine of the dog. *Circulation Research*. 1966. Vol. 19, No 4. P. 766–773. doi: [10.1161/01.res.19.4.766](https://doi.org/10.1161/01.res.19.4.766)
50. Hashimoto H., Ishikawa H., Kusakabe M. Development of vascular networks during the morphogenesis of intestinal villi in the fetal mouse. *Kaibogaku Zasshi*. 1999. No 74(5). P.567–576.
51. Chen Y. M., Zhang J. S., Duan X. L. Changes of microvascular architecture, ultrastructure and permeability of rat jejunal villi at different ages. *World Journal of Gastroenterology*. 2003. Vol. 9, No 4. P. 795–799. doi: [10.3748/wjg.v9.i4.795](https://doi.org/10.3748/wjg.v9.i4.795)
52. Wolfram-Gabel R., Maillot C., Koritke J. G. La vascularisation des tuniques sous-muqueuse et muqueuse du côlon chez l'homme [Vascularization of the sub-mucosal and mucosal layers of the colon in man]. *Archives of Anatomy, Histology and Embryology*. 1983. No 66. P. 67–98.
53. Zahner M., Wille K. H. Das Blutgefäßsystem des Enddarms vom Hund (*Canis lupus f. familiaris*) [Vascular system in the large intestine of the dog (*Canis lupus f. familiaris*)]. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1996. Vol. 25, No 2. P. 101–108. doi: [10.1111/j.1439-0264.1996.tb00065.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.1996.tb00065.x)
54. Wille K. H, Schenk B. Über das intramurale blutgefäßsystem des dickdarms der hauswiederkäuer [Intramural blood vessel system of the large intestine of domestic ruminants]. *Annals of Anatomy*. 1995. No 177(4). P. 323–335.
55. Zahner M., Wille K. H. Das Blutgefäßsystem des Enddarms vom Schwein (*Sus scrofa f. domestica*) [The blood vessel system of the large intestine of swine (*Sus scrofa f. domestica*)]. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1996. Vol. 25, No 1. P. 55–63. doi: [10.1111/j.1439-0264.1996.tb00060.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.1996.tb00060.x)
56. Andersson P.O. Vascular control in the colon and rectum. *Scandinavian Journal of Gastroenterology. Supplement*. 1984. No 93. P. 65–78.

**Information about the author:**

**Tybinka Andrii Mykhailovych,**

Doctor of Veterinary Sciences,

Professor at the Department of Normal and Pathological Morphology  
and Forensic Veterinary Medicine

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine  
and Biotechnologies Lviv

50, Pekarska str., Lviv, 79010, Ukraine