

МОРФОМЕТРИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ СЛИЗОВОЇ ОБОЛОНКИ КИШЕЧНИКУ КУРЕЙ

Тибінка А. М.

ВСТУП

Шлунково-кишковий тракт птахів на відміну від ссавців характеризується наявністю двох сліпих кишок та клоаки, а також відсутністю (у більшості видів) ободової кишки. Ворсинки розвинені не лише у тонкій кишці (як у ссавців), але і у товстій. У стінці кишки відсутні брунерові залози та наявний дивертикул Меккеля¹.

У курей органи травлення розвиваються з клітин первинної кишки. Протягом останніх днів інкубації² відносна маса кишечника зростає приблизно з 1% на 17 день ембріонального розвитку до 3,5% на момент вилуплення. При цьому, ворсинки перебувають на двох основних стадіях формування, відрізняючись за довжиною та формою. Більші ворсинки часто мають грушоподібну форму, а менші – циліндричну. Починаючи з 19 доби інкубації у ворсинках зростає активність мальтази, амінопептидази, транспортера натрій-глюкози (SGLT)-1 і АТФ-ази. Ще більше ця активність зростає в день вилуплення.

Протягом перших дванадцяти тижнів життя курчат загальна площа слизової оболонки збільшується в 12-13 разів у дванадцятипалій та клубовій кишках та в 20 разів у порожній кишці. Коефіцієнт ампліфікації мікрроворсинок зменшується у всіх трьох кишках протягом першого тижня життя, проте потім зростає у 1,5 рази в дванадцятипалій і порожній кишках та в 1,2 рази у клубовій кишці³.

Невід'ємною частиною онтогенезу стінки кишки є формування її лімфоїдних структур⁴ та м'язової оболонки⁵.

Становлення морфологічної структури кишкової стінки в процесі росту і розвитку курей з одного боку відображає генетичний потенціал апарату травлення, а з іншого – визначає господарсько-корисні

¹ Dibner J. J., Richards J. D. The digestive system: challenges and opportunities. *The Journal of Applied Poultry Research*. 2004. Vol. 13. No 1. P. 86–93. doi: 10.1093/japr/13.1.86

² Uni Z., Tako E., Gal-Garber O., Sklan D. Morphological, molecular, and functional changes in the chicken small intestine of the late-term embryo. *Poultry Science*. 2003. Vol. 82. P. 1747–1754. doi: 10.1093/ps/82.11.1747

³ Mitjans, M., Barniol, G., Ferrer, R. Mucosal surface area in chicken small intestine during development. *Cell and Tissue Research*. 1997. No 290. P. 71–78. doi: 10.1007/s004410050909

⁴ Jeurissen S.H.M., Janse E. M., Koch G., De Boer G. F. Postnatal development of mucosa-associated lymphoid tissues in chickens. *Cell and Tissue Research*. 1989. No. 258(1). P. 119–124. doi: 10.1007/BF00223151

⁵ Gabella G. Structure of the musculature of the chicken small intestine. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1985. No 171. 139–149. doi: 10.1007/BF00341408

характеристики птахів, які ґрунтуються на її здатності перетравлювати та всмоктувати поживні речовини корму. На структурні перетворення в різних кишках значний вплив здійснює і нейрогуморальний статус організму, зокрема формування певного типу автономної регуляції. Під час проведення власних досліджень, охарактеризовано зв'язок між типологічними особливостями автономної регуляції в організмі курей-несучок кросу «Іза-Браун» та морфологією слизової оболонки їх кишечника⁶⁷. За результатами варіаційної пульсометрії⁸ дослідних птахів розділили на дві групи: кури-симпатотоніки – птахи з чітко домінуючим тонусом симпатичних центрів та кури-симпатонормотоніки – птахи, з незначним домінуванням симпатичного тону, зі схильністю до нормотонії.

1. Кількість ворсинок слизової оболонки кишечника

Ворсинки слизової оболонки різних відділів кишечника курей характеризуються певними морфологічними відмінностями. Для дванадцятипалої кишки 22-тижневих білих курей Леггорн характерні переважно плоскі та широкі ворсинки, з невеликою кількістю крипт між ними. Співвідношення ворсинок та крипт складає приблизно 10:1. Порожня кишка містить листоподібні ворсинки, співвідношення яких до крипт є значно меншим – лише 1,5:1. У клубовій кишці ворсинки також мають листоподібну форму, проте, є вужчими. Співвідношення між ними та криптами зростає до 3,5:1⁹.

Особливістю структури відрізняються сліпі кишки птахів^{10,11,12}. У ділянці верхівки і тіла сліпої кишки та в прямій кишці курей слизова оболонка утворює поздовжні складки. А на верхівці сліпої кишки також

⁶ Тибінка А. М. Зв'язок морфологічних особливостей слизової оболонки кишечника з типами автономного тону курей. *Біоресурси і природокоористування*. Київ, 2015. № 3-4. С. 72–75.

⁷ Tybinka A., Blishch H., Shchebentovska O. Influence of the type of autonomic tone on the volume of the mucous membrane of the small intestine of laying hens. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2018. № 9(3). P. 453–459. doi:10.15421/021868

⁸ Тибінка А. М. Показники варіаційної пульсометрії курей різних типів автономного тону. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Біологічні науки»*. Львів, 2012. № 2(52). Ч. 1. С. 337–340.

⁹ Esmail S. H. M. Scanning electron microscopy of intestinal villous structures and their putative relation to digestion and absorption in chickens. *Reproduction Nutrition Development*. 1988. Vol. 28. No 6A. P. 1479–1487. doi: 10.1051/rnd:19880905

¹⁰ Fenna L., Boag D. A. Adaptive significance of the caeca in Japanese quail and spruce grouse (*Galliformes*). *Canadian Journal of Zoology*. 1974. Vol. 52. P. 1577–1584. doi: 10.1139/z74-203

¹¹ Fenna L., Boag D. A. Filling and emptying of the galliform caecum. *Canadian Journal of Zoology*. 1974. Vol. 52. P. 537–540. doi: 10.1139/z74-067

¹² Ferrer R., Planas J. M., Dufort M., Moreto M. Morphological study of the caecal epithelium of the chicken (*Gallus gallus domesticus* L.). *British Poultry Science*. 1991. Vol. 32. P. 679–691. doi: 10.1080/00071669108417394

формуються циркулярні складки. Основа сліпої кишки курей позбавлена складок слизової оболонки. Ворсинки слизової оболонки в ділянці основи сліпої кишки мають листоподібну та язикоподібну форму і є найвищими. У напрямку до верхівки кишки їх висота знижується. Коловий шар м'язової оболонки сліпої кишки за товщиною переважає поздовжній шар у 3,4 рази (на верхівці) та у 1,63 рази (в ділянці тіла), а в прямій кишці – у 2,31 рази. Певною динамікою вздовж сліпих кишок характеризується і структура епітеліального покриву¹³.

Кількість, розміри та структура ворсинок курей значною мірою залежать від типу корму¹⁴. Додавання синбіотика збільшує висоту ворсинок та співвідношення висоти ворсинок/глибини крипт, покращуючи всмоктування поживних речовин¹⁵. Дієтичні добавки прополісу і бджолиного пилку також обумовлюють збільшення висоти і ширини ворсинок дванадцятипалої кишки курчат та поглиблення її крипт. Зростає відношення висоти ворсинок до глибини крипт, а також площа поглинальної поверхні слизової оболонки¹⁶. Достовірний вплив на структуру слизової оболонки має і форма корму, який споживають птахи (пюре, крихти чи пелети)¹⁷.

Значні зміни у структурі кишкової стінки обумовлює дія стресового фактору. Так, гострий тепловий стрес призводить до зменшення проліферації ентероцитів, а також до зменшення глибини крипт, не впливаючи на висоту ворсинок. Поряд з тим, хронічний стрес призводить до зменшення висоти ворсинок та маси тонкої кишки. Така зміна структури погіршує показники травлення та знижує продуктивні якості курей¹⁸.

Становлення морфології слизової оболонки різних відділів кишечнику птахів у процесі онтогенетичного розвитку характеризується

¹³ Takeuchi T., Kitagawa H., Imagawa T., Uehara M. Proliferation and cellular kinetics of villous epithelial cells and M cells in the chicken caecum. *Journal of Anatomy*. 1998. Vol. 193. P. 233–239. doi: 10.1046/j.1469-7580.1998.19320233.x

¹⁴ Yamauchi K. Review on Chicken intestinal villus histological alterations related with intestinal function. *Journal of Poultry Science*. 2002. Vol. 39. No 4. P. 229–242. doi: 10.2141/jpsa.39.229

¹⁵ Awad W, Ghareeb K, Böhm J. Intestinal structure and function of broiler chickens on diets supplemented with a synbiotic containing *Enterococcus faecium* and oligosaccharides. *International Journal of Molecular Sciences*. 2008. No 9(11). P. 2205–2216. doi: 10.3390/ijms9112205

¹⁶ Prakatur I., Miskulin M., Pavic M., Marjanovic K., Blazicevic V., Miskulin I. Domacinovic M. Intestinal morphology in broiler chickens supplemented with propolis and bee pollen. *Animals*. 2019. No 9. P. 1–12. doi: 10.3390/ani9060301

¹⁷ Ariyadi B., Sudaryati S., Harimurti S., Wihandoyo, Sasongko H., Habibi M. F., Rahayu D. Effects of feed form on small intestine histomorphology of broilers. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2019. Vol. 387. P. 1–4. doi 10.1088/1755-1315/387/1/012047

¹⁸ Marchini Cristiane F. P., Cafe Marcos B., Araujo Eugênio G., Nascimento Mara R. B. M. Physiology, cell dynamics of small intestinal mucosa, and performance of broiler chickens under heat stress: a review. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 2016. Vol. 29. No 3. P. 159–168. Doi: 10.17533/udea.rccp.v29n3a01

рядом послідовних стадій Площа поверхні окремих ворсинок постійно збільшується в дванадцятипалій кишці протягом дванадцяти днів після вилуплення. Проте, у порожній та клубовій кишках площа поверхні окремих ворсинок збільшується до четвертого дня. Кількість ворсинок на одиниці площі кишки збільшується в дванадцятипалій та порожній кишці, але не в клубовій кишці. Загальна площа поверхні ворсинок збільшується однаково в усіх кишках протягом трьох днів після вилуплення. Після цього, у порожній кишці даний процес проходить інтенсивніше ніж в дванадцятипалій та клубовій кишках¹⁹.

Результати власних досліджень²⁰ вказують на те, що індивідуально специфічне поєднання тonusу автономних центрів характеризується достовірним впливом на кількісні характеристики ворсинок слизової оболонки як тонкої, так і товстої кишок курей (табл. 1).

Таблиця 1

Кількість ворсинок в окремих кишках курей, штук/см² (M±m)

Назва кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	415,4±3,05	476,9±2,92**
Порожня	641,4±3,23	720,2±3,10***
Клубова	851,8±3,25	920,3±3,04**
Сліпі (середній показник ділянки основи)	381,4±3,17	425,3±3,04*
Пряма	896,8±3,19	834,5±3,29**

Примітка: * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

При цьому, у курей з підвищеним тonusом парасимпатичних центрів порівняно з птахами із чітко вираженою симпатотонією спостерігається більша кількість ворсинок у всіх ділянках тонкої кишки. Так, на площі 1 см² дванадцятипалої кишки кури-СТ поступаються курам-СТ-НТ на 61,5 ворсинок (P<0,01).

Перехід до порожньої кишки характеризується посиленням домінуючого статусу курей-СТ-НТ, перевага яких над птахами-СТ збільшується до 78,8 ворсинок (P<0,001). Проте, у клубовій кишці різниця між типами автономної регуляції дещо знижується і птахи першої групи вже поступаються курам другої групи на 68,5 ворсинок (P<0,01).

¹⁹ Geyra A., Uni Z., Sklan D. Enterocyte dynamics and mucosal development in the posthatch chick. *Poultry Science*. 2001. No 80(6). P. 776–782. doi: 10.1093/ps/80.6.776

²⁰ Тибінка А. М. Сумарна кількість кишкових ворсинок у курей з різним типом автономного тonusу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Біологічні науки»*. Львів, 2011. № 4(50). Ч. 2. С. 230–233.

У товстій кишці залежність кількості ворсинок від типу автономної регуляції не є такою однозначною. У ділянці основи сліпих кишок продовжує спостерігатися більша кількість ворсинок у курей із симпатонормотонічним типом автономної регуляції і їх перевага над курами з симпатотонічним типом автономних впливів становить 43,9 ворсинок ($P < 0,05$). Проте, у прямій кишці виявлено протилежну залежність, за якою кури-СТ вже переважають СТ-НТ на 62,3 ворсинок ($P < 0,01$).

Отже, за даним показником, типологія автономних впливів найбільш виразно проявляється у порожній кишці, а найменше – у сліпих кишках.

Вирахувавши середні значення кількості ворсинок для всієї тонкої кишки, встановили, що різниця між курами-симпатотоніками (636,2±20,91 ворсинок) та симпатонормотоніками (705,8±21,14 ворсинок) становить 69,6 ворсинок ($P < 0,05$) з домінуванням у птахів другої групи.

У середніх значеннях кількості ворсинок товстої кишки перевага належить курам із симпатотонічним типом автономного балансу (639,1±36,88 ворсинок), хоча різниця з птахами, що мають підвищений тонус парасимпатичних центрів (629,9±29,31 ворсинок) є досить незначною – лише 9,2 ворсинок.

Проте, у середніх показниках цілого кишечнику вищі значення досліджуваного показника все ж таки спостерігаються у курей-симпатонормотоніків (667,9±17,52 ворсинок). Кількість їх ворсинок є на 30,2 більшою порівняно з симпатотоніками (637,7±19,27 ворсинок).

Представлені дані дозволяють зрозуміти, що залежність кількісних показників ворсинок від типології автономних впливів є вищою у тих кишках, які характеризуються більшою інтенсивністю процесів травлення. А це вказує на безпосередній зв'язок між регуляторним впливом відповідного типу інтегруючого тону автономних центрів та функціональною активністю кишкової стінки.

Також на увагу заслуговує динаміка кількості ворсинок слизової оболонки в окремих ділянках кишки.

Проведеними розрахунками встановлено, що у тонкій кишці при обох типах автономної регуляції найменша кількість ворсинок відмічається у дванадцятипалій кишці. При переході у порожню кишку, їх кількість суттєво зростає. Причому, кури-симпатонормотоніки (на 243,3 ворсинок) характеризуються більшою вираженістю цього процесу порівняно з птахами симпатотонічного типу автономних впливів (на 226,0 ворсинок).

Наближення до кінця тонкої кишки, тобто у клубову кишку, супроводжується подальшим зростанням кількості ворсинок. Проте інтенсивність цієї динаміки, порівняно з попередньою кишкою, дещо зменшується. Так у курей з різко вираженим симпатичним тонутом

досліджуваний показник зростає на 210,4 ворсинок, а в птахів з підвищеним тонусом блукаючого нерву – на 200,1 ворсинок. Тобто перевага вже знаходиться на боці курей першої групи. Причому, дана кількість ворсинок для птахів другої групи взагалі є найвищим показником, як для тонкої кишки, так і для всього кишечнику.

Зміна тонкої кишки на товсту є переломним етапом для динаміки кількості ворсинок слизової оболонки, оскільки тут – у основі сліпих кишок відмічається стрибкоподібне (більше ніж на половину) зменшення їх кількості. І знову у курей-симпато-нормотоніків (на 495,0 ворсинок) цей процес проходить більш інтенсивно ніж у птахів симпатотонічного типу автономної регуляції (на 470,4 ворсинок). Кількість ворсинок в сліпих кишках при обох типах автономної регуляції є найменшим показником, як для товстої кишки, так і для цілого кишечнику.

Перехід у пряму кишку супроводжується таким же стрибкоподібним (приблизно на половину) зростанням кількості ворсинок слизової оболонки. При цьому, тут також відмічаються і найбільші відмінності між типами автономної регуляції. Так, кількість ворсинок у курей-симпатотоніків збільшується на 515,4 ворсинок, а у симпато-нормотоніків – лише на 409,2 ворсинок, тобто різниця між групами становить 106,2 ворсинок, а перевага знову переходить на бік птахів першої групи, у якої кількість ворсинок у цій кишці є найбільшою не лише у товстій кишці, а й у всьому кишечнику.

Отже, з представлених даних, бачимо, що динаміка досліджуваного показника, у процесі переходу від однієї кишки до іншої, при обох типах автономної регуляції є подібною, проте характеризується різним числовим втіленням та інтенсивністю прояву. Це може вказувати на формування певних особливостей процесу травлення в різних кишках при різному інтегруючому тонусі автономних центрів.

З метою повнішої характеристики всмоктувальної поверхні кишкової стінки, розраховано похідний показник, який відображає загальну кількість ворсинок в окремих кишках, їх відділах та цілому кишечнику (рис. 1).

З представленого графіка видно, що сформований в процесі індивідуального розвитку певний тип інтегруючого тонусу автономних центрів по різному впливає на загальну кількість ворсинок в окремих кишках.

На початку кишкової стінки – у дванадцятипалій кишці перевага за даним показником знаходиться на боці курей з підвищеним тонусом блукаючого нерву (35375,5 ворсинок). На 5051,3 ворсинок виявлено менше у птахів, які перебувають під домінуючим впливом симпатичних центрів (30324,2 ворсинок). У порожній кишці домінування курей-СТ-

НТ не лише зберігається, а й суттєво укріплюється, оскільки різниця між групами птахів різко зростає. Це, на фоні достовірно високих відмінностей за іншими показниками, вказує на особливу чутливість структурних компонентів цієї кишки до типологічних особливостей автономної регуляції функцій. При цьому, у порожній кишці кури-СТ (180166,7 ворсинок) поступаються курам-СТ-НТ (202681,6 ворсинок) на 22514,9 ворсинок. Зазначимо, що це є найбільшою різницею між групами птахів у цілому кишечнику. Клубова кишка, на противагу порожній, характеризується мінімальними відмінностями у кількості ворсинок слизової оболонки. Тут перевага курей з нормотонічним ухилом (46598,5 ворсинок) також зберігається, проте її вираженість, порівняно з птахами симпатотонічного типу (46033,8 ворсинок) є незначною – 564,7 ворсинок.

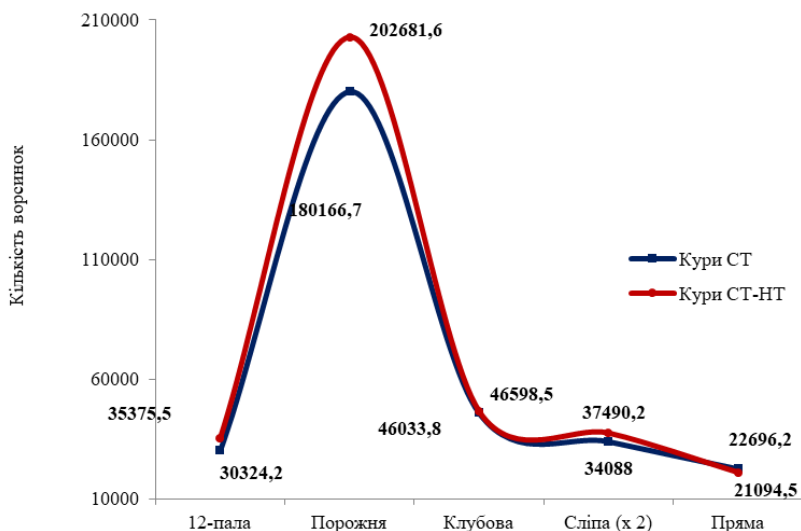


Рис. 1. Сумарна кількість ворсинок слизової оболонки в окремих кишках курей

На початку товстої кишки (у основі сліпих кишок) продовжується домінування курей-симпато-нормотоніків (37490,2 ворсинок) над симпатотоніками (34088,0 ворсинок), причому, різниця між ними за досліджуваним показником знову збільшується до 3402,2 ворсинок. Порівнюючи обидві сліпі кишки з клубовою, варто зазначити, що сумарна довжина перших є в двічі більшою ніж в другій, проте кількість

ворсинок виявилася більшою в клубовій кишці, що вказує на різну направленість травних процесів у цих ділянках. Пряма кишка, як кінцева ділянка кишечника, руйнує, попередньо сформовану закономірність. Тут, хоча відмінності між групами птахів не є надто високими, проте вищі значення кількості ворсинок слизової оболонки вже належать курам із симпатотонічним типом автономного балансу (22696,2 ворсинок). Вони переважають курей з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів (21094,5 ворсинок) на 1601,7 ворсинок.

Проте, якщо узагальнити сумарну кількість ворсинок окремо по кожному відділу кишки та цілому кишечнику, то всюди перевага, все ж таки, буде на боці курей-симпато-нормотоніків. Так, у тонкій кишці (284655,6 ворсинок) перевага даної групи птахів над курми-симпатотоніками (256524,7 ворсинок) є досить вираженою і становить 28130,9 ворсинок. У товстій кишці різниця між групами птахів є невеликою і кури-симпатотоніки (56784,2 ворсинок) поступаються курам-симпато-нормотонікам (58584,7 ворсинок) на 1800,5 ворсинок.

Відповідно, показники цілого кишечника у курей із симпатотонічним типом автономного тону (313308,9 ворсинок) відрізняються від показників у птахів із симпато-нормотонічним типом автономних реакцій (343240,3 ворсинок) на 29931,4 ворсинок.

2. Висота ворсинок слизової оболонки кишечника

Характеризуючи висоту ворсинок на основі результатів власних досліджень (табл. 2), бачимо, що у різних відділах кишкової стінки спостерігається протилежна залежність величини цього показника від типології автономної регуляції і відмінності між групами птахів є статистично достовірними.

Таблиця 2

Висота ворсинок слизової оболонки окремих кишок курей, мкм (M±m)

Назва кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	1266,0±5,24	1424,7±5,81*
Порожня	852,2±6,48	1040,5±5,68*
Клубова	660,3±4,43	796,7±4,62***
Сліпі (середній показник ділянки основи)	630,5±5,76*	488,0±4,91
Пряма	568,9±5,42***	434,5±2,77

Примітка: * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Так, у тонкій кишці перевага знаходиться у курей симпато-нормотонічного типу автономної регуляції, а у товстій кишці вона

переходить до курей симпатотонічного типу автономного тону. При цьому, в дванадцятипалій кишці висота ворсинок у курей-симпатонормотоніків є на 158,7 мкм ($P < 0,05$) більшою ніж у курей-симпатотоніків. У порожній кишці перевага курей схильних до нормотонії над птахами зі стійкою симпатотонією зростає ще більше – до 188,3 мкм ($P < 0,05$). Перехід у клубову кишку з одного боку супроводжується певним зменшенням різниці між курами симпатотонічного та симпато-нормотонічного типів автономної регуляції – до 136,4 мкм, а з іншого боку ця різниця стає максимальною достовірною у тонкій кишці курей ($P < 0,001$).

При зміні тонкої кишки на товсту, більші значення висоти ворсинок вже належать курам зі стабільно високим тонутом симпатичних центрів, які у сліпих кишках переважають курей з підвищеним парасимпатичним тонутом на 142,5 мкм ($P < 0,05$). У прямій кишці різниця між типами автономного балансу дещо зменшується – до 134,4 мкм, проте, як і в кінці тонкої кишки стає найбільш достовірною ($P < 0,001$). При цьому, перевага курей-симпатотоніків над симпато-нормотоніками зберігається.

Якщо ж усереднити висоту ворсинок окремо по кожному відділу кишечника, то виявимо, що найбільші відмінності між дослідними групами птахів спостерігаються у тонкій кишці. Тут кури з вираженою симпатотонією ($926,2 \pm 10,79$ мкм) поступаються птахам, схильним до нормотонії ($1087,3 \pm 11,01$ мкм) на 161,1 мкм ($P < 0,001$).

У товстій кишці навпаки кури із симпатотонічним типом автономного тону (599,7 \pm 4,24 мкм) переважають птахів з симпато-нормотонічним типом (461,2 \pm 3,12 мкм) – на 138,4 мкм ($P < 0,001$). Тому, на рівні всього кишечника у показниках середньої висоти ворсинок проходить компенсація між тонкою кишкою, де переважають кури-СТ-НТ і товстою кишкою, де домінують кури-СТ. На основі цього різниця між групами птахів стає мінімальною – 11,3 мкм, з незначною перевагою курей-СТ-НТ ($774,3 \pm 11,80$ мкм) над СТ ($763,0 \pm 8,39$ мкм)

З представленого матеріалу бачимо, що кожен тип автономної регуляції функцій, формуючи достовірні відмінності висоти ворсинок в окремих кишках, на рівні всього кишечника підтримує приблизно однаковий баланс цього показника. Це вказує на розвиток компенсаторних процесів, що проходять у кишкових ворсинках у відповідь на формування певного інтегруючого тону автономних центрів в організмі птахів. Це знаходить своє відображення у особливостях процесів морфогенезу в окремих кишках та їх відділах, проте на рівні всього кишечника може підтримуватися відносна стабільність показників.

Якщо поєднати показники кількості та висоти ворсинок, то побачимо, що у тонкій кишці курам із симпатотонічним типом автономної регуляції відповідають менші значення обох показників, а курам із симпато-нормотонічним типом автономних впливів – відповідно їх більші величини. На початку товстої кишки (у сліпих кишках) спостерігається формування компенсаторних процесів, коли у курей-СТ менша кількість ворсинок поєднується з більшою їх висотою. Відповідно у курей СТ-НТ вищим значенням першого показника відповідають менші величини другого. І лише в прямій кишці курей зі стійким симпатичним тонусом більша кількість ворсинок поєднується з їх більшою висотою. У курей схильних до нормотонії обидва показники відповідно мають менші величини.

Викладене вище, доводить, що при підвищенні парасимпатичного тонусу відбувається збільшення площі всмоктування у тонкій кишці, що повинно забезпечити їй більш повне перетравлення та всмоктування поживних речовин корму. Стійка симпатотонія незначно компенсує цю закономірність в кінці товстої кишки. Проте, представлені дані дозволяють охарактеризувати лише морфологічну компенсацію. На її функціональному аспекті наголошувати не має змоги через особливості функціонування тонкої та товстої кишків, що потребує подальших досліджень. Відповідно, на рівні цілого кишечника курам з підвищеним парасимпатичним тонусом відповідають вищі величини обох показників.

3. Глибина крипт слизової оболонки кишечника

Цілісність та нормальна функція епітелію тонкої кишки критично залежать від постійного оновлення епітеліальних клітин, яке забезпечується базальними клітинами, розташованими в кишкових криптах²¹.

У криптах дванадцятипалої кишки птахів виділяють три зони розвитку та дозрівання епітеліальних клітин: 1 – основа крипти, яка характеризується частими мітозами та мінімальним розвитком клітин; 2 – середня ділянка крипт, яка характеризується швидким ростом та розвитком клітин; 3 – верхня ділянка крипт або зона диференціації, яка характеризується, остаточним розвитком та функціональним дозріванням клітин²².

На відміну від ссавців, проліферація ентероцитів у курей локалізована не лише в ділянці крипт, а поширюється і на ворсинки. При цьому, в напрямку до верхівки останніх активність проліферації

²¹ Li J., Li J. Jr., Zhang S. Y., Li R. X., Lin X., Mi Y. L., Zhang C. Q. Culture and characterization of chicken small intestinal crypts. *Poultry Science*. 2018. Vol. 97, No 5. P. 1536–1543. doi: 10.3382/ps/pey010

²² Hodges R. D., Michael E. Structure and histochemistry of the normal intestine of the fowl. *Cell and Tissue Research*. 1975. No 160. P. 125–138. doi: org/10.1007/BF00219846

знижується. Активність лужної фосфатази є відносно постійною по всій довжині епітелію ворсинки та знижується в ділянці крипт. Поряд з тим, активність сахарази та мальтази є вищою у верхній половині ворсинки і також знижується в основі ворсинок та криптах^{23,24}.

У епітеліальному шарі основи крипт розташовані високоспеціалізовані клітини Панета, наповнені великою кількістю секреторних гранул, що містять бактерицидні речовини, у тому числі білок лізоцим²⁵.

Результати власних досліджень²⁶, вказують на те, що в глибині крипт, порівняно з висотою ворсинок, спостерігається суттєва відмінність залежності їх показників від типології автономних реакцій (табл. 3).

Таблиця 3

**Глибина крипт слизової оболонки окремих кишок курей,
мкм (M±m).**

Назва кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	298,1±2,84*	264,2±2,61
Порожня	214,9±2,65***	172,5±2,12
Клубова	199,8±2,20***	159,0±1,85
Сліпі (середній показник ділянки основи)	180,3±3,04***	135,5±1,80
Пряма	144,2±1,63	133,2±3,27

Примітка: * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

По всій довжині кишечника більші значення належать курам зі стабільно високим тонусом симпатичного відділу автономної нервової системи, а менші – птахам з підвищеним тонусом парасимпатичного відділу. У окремих ділянках кишки змінюється лише величина різниці між групами птахів. Так, у дванадцятипалій кишці перевага курей-СТ над СТ-НТ становить 33,9 мкм, а її достовірність є мінімальною – P<0,05. Проте, у трьох наступних кишках різниця між типами автономної регуляції за даним показником набуває максимальної достовірності.

²³ Uni Z., Platin R., Sklan D. Cell proliferation in chicken intestinal epithelium occurs both in the crypt and along the villus. *Journal of Comparative Physiology B*. 1998. No 168(4). P. 241–247. doi: 10.1007/s003600050142.

²⁴ Zhang H., Li D., Liu L., Xu L., Zhu M., He X., Liu Y. Cellular composition and differentiation signaling in chicken small intestinal epithelium. *Animals (Basel)*. 2019. No 9(11). P 870. doi: 10.3390/ani9110870

²⁵ Wang L., Li J., Li J. Jr., Li R. X., Lv C. F., Li S., Mi Y. L., Zhang C. Q. Identification of the Paneth cells in chicken small intestine. *Poultry Science*. 2016. Vol. 95. No 7. P. 1631–1635. doi: 10.3382/ps/pew079

²⁶ Тибінка А. М., Кононенко В. С. Залежність відносних показників стінки кишечника курей від автономного профілю їх організму. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.С. Гжицького*. Львів, 2009. № 2(41). Ч. 1. С. 322–325.

У порожній кишці перевага першої групи птахів над другою зростає до 42,4 мкм ($P < 0,001$). Клубова кишка характеризується незначним зниженням переваги курей симпатотонічного типу автономної регуляції над птахами симпато-нормотонічного типу автономних реакцій до 40,8 мкм ($P < 0,001$). Проте на початку товстої кишки (у основі сліпих кишок), кури-СТ знову збільшують своє домінування над СТ-НТ до 44,8 мкм ($P < 0,001$). Найменшою і статистично не достовірною перевага однієї групи птахів над другою є в прямій кишці – 11 мкм.

Узагальнивши середні значення по окремих відділах та цілому кишечнику виявили, що в тонкій кишці кури-СТ мають середню глибину крипт $237,6 \pm 2,31$ мкм. Це є на 39,0 мкм ($P < 0,001$) більше порівняно з курами, у яких тонус автономних центрів зміщується в напрямку нормотонії ($198,5 \pm 2,30$ мкм). У товстій кишці, разом із зменшенням середньої глибини крипт, проходить і пропорційне зниження різниці між дослідними групами. При цьому, кури-СТ ($162,3 \pm 1,95$ мкм) переважають курей-СТ-НТ ($134,3 \pm 1,87$ мкм) на 27,9 мкм ($P < 0,001$). Показники цілого кишечнику, відповідно, займають проміжне місце між значеннями обох його відділів. Симпатотонічний тип автономного тонузу характеризується глибиною крипт в розмірі $200,0 \pm 1,97$ мкм, а симпато-нормотонічному типу відповідає значення – $166,5 \pm 1,86$ мкм. Тобто, різниця між групами птахів становить 33,5 мкм ($P < 0,001$).

Також інформаційним, з погляду розкриття зв'язку між морфологією слизової оболонки кишкової стінки та інтегруючим тонусом автономних центрів, є дослідження динаміки глибини крипт при зміні однієї кишки на іншу. За цією динамікою глибина крипт є схожою з висотою ворсинок. Подібність полягає у тому, що вздовж всього кишечнику проходить лише зменшення величини обох показників.

Як і у висоті ворсинок, найбільш інтенсивно глибина крипт зменшується при переході від дванадцятипалої до порожньої кишки. У курей з нормотонічним нахилом автономного тонузу вказане зменшення становить 91,7 мкм, а в птахів з симпатотонічним характером автономного балансу – 83,2 мкм. У клубовій кишці вкорочення глибини крипт проходить незначно і приблизно однаково в обох групах птахів: 15,1 мкм – у курей-СТ та 13,5 мкм – у курей-СТ-НТ.

Зміна тонкої кишки на товсту, тобто клубової кишки на сліпі відбувається з більш вираженим впливом на глибину крипт слизової оболонки, порівняно з попередньою ділянкою. При цьому, досліджуваний показник в курей з симпато-нормотонічним типом автономної регуляції зменшується на 23,5 мкм, а в курей, які перебувають під впливом симпатотонії – на 19,5 мкм.

Особливий вплив на значення досліджуваного показника має кінцева ділянка товстої кишки, тобто перехід у пряму кишку. Тут, з одного боку

проходить різке зменшення глибини крипт у курей-симпатотоніків (на 36,1 мкм). А з іншого боку у курей-симпато-нормотоніків вказане зменшення є мізерним – лише 2,3 мкм, що є найменшим показником для всіх ділянок кишечника. Представлені дані вказують на те, що в напрямку від дванадцятипалої до прямої кишок глибина крипт зменшується приблизно на половину, а саме: на 153,9 мкм у курей симпатотонічного типу автономної регуляції та на 131,0 мкм у птахів симпато-нормотонічного типу.

Проаналізувавши висоту ворсинок та глибину крипт вздовж кишкової стінки курей, бачимо, що ці показники мають як подібні, так і відмінні риси залежності від типології автономних впливів. Хоча, більші значення цих показників в тонкій кишці належать різним типам автономної регуляції, проте, назагал, вони формують компенсаторно-приспосувальну реакцію, направлену на підтримання морфофункціональної стабільності у кишкової стінці. Підтвердженням цього може служити і наступна похідна величина, яка відображає співвідношення між висотою ворсинок та глибиною крипт слизової оболонки. Даний показник дозволяє більш комплексно охарактеризувати стан слизової оболонки та зміни, які в ній відбуваються²⁷.

На основі проведених розрахунків (рис. 2) встановили, що вказане співвідношення відрізняється, як у окремих ділянках кишкової стінки, так і у різних груп птахів.

У більшій половині кишки досліджуване співвідношення є вищим у курей з нормотонічним нахилом автономної регуляції. Так, у дванадцятипалій кишці ця група птахів (5,39) переважає курей зі стійким тонусом симпатичних центрів (4,25) на 1,14 одиниць. Причому, для курей-СТ це є найвище значення всього кишечника. Птахи симпато-нормотонічного типу досягають максимальних значень у порожній кишці (6,03), в той час, як у іншій групі показник знижується до 3,97, тобто, різниця між групами зростає до 2,06 одиниць. У наступній кишці (клубовій) спостерігається, як зменшення даного відношення в кожній групі птахів – до 5,01 – у курей-СТ-НТ та 3,3 – у курей СТ, так і різниці між ними – до 1,68 одиниць. У сліпих кишках величина досліджуваного співвідношення у курей-СТ зростає до 3,5, а у СТ-НТ знижується до 3,6. Цей процес майже зрівнює показники в обох групах птахів, зменшуючи відмінності між ними до 0,1 одиниць. Пряма кишка, на відміну від решти ділянок, характеризується переходом переваги у значеннях даного

²⁷ Wilson F. D., Cummings T. S., Barbosa T. M., Williams C. J., Gerard P. D., Peebles E. D. Comparison of two methods for determination of intestinal villus to crypt ratios and documentation of early age-associated ratio changes in broiler chickens. *Poultry Science*. 2018. Vol. 97, No 5(1). P. 1757–1761. doi: 10.3382/ps/pex349

показника до курей-СТ (3,95), які перевищують курей СТ-НТ (3,26) на 0,69 одиниць.

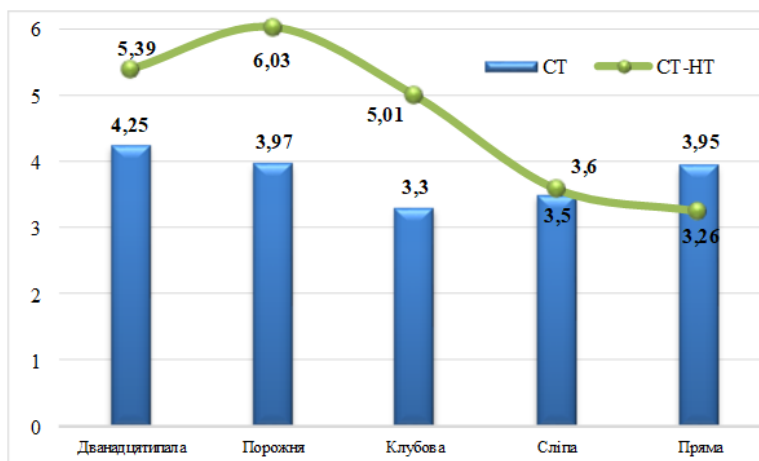


Рис. 2. Відношення висоти ворсинок до глибини крипт в окремих кишках курей

Іншими науковцями²⁸ встановлено, що співвідношення між висотою ворсинок та глибиною крипт у дванадцятипалій кишці курчат-бройлерів віком 28 днів володіє позитивною кореляцією з кількістю молочнокислих бактерій ($P < 0,05$). У порожній кишці спостерігається негативна кореляція з виходом гомілки ($P < 0,05$). Ці дані вказують на можливість використання даного показника для характеристики стану здоров'я кишечника та продуктивних якостей курей.

4. Товщина епітелію слизової оболонки кишечника

Найбільш функціонально активною частиною слизової оболонки кишечника є її епітелій, який захищає внутрішнє середовище організму від зовнішніх впливів²⁹. Надійність цього бар'єру забезпечується щільним з'єднанням між епітеліоцитами, у формуванні якого беруть участь спеціалізовані білкові молекули. Порушення структури останніх

²⁸ Nguyen, D. T. N., Le, N. H., Pham, V. V., Eva, P., Alberto, F., Le, H. T. Relationship between the ratio of villous height: crypt depth and gut bacteria counts as well production parameters in broiler chickens. *The Journal of Agriculture and Development*. 2021. Vol. 20. No 3. P. 1–10.

²⁹ Ganz, T. Epithelia: not just physical barriers. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002. Vol. 99. P. 3357–3358. doi: 10.1073/pnas.072073199

приводить до розвитку хронічних або прогресуючих запальних процесів чи дистрофічних станів³⁰³¹. Поряд з тим, епітеліальний шар забезпечує поглинання поживних речовин і води з просвіту кишки та виділення продуктів обміну, а тому, характеризується вибірковою проникністю. Це надає епітелію важливої ролі у процесі взаємодії між імунною системою слизової оболонки та антигенними чинниками корму³². При цьому, різні імунологічні медіатори, включаючи цитокіни та хемокіни, що виділяються з кишкових епітеліальних клітин, під впливом кишкової мікробіоти, модулюють імунні відповіді господаря, підтримуючи добре збалансований зв'язок між кишковими мікробами та його імунною системою³³.

Верхівка стовпчастих епітеліоцитів кишкової стінки містить щіткову облямівку, яка представлена пальцеподібними виступами – мікрворсинками. Вони значно покращують основну функцію цих клітин – поглинання поживних речовин корму. Кінцеве перетравлення останніх забезпечується завдяки наявності в плазматичній мембрані мікрворсинок численних гідролаз та транспортних молекул. Цитоскелет щіткової облямівки містить численні білки, які, взаємодіючи між собою, адаптують клітину до різних умов травлення³⁴.

Результати власних морфометричних досліджень³⁵ доводять, що, порівняно з показниками кількості і висоти ворсинок та глибиною крипт, вплив інтегруючого тонуусу автономних центрів на товщину епітелію є менш вираженим особливо у тонкій кишці. Тут відмінності між курами з різними типологічними особливостями автономного балансу є мінімальними. Достовірність показників постугово зростає по мірі просування вздовж кишкової стінки, а перевага у всіх кишках знаходиться на боці курей-симпатотоніків (табл. 4).

³⁰ Oshima T., Miwa H. Gastrointestinal mucosal barrier function and diseases. *Journal of Gastroenterology*. 2016. No 51(8). P. 768–778. doi: 10.1007/s00535-016-1207-z

³¹ Suzuki T. Regulation of intestinal epithelial permeability by tight junctions. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2013. No 70(4). P. 631–659. doi: 10.1007/s00018-012-1070-x

³² Turner J. R. Intestinal mucosal barrier function in health and disease. *Nature Reviews Immunology*. 2009. No 9(11). P. 799–809. doi: 10.1038/nri2653

³³ Okumura R., Takeda K. Roles of intestinal epithelial cells in the maintenance of gut homeostasis. *Experimental & Molecular Medicine*. 2017. No 49(5). P. 338. doi: 10.1038/emm.2017.20

³⁴ Mamajiwala S. N., Fath K. R., Burgess D. R. 7 Development of the chicken intestinal epithelium. *Cytoskeleton in Development*. 1992. Vol. 26. P. 123–143. doi: 10.1016/S0070-2153(08)60443-3

³⁵ Тибінка А. М. Вплив різної типології автономного тонуусу на показники слизової оболонки кишечника курей. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Ветеринарні науки»*. Львів, 2015. № 3(63). С. 108–112.

Таблиця 4

**Товщина епітелію слизової оболонки окремих кишок курей,
мкм (M±m)**

Назва кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	33,7±0,30	33,6±0,43
Порожня	33,9±0,33	33,5±0,31
Клубова	36,3±0,29*	33,6±0,34
Сліпі (середній показник ділянки основи)	36,4±0,38**	33,6±0,42
Пряма	39,3±0,47**	36,2±0,40

Примітка: * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Важливо зазначити, що товщину епітелію визначали на рівні середньої ділянки ворсинок.

У дванадцятипалій кишці товщина епітелію курей-СТ лише на 0,1 мкм перевищує показники СТ-НТ. У порожній кишці різниця між групами птахів, хоча і дещо зростає, проте, і надалі залишається незначною – 0,4 мкм. При переході до клубової кишки перевага курей зі стійким тонусом симпатичних центрів над птахами, автономний тонус яких має нормотонічний нахил, стає статистично достовірною і становить 2,7 мкм (P<0,05). Майже такою ж різниця між групами птахів залишається і у сліпих кишках, де кури першої групи переважають курей другої групи на 2,8 мкм (P<0,01). Проте, найбільш вираженими відмінностями між курами двох типів автономного тонусу спостерігаються у прямій кишці. Тут кури-СТ-НТ поступаються курам-СТ на 3,1 мкм (P<0,01).

Коли показники окремих кишок згрупували у відділи, виявили, що у тонкій кишці курей-СТ (34,6±0,21 мкм) товщина епітелію є лише на 1 мкм більшою ніж у курей-СТ-НТ (33,6±0,18 мкм). Проте, у товстій кишці перевага птахів першої групи (37,9±0,31 мкм) над курами другої (34,9±0,30 мкм) збільшується у три рази і становить 3,0 мкм (P<0,01). Відповідно, середня товщина епітеліального шару у цілому кишечнику курей симпатотонічного типу автономної регуляції (36,3±0,18 мкм) є на 2,0 мкм (P<0,05) більшою ніж у птахів симпато-нормотонічного типу (34,3±0,16 мкм).

5. Товщина м'язової пластинки слизової оболонки кишечника

Згідно даних наших досліджень, товщина м'язової пластинки слизової оболонки, порівняно з глибиною крипт та товщиною епітелію, характеризується протилежною залежністю від типології автономної регуляції. Це проявляється в тому, що у всіх кишках курам з вираженою нормотонією відповідають вищі значення цього показника порівняно з птахами із домінуванням симпатичних впливів (табл. 5). Спільною

ознакою з попереднім показником можна вважати те, що на початку тонкої кишки різниця між групами птахів є мінімальною і статистично не достовірною. Проте, вздовж кишкової стінки вона поступово зростає.

Таблиця 5

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки окремих кишок курей, мкм (M±m)

Назва кишки	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	36,8±0,35	37,2±0,45
Порожня	41,0±0,48	43,3±0,59*
Клубова	46,2±0,42	48,1±0,53*
Сліпі (середній показник ділянки основи)	33,3±0,52	39,1±0,41**
Пряма	37,7±0,30	41,4±0,50**

Примітка: * – P<0,05; ** – P<0,01; *** – P<0,001.

Так, у дванадцятипалій кишці курей-СТ м'язова пластинка слизової оболонки є на 0,4 мкм тоншою порівняно з курами-СТ-НТ. У порожній кишці різниця між групами птахів зростає і кури із нормотонічним нахилом автономної регуляції переважають курей із домінуючим симпатичним тонусом на 2,3 мкм (P<0,05). У клубовій кишці різниця між типами автономного балансу дещо знижується. При цьому, кури-СТ за показником товщини м'язової пластинки слизової оболонки поступаються СТ-НТ на 1,9 мкм (P<0,05). У сліпих кишках перевага курей із підвищеним парасимпатичним тонусом над птахами зі стійким симпатичним тонусом зростає до 5,8 мкм (P<0,01). У прямій кишці досліджуваний показник також набуває більших значень у СТ-НТ. Кури-СТ поступаються їм на 3,7 мкм (P<0,01).

Відмінності, виявлені в окремих кишках птахів з різною типологією автономних впливів, проєктуються і на показники окремих відділів та цілого кишечнику курей. У тонкій кишці різниця товщини м'язової пластинки між курами-СТ (41,3±0,29 мкм) та СТ-НТ (42,9±0,35 мкм) становить 1,6 мкм (P<0,05). Це є менше ніж у товстій кишці, де кури зі стійким симпатичним тонусом (35,5±0,32 мкм) поступаються птахам з підвищеним парасимпатичним тонусом (40,3±0,33 мкм) на 4,8 мкм (P<0,001). Середні значення цілого кишечнику фіксують перевагу курей-симпато-нормотоніків (41,6±0,25 мкм) над курами-симпатотоніками (38,4±0,23 мкм) на рівні 3,2 мкм (P<0,01).

6. Кількість келихоподібних клітин слизової оболонки кишечнику

Слизовий шар кишечнику птахів продукується келихоподібними клітинами. Вони швидко розвиваються та дозрівають після вилуплення

у відповідь на зовнішні подразники, включаючи фактори навколишнього середовища, мікробіоту кишечника та особливості корму. Протягом онтогенетичного розвитку келихоподібних клітин змінюється склад муцину, обумовлюючи зміну фізико-хімічних властивостей слизового шару. Завдяки своїм антибактеріальним властивостям (наявність β -дефензину, лізоциму, авідину та IgA) кишковий слиз формує фізичний бар'єр, що захищає епітелій від проникнення патогенів. Слизовий бар'єр є першою лінією вродженого захисту шлунково-кишкового тракту та має вибіркочу проникність, що дозволяє поживним речовинам проходити крізь нього³⁶.

У процесі онтогенезу клітини, що продукують муцин, виявляють в тонкій кишці бройлерів за 3 дні до вилуплення і вони містять лише кислий муцин. Протягом перших семи днів після вилуплення проксимальна, середня та дистальна ділянки тонкої кишки містять однакові пропорції келихоподібних клітин, що виробляють кислий і нейтральний муцини. Також спостерігається збільшення градієнта щільності келихоподібних клітин на ділянці від дванадцятипалої до клубової кишки. При цьому, глікопротеїни муцину відіграють ключову роль у регуляції властивостей епітелію шлунково-кишкового тракту. Обмеження доступу до корму протягом 48 годин після вилуплення призводить до збільшення кількості внутрішньоклітинних муцинів, що може бути наслідком порушення секреції муцину або його посиленого виробництва. Зміна кількості та хімічного складу муцину може впливати на абсорбційну та захисну функції тонкої кишки³⁷.

У порожній та клубовій кишках бройлерів в період від 19 дня ембріогенезу до вилуплення спостерігають збільшення щільності келихоподібних клітин у ворсинках та клітин, що експресують мРНК Muc2 у криптах. Від вилуплення до другого дня життя даний процес зупиняється і знову відновлюється з другого по четвертий дні. У дванадцятипалій кишці в період від 19 дня ембріогенезу по 4 день після вилуплення щільність келихоподібних клітин у ворсинках та клітин, що експресують мРНК Muc2 у криптах залишається постійною. На четвертий день життя клубова кишка порівняно з дванадцятипалою характеризувалася більшою щільністю келихоподібних клітин у ворсинках та клітин, що експресують мРНК Muc2 у криптах. У цей же період більша щільність клітин, що експресують мРНК Muc2 спостерігалася у криптах порожньої кишки порівняно з

³⁶ Duangnumswang Y., Zentek J., Goodarzi Borojeni F. Development and functional properties of intestinal mucus layer in poultry. *Frontiers in Immunology*. 2021. Vol. 12. 745849. doi: 10.3389/fimmu.2021.745849

³⁷ Uni Z., Smirnov A., Sklan D.. Pre- and posthatch development of goblet cells in the broiler small intestine: effect of delayed access to feed. *Poultry Science*. 2003 Vol. 82. No 2. P. 320–327. doi: 10.1093/ps/82.2.320

дванадцятипалою. Представлені дані вказують на те, що популяція келихоподібних клітини дванадцятипалої кишки формується до кінця ембріонального розвитку, а у порожній і клубовій кишках – продовжує формуватися і після вилуплення³⁸.

На основі власних досліджень^{39,40} встановлено достовірно високий зв'язок між кількістю келихоподібних клітин та типом автономної регуляції функцій в організмі курей (табл. 6). Так, у дванадцятипалій кишці курей-СТ кількість келихоподібних клітин на одній ворсинці, є на 11 клітин ($P<0,001$) більшою порівняно з СТ-НТ. Слід зазначити, що це є найбільша різниця цього показника у всьому кишечнику.

Таблиця 6

Кількість келихоподібних клітин на одній ворсинці слизової оболонки кишки курей ($M\pm m$).

Назва кишки	Курей-СТ	Курей-СТ-НТ
Дванадцятипала	94,5±0,72***	83,5±0,66
Порожня	101,5±0,55*	98,3±0,67
Клубова	113,3±0,72	122,2±0,96***
Сліпі (середній показник ділянки основи)	71,6±0,58	81,7±0,76***
Пряма	84,6±0,55	88,2±0,65*

Примітка: * – $P<0,05$; ** – $P<0,01$; *** – $P<0,001$.

У порожній кишці більша кількість келихоподібних клітин на одній ворсинці також спостерігається у курей першої групи. Птахи другої групи поступаються їм на 3,2 клітин ($P<0,05$). Перехід до клубової кишки супроводжується зміщенням переваги у величині даного показника від курей-симпатотоніків до симпато-нормотоніків. При цьому, різниця між ними зростає до 8,9 клітин ($P<0,001$).

У товстій кишці кури з нормотонічним акцентом автономної регуляції за величиною досліджуваного показника також переважають птахів з чітким домінуванням симпатичного тону. У сліпих кишках перевага курей-СТ-НТ над СТ досягає 10,1 клітин ($P<0,001$). Проте, у прямій кишці відмінності між групами птахів суттєво зменшуються – до 3,6 клітин ($P<0,05$).

³⁸ Reynolds K. L., Cloft S. E., Wong E. A. Changes with age in density of goblet cells in the small intestine of broiler chicks. *Poultry Science*. 2020 Vol. 99. No. 5. P. 2342–2348. doi: 10.1016/j.psj.2019.12.052

³⁹ Тибінка А. М. Характеристика келихоподібних клітин слизової оболонки кишечника курей з різною типологією автономної регуляції. *Вісник державного агроєкологічного університету*. Житомир. 2012. № 1(32). Ч. 2. С. 385–389.

⁴⁰ Тибінка А. М. Вплив типологічних особливостей автономного тону на морфометричні показники келихоподібних клітин слизової оболонки кишечника курей. *Біологія тварин*. 2015. № 4. С. 129–135.

Значні відмінності кількості келихоподібних клітин на одній ворсинці, які виявлені в окремих кишках, на рівні відділів та цілого кишечника дещо компенсуються. Так, у тонкій кишці перевага курей симпатотонічного типу автономної регуляції ($103,1 \pm 0,50$ клітин) над птахами симпто-нормотонічного типу автономного балансу ($101,3 \pm 0,79$ клітин) є дуже незначною – 1,8 клітин. У товстій кишці домінуюче положення вже займають кури-СТ-НТ – $84,9 \pm 0,53$ клітин. Їх перевага над курами-СТ ($78,1 \pm 0,52$ клітин) є більш вираженою ніж у попередньому відділі – 6,8 клітин ($P < 0,001$). Оскільки різниця між типами інтегруючого тонузу автономних центрів в різних відділах кишки носить різнонаправлений характер і володіє різною інтенсивністю, то у середніх показниках цілого кишечника більша кількість келихоподібних клітин все ж залишається у курей з підвищеним тонузом парасимпатичних центрів ($93,1 \pm 0,58$ клітин). Кури з акцентованою симпатотонією ($90,6 \pm 0,53$ клітин) поступаються їм на 2,5 клітин ($P < 0,05$).

ВИСНОВКИ

Онтогенетичне становлення слизової оболонки кишечника курей під впливом різних типів автономної регуляції, проявляється морфометричними відмінностями структури, направленими на формування відповідних параметрів травлення.

При цьому, підвищення тонузу парасимпатичних центрів супроводжується збільшенням кількості та висоти ворсинок слизової оболонки, особливо в тонкій кишці. Ця закономірність обумовлює збільшення площі всмоктування цього відділу кишечника, що сприяє кращому засвоєнню поживних речовин корму. Чітко виражена симпатотонія незначно компенсує цю закономірність в кінці товстої кишки.

Поряд з тим, відношення висоти ворсинок до глибини крипт, у поєднанні з їх абсолютними показниками вказує на те, що вздовж кишкової стінки значення першого показника зменшуються інтенсивніше ніж другого. Залежність цього процесу від інтегруючого тонузу автономних центрів сильніше виражена у тонкій кишці і значно слабше – у товстій, що, можливо, пов'язано із поступовим зниженням інтенсивності процесів травлення та асиміляції поживних речовин.

Товщина епітелію, особливо у тонкій кишці, характеризується менш вираженою залежністю від типології автономних впливів, порівняно з попередніми показниками. Уздовж кишки спостерігається поступове зростання товщини епітеліального шару. У курей-СТ цей процес проходить інтенсивніше, порівняно з курами-СТ-НТ.

Товщина м'язової пластинки слизової оболонки, навпаки, має більші значення в курей з симпто-нормотонічним типом автономних впливів.

Це може вказувати на більшу рухову активність цієї оболонки в даній групі птахів і, таким чином, позитивно впливати на процеси травлення.

Кількість келихоподібних клітин однієї ворсинки має хвилеподібний характер вздовж кишкової стінки при обох типах автономної регуляції. Зміна тонкої кишки на товсту обумовлює суттєве зниження величини цього показника на фоні його попереднього зростання. Це характеризує особливості травлення в різних ділянках кишечника.

АНОТАЦІЯ

Структура кишкової стінки формується в процесі онтогенезу під регуляторно-трофічним впливом автономної нервової системи. На основі власних досліджень, показано зв'язок між типологічними особливостями автономної регуляції та морфологією слизової оболонки кишечника курей-несучок кросу «Іза-Браун». За кількістю ворсинок на одному квадратному сантиметрі слизової оболонки цілого кишечника кури-симпатотоніки ($637,7 \pm 19,27$ ворсинок) поступаються симпатонормотоніками ($667,9 \pm 17,52$ ворсинок) на 30,2 ворсинок. За загальною кількістю ворсинок кишечника різниця між курми симпатотонічного типу автономного тонусу (313308,9 ворсинок) та симпатонормотонічного типу (343240,3 ворсинок) становить 29931,4 ворсинок з переважанням птахів другої групи. Середня висота ворсинок слизової оболонки також має незначну перевагу у курей-СТ-НТ ($774,3 \pm 11,80$ мкм). У птахів-СТ ($763,0 \pm 8,39$ мкм) значення даного показника є на 11,3 мкм нижчими. Утримані більші відмінності між дослідними групами птахів формуються у глибині крипт – 33,5 мкм ($P < 0,001$), причому, більші значення вже відповідають симпатотонічному типу автономної регуляції ($200,0 \pm 1,97$ мкм), а менші – симпатонормотонічному типу ($166,5 \pm 1,86$ мкм). Вирахувавши співвідношення між висотою ворсинок та глибиною крипт слизової оболонки, встановили, що в більшій половині кишечника воно є вищим у курей з нахилом до нормотонії. Підвищення тонусу парасимпатичних центрів також обумовлює зростання товщини м'язової пластинки слизової оболонки, яка у курей-симпатонормотоніків ($41,6 \pm 0,25$ мкм) виявилася на 3,2 мкм ($P < 0,01$) товстішою ніж в симпатотоніків ($38,4 \pm 0,23$ мкм). Подібний зв'язок з типами автономної регуляції властивий і для кількості келихоподібних клітин однієї ворсинки, яка у курей з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів ($93,1 \pm 0,58$ клітин) переважала птахів з акцентованою симпатотонією ($90,6 \pm 0,53$ клітин) на 2,5 клітин ($P < 0,05$). Поряд з тим, у товщині епітеліального шару слизової оболонки вже незначну перевагу мають кури симпатотонічного типу автономної регуляції ($36,3 \pm 0,18$ мкм),

а птахи симпато-нормотонічного типу ($34,3 \pm 0,16$ мкм) поступаються їм на $2,0$ мкм ($P < 0,05$).

Література

1. Dibner J. J., Richards J. D. The digestive system: challenges and opportunities. *The Journal of Applied Poultry Research*. 2004. Vol. 13. No 1. P. 86–93. doi: 10.1093/japr/13.1.86
2. Uni Z., Tako E., Gal-Garber O., Sklan D. Morphological, molecular, and functional changes in the chicken small intestine of the late-term embryo. *Poultry Science*. 2003. Vol. 82. P. 1747–1754. doi: 10.1093/ps/82.11.1747
3. Mitjans, M., Barniol, G., Ferrer, R. Mucosal surface area in chicken small intestine during development. *Cell and Tissue Research*. 1997. No 290. P. 71–78. doi: 10.1007/s004410050909
4. Jeurissen S.H.M., Janse E. M., Koch G., De Boer G. F. Postnatal development of mucosa-associated lymphoid tissues in chickens. *Cell and Tissue Research*. 1989. No. 258(1). P. 119–124. doi: 10.1007/BF00223151
5. Gabella G. Structure of the musculature of the chicken small intestine. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1985. No 171. 139–149. Doi :10.1007/BF00341408
6. Тибінка А. М. Зв'язок морфологічних особливостей слизової оболонки кишечника з типами автономного тонуку курей. *Біоресурси і природокористування*. Київ, 2015. № 3-4. С. 72–75.
7. Tybinka A., Blishch H., Shchebentovska O. Influence of the type of autonomic tone on the volume of the mucous membrane of the small intestine of laying hens. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2018. No 9(3). P. 453–459. doi: 10.15421/021868
8. Тибінка А. М. Показники варіаційної пульсометрії курей різних типів автономного тонуку. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Біологічні науки»*. Львів, 2012. № 2(52). Ч. 1. С. 337–340.
9. Esmail S. H. M. Scanning electron microscopy of intestinal villous structures and their putative relation to digestion and absorption in chickens. *Reproduction Nutrition Development*. 1988. Vol. 28. No 6A. P. 1479–1487. doi: 10.1051/rnd:19880905
10. Fenna L., Boag D. A. Adaptive significance of the caeca in Japanese quail and spruce grouse (Galliformes). *Canadian Journal of Zoology*. 1974. No. 52. P. 1577–1584. doi: 10.1139/z74-203
11. Fenna L., Boag D. A. Filling and emptying of the galliform caecum. *Canadian Journal of Zoology*. 1974. Vol. 52. P. 537–540. doi: 10.1139/z74-067
12. Ferrer R., Planas J. M., Dufort M., Moreto M. Morphological study of the caecal epithelium of the chicken (*Gallus gallus domesticus* L.). *British*

Poultry Science. 1991. Vol. 32. P. 679–691. doi: 10.1080/00071669108417394

13. Takeuchi T., Kitagawa H., Imagawa T., Uehara M. Proliferation and cellular kinetics of villous epithelial cells and M cells in the chicken caecum. *Journal of Anatomy*. 1998. Vol. 193. P. 233–239. doi: 10.1046/j.1469-7580.1998.19320233.x

14. Yamauchi K. Review on Chicken intestinal villus histological alterations related with intestinal function. *Journal of Poultry Science*. 2002. Vol. 39. No 4. P. 229–242. doi: 10.2141/jpsa.39.229

15. Awad W, Ghareeb K, Böhm J. Intestinal structure and function of broiler chickens on diets supplemented with a synbiotic containing *Enterococcus faecium* and oligosaccharides. *International Journal of Molecular Sciences*. 2008. No 9(11). P. 2205–2216. doi: 10.3390/ijms9112205.

16. Prakatur I., Miskulin M., Pavic M., Marjanovic K., Blazicevic V., Miskulin I. Domacinovic M. Intestinal morphology in broiler chickens supplemented with propolis and bee pollen. *Animals*. 2019. No 9. P. 1–12. doi: 10.3390/ani9060301

17. Ariyadi B., Sudaryati S., Harimurti S., Wihandoyo, Sasongko H., Habibi M. F., Rahayu D. Effects of feed form on small intestine histomorphology of broilers. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2019. Vol. 387. P. 1–4. doi 10.1088/1755-1315/387/1/012047

18. Marchini Cristiane F. P., Cafe Marcos B., Araujo Eugênio G., Nascimento Mara R. B. M. Physiology, cell dynamics of small intestinal mucosa, and performance of broiler chickens under heat stress: a review. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 2016. Vol. 29. No 3. P. 159–168. Doi: 10.17533/udea.rccp.v29n3a01

19. Geyra A., Uni Z., Sklan D. Enterocyte dynamics and mucosal development in the posthatch chick. *Poultry Science*. 2001. No 80(6). P. 776–782. doi: 10.1093/ps/80.6.776

20. Тибінка А. М. Сумарна кількість кишкових ворсинок у курей з різним типом автономного тонусу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Біологічні науки»*. Львів, 2011. № 4(50). Ч. 2. С. 230–233.

21. Li J., Li J. Jr., Zhang S. Y., Li R. X., Lin X., Mi Y. L., Zhang C. Q. Culture and characterization of chicken small intestinal crypts. *Poultry Science*. 2018. Vol. 97, No 5. P. 1536–1543. doi: 10.3382/ps/pey010

22. Hodges R. D., Michael E. Structure and histochemistry of the normal intestine of the fowl. *Cell and Tissue Research*. 1975. No 160. P. 125–138. doi: org/10.1007/BF00219846

23. Uni Z., Platin R., Sklan D. Cell proliferation in chicken intestinal epithelium occurs both in the crypt and along the villus. *Journal of Comparative Physiology B*. 1998. No 168(4). P. 241–247. doi: 10.1007/s003600050142.

24. Zhang H., Li D., Liu L., Xu L., Zhu M., He X., Liu Y. Cellular composition and gifferentiation signaling in chicken small intestinal epithelium. *Animals (Basel)*. 2019. No 9(11). P 870. doi: 10.3390/ani9110870

25. Wang L., Li J., Li J. Jr., Li R. X., Lv C. F, Li S., Mi Y. L., Zhang C. Q. Identification of the Paneth cells in chicken small intestine. *Poultry Science*. 2016. Vol. 95. No 7. P. 1631–1635. doi: 10.3382/ps/pew079

26. Ти́бка А. М., Кононенко В. С. Залежність відносних показників стінки кишечника курей від автономного профілю їх організму. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького*. Львів, 2009. № 2(41). Ч. 1. С. 322–325.

27. Wilson F. D., Cummings T. S., Barbosa T. M., Williams C. J., Gerard P. D., Peebles E. D. Comparison of two methods for determination of intestinal villus to crypt ratios and documentation of early age-associated ratio changes in broiler chickens. *Poultry Science*. 2018. Vol. 97, No 5(1). P. 1757–1761. doi: 10.3382/ps/pex349

28. Nguyen, D. T. N., Le, N. H., Pham, V. V., Eva, P., Alberto, F., Le, H. T. Relationship between the ratio of villous height: crypt depth and gut bacteria counts as well production parameters in broiler chickens. *The Journal of Agriculture and Development*. 2021. Vol. 20. No 3. P. 1–10.

29. Ganz, T. Epithelia: not just physical barriers. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002. Vol. 99. P. 3357–3358. doi: 10.1073/pnas.072073199

30. Oshima T., Miwa H. Gastrointestinal mucosal barrier function and diseases. *Journal of Gastroenterology*. 2016. No 51(8). P. 768–778. doi: 10.1007/s00535-016-1207-z

31. Turner J. R. Intestinal mucosal barrier function in health and disease. *Nature Reviews Immunology*. 2009. No 9(11). P. 799–809. doi: 10.1038/nri2653

32. Okumura R., Takeda K. Roles of intestinal epithelial cells in the maintenance of gut homeostasis. *Experimental & Molecular Medicine*. 2017. No 49(5). P. 338. doi: 10.1038/emm.2017.20

33. Suzuki T. Regulation of intestinal epithelial permeability by tight junctions. *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2013. No 70(4). P. 631–659. doi: 10.1007/s00018-012-1070-x

34. Mamajiwalla S. N., Fath K. R., Burgess D. R. 7 Development of the chicken intestinal epithelium. *Cytoskeleton in Development*. 1992. Vol. 26. P. 123–143. doi: 10.1016/S0070-2153(08)60443-3

35. Тибінка А. М. Вплив різної типології автономного тонусу на показники слизової оболонки кишечника курей. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Ветеринарні науки»*. Львів, 2015. № 3(63). С. 108–112.

36. Duangnumsaawang Y., Zentek J., Goodarzi Borojoni F. Development and functional properties of intestinal mucus layer in poultry. *Frontiers in Immunology*. 2021. Vol. 12. 745849. doi: 10.3389/fimmu.2021.745849

37. Uni Z., Smirnov A., Sklan D.. Pre- and posthatch development of goblet cells in the broiler small intestine: effect of delayed access to feed. *Poultry Science*. 2003 Vol. 82. No 2. P. 320–327. doi: 10.1093/ps/82.2.320

38. Reynolds K. L., Cloft S. E., Wong E. A. Changes with age in density of goblet cells in the small intestine of broiler chicks. *Poultry Science*. 2020 Vol. 99. No. 5. P. 2342–2348. doi: 10.1016/j.psj.2019.12.052

39. Тибінка А. М. Характеристика келихоподібних клітин слизової оболонки кишечника курей з різною типологією автономної регуляції. *Вісник державного агроекологічного університету*. Житомир. 2012. № 1(32). Ч. 2. С. 385–389.

40. Тибінка А. М. Вплив типологічних особливостей автономного тонусу на морфометричні показники келихоподібних клітин слизової оболонки кишечника курей. *Біологія тварин*. 2015. № 4. С. 129–135.

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