
**ВПЛИВ ТИПОЛОГІЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ АВТОНОМНОГО
ТОНУСУ НА СТРУКТУРУ МІЖМ'ЯЗОВОГО НЕРВОВОГО
СПЛЕТЕННЯ КИШЕЧНИКУ КУРЕЙ**

Тибінка Андрій

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-454-2-11>

ВСТУП

Функціональні властивості тонкої і товстої кишок, перебуваючи під контролем автономної нервової системи, значною мірою обумовлюються особливостями структури нервового апарату кишкової стінки. Інтрамуральна нервова система кишечника представлена трьома нервовими сплетеннями: підсерозним, між'язовим та підслизовим, які характеризуються функціональною єдністю та взаємодоповнюваністю^{1, 2}.

Міжм'язове (ауербахівське) нерве сплетення у кишці є найбільш вираженим і розвиненим. Воно являє собою безперервну густу сітку нервових структур, яка розташована між поздовжнім та циркулярним шарами м'язової оболонки по всій її довжині. Дане сплетення сформоване короткими нервовими тяжами. У місцях їх перехрещування розташовані нервові вузли, основну функціональну частину яких складають нервові клітини^{3, 4}.

Об'єднуючись, нервові вузли і тяжі утворюють нервові петлі, що надають сплетенню характерного вигляду. Вказані структури, поряд з приналежністю до парасимпатичного та симпатичного відділів автономної нервової системи, основною масою формують її метасимпатичний відділ. При цьому, загальний вигляд міжм'язового

¹ Gershon M. D. The enteric nervous system. *Annual Review of Neuroscience*. 1981. No 4. P. 227–272. doi: 10.1146/annurev.ne.04.030181.001303

² Sharkey K. A., Mawe G. M. The enteric nervous system. *Physiological Reviews*. 2023. No 103(2). P. 1487–1564. doi: 10.1152/physrev.00018.2022

³ Тибінка А. М., Кононенко В. С. Особливості міжм'язового нервового сплетіння кишечника. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Львів, 2009. № 3(42). С. 175–181.

⁴ Kuder T., Nowak E., Szczerkowski A., Kuchinka J. The comparative analysis of the myenteric plexus in pigeon and hen. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 2003. No 32(1). P. 1–5. doi: 10.1046/j.1439-0264.2003.00380.x

нервового сплетення у різних відділах кишечника та окремих кишках характеризується значними варіаціями як за формою, так і за кількісними показниками його структурних частин. Значний вплив на нього мають особливості життя організму, а саме: умови годівлі, хірургічні втручання, патологічні стани та зовнішні впливи^{5, 6}.

Онтогенетичне становлення тонусу в центрах автономної нервової системи обумовлює формування певного типу регуляторних впливів на органи та тканини. У курей цей тип можна виявити шляхом проведення електрокардіографічного та варіаційно-пульсометричного досліджень⁷, які дозволяють розділити птахів на дві групи: 1) кури-симпатотоніки (СТ) – характеризуються вираженим домінуванням симпатичного тонусу над парасимпатичним; 2) кури-симпато-нормотоніки (СТ-НТ) – домінування симпатичного тонусу над парасимпатичним є незначним. Вказані типи автономної регуляції знаходять своє відображення в морфофункціональних характеристиках між'язового нервового сплетення кишечника, для фарбування якого використовують розчин метиленового синього за методом Догеля⁸.

1. Кількість та розміри вузлів між'язового нервового сплетення

Протягом життя тварин спостерігаються значні регіональні та вікові відмінності в кількості клітин нервових вузлів. У ранній постнатальний період (протягом перших чотирьох тижнів) ця кількість різко зростає. У подальшому вона стабілізується в більшості частин кишечника, за винятком дистального відділу товстої кишки, де кількість нейронів продовжує збільшуватися. У подальші вікові періоди щільність гангліїв і щільність гангліозних клітин постійно знижується. Розмір клітин збільшується з віком, в основному внаслідок збільшення цитоплазми⁹.

У дорослих тварин між'язове сплетення містить менше нейронів на одиницю площі порівняно з підслизовим сплетенням. Середнє співвідношення між ними становить 1:3 у порожній кишці та 1:1,9 у клубовій кишці. У молодих особин співвідношення становить

⁵ Furness J. B., Costa M. Types of nerves in the enteric nervous system. *Neuroscience*. 1980. No 5(1). P. 1–20. doi: 10.1016/0306-4522(80)90067-6

⁶ Wood J. D. Application of classification schemes to the enteric nervous system. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 1994. No 48(1). P. 17–29. doi: 10.1016/0165-1838(94)90156-2

⁷ Baevsky R. M., Chernikova A. G. Heart rate variability analysis: physiological foundations and main methods. *Cardiometry*. 2017. No 10. P. 66–76. doi: 10.12710/cardiometry.2017.10.6676

⁸ Mulisch, M., Welsch, U. Romeis – Microscopic Technique. Berlin : Springer Spektrum. (in German). 2015. doi: 10.1007/978-3-642-55190-1

⁹ Paran T. S., Rolle U., Puri P. Age-related changes in the myenteric plexus of the porcine bowel. *Journal of Pediatric Surgery*. 2009. No 44(9). P. 1771–1777. doi: 10.1016/j.jpedsurg.2008.12.018

відповідно 1:1,8 та 1:1,5, у плода – 1:2,5 та 1:1,3. Довжина нейронів змінюється краніо-каудальному напрямку в діапазоні від 10 до понад 100 мікрометрів, а їх кількість на одному зрізі коливається однієї до 42 клітин¹⁰.

У курей формування вузлів між'язового нервового сплетення кишкового тракту відбувається як в пренатальний, так і постнатальний періоди онтогенезу, що вказує на поступове становлення функції шлунково-кишкового тракту. Даний процес не має істотних відмінностей в різних ділянках кишкової стінки¹¹.

У шлунку курчат азербайджанське сплетення розташовується безпосередньо під серозною оболонкою та вкриває 55% поверхні органу. Воно містить великі ганглії з короткими широкими сполучними нитками та значною кількістю нейронів дископодібної форми. Діаметр останніх становить до 25 мікрон – у курчат та до 50 мікрон у дорослих особин¹².

Нейрони азербайджанського сплетення як тварин, так і людини зазвичай поділяють лише на дві морфологічні групи: нейрони Догеля другого типу – мають кілька довгих відростків; нейрони Догеля першого типу – мають кілька коротких відростки. Проте, за хімічними та функціональними особливостями кишкової нейрони поділяються на більшу кількість груп¹³.

Нашими дослідженнями, проведеними на курях кросу «Іза-Браун»^{14, 15}, встановлено, що кількість вузлів між'язового нервового сплетення, розташованих на площі 1см² кишкової стінки вздовж всього кишечника набуває більших величин у курей з підвищеним тонутом парасимпатичних центрів (табл. 1).

¹⁰ Doxey D. L., Pearson G. T., Milne E. M., Gilmour J. S., Chisholm H. K. The equine enteric nervous system – Neuron characterization and distribution in adults and juveniles. *Veterinary Research Communications*. 1995. No 19. P. 433–449. doi: 10.1007/BF01839331

¹¹ Yang P., Gandahi J. A., Zhang Q., Zhang L. L., Bian X. G., Wu L., Liu Y., Chen Q. S. Quantitative changes of nitergic neurons during postnatal development of chicken myenteric plexus. *Journal of Zhejiang University-SCIENCE B*. 2013. No 14(10). P. 886–895. doi: 10.1631/jzus.B1300005

¹² Gabella G., Halasy K. On the nerve plexus of the chicken gizzard. *Anatomy and Embryology*. 1987. No 177(2). P. 97–103. doi: 10.1007/BF00572533

¹³ Brehmer A. Classification of human enteric neurons. *Histochemistry and Cell Biology*. 2021. No 156(2). P. 95–108. doi: 10.1007/s00418-021-02002-y

¹⁴ Тибінка А. М. Зв'язок типу автономної регуляції функцій в організмі курей з морфометричними показниками між'язового нервового сплетіння їх кишечника. *Ветеринарна біотехнологія*. 2008. № 12. С. 264–268.

¹⁵ Тибінка А. М. Характеристика між'язового нервового сплетіння кишечника у курей із різною типологією автономних впливів. *Вісник державного вищого навчального закладу “Державний агроєкологічний університет”*. Житомир, 2008. № 1(21). С. 151–154.

Таблиця 1

Кількість вузлів міжм'язового нервового сплетення на площі 1 см²

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	29,7±0,59	37,5±0,61***
Порожня	50,8±0,62	62,4±0,70***
Клубова	59,6±0,91	72,7±0,94***
Сліпі (середній показник ділянки основи)	55,3±0,72	60,4±0,71*
Пряма	68,4±0,71	82,2±0,71***

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

Початок тонкої кишки (дванадцятипала кишка) характеризується тим, що у птиці, автономний тонус якої схильний до нормотонії, кількість нервових вузлів є на 7,8 вузлів (P<0,001) більшою, порівняно з курами-симпатотоніками. При переході до порожньої кишки домінує становище курей-СТ-НТ по відношенню до курей-СТ не лише зберігається, а й посилюється, що призводить до зростання різниці між групами до 11,6 вузлів (P<0,001). У клубовій кишці встановлена закономірність зберігається. Птиця першої групи за кількістю вузлів міжм'язового нервового сплетення ще більше поступається курам другої групи – на 13,1 вузлів (P<0,001).

У сліпих кишках сформована динаміка порушується. Перевага курей-СТ-НТ над курами-СТ знижується більше ніж на половину і становить 5,1 вузлів (P<0,05). Проте, пряма кишка характеризується формуванням найбільшої різниці між групами птиці. При цьому, кури з чітко вираженим симпатичним тонусом поступаються птиці, автономний баланс яких схиляється до нормотонії, на 13,8 вузлів (P<0,001).

Вирахувавши середні значення по окремих відділах кишки з'ясували, що в кожному з них різниця між групами птиці є приблизно однаковою. Так у тонкій кишці перевага курей-симпато-нормотоніків (57,5±1,09 вузлів) над курами-симпатотоніками (46,7±0,94 вузлів) становить 10,8 вузлів (P<0,001). У товстій кишці птиця з акцентованою симпатотонією (61,9±0,73 вузлів) поступається курам з симпато-нормотонічним типом автономних реакцій (71,3±1,04 вузлів) на 9,4 вузлів (P<0,001). У цілому кишечнику різниця між курами-симпатотоніками (54,3±0,75 вузлів) та курами-симпато-нормотоніками (64,4±0,85 вузлів) становить 10,1 вузлів (P<0,01).

Нервові вузли міжм'язового сплетення кишкової стінки курей характеризуються різною кількістю нервових тяжів, які від них відходять і надають вузлам різної форми та розмірів. Кількість тяжів коливається від 2–3 до 5–6. Збільшення кількості тяжів здебільшого поєднується зі зростанням площі самого вузла. Завдяки цьому, нервові вузли

характеризуються широким діапазоном своєї площі. Тому, для певної систематизації результатів досліджень, нервові вузли було поділено на чотири групи: 1) $10 \times 10^3 - 50 \times 10^3$ мкм²; 2) $51 \times 10^3 - 100 \times 10^3$ мкм²; 3) $101 \times 10^3 - 150 \times 10^3$ мкм²; 4) $151 \times 10^3 - 250 \times 10^3$ мкм². Для кожної кишки визначалося співвідношення між кількістю вузлів різних груп, яке виражалося у відсотках, при умові, що спільно всі групи становлять 100%.

У результаті проведених досліджень виявили, що кількість вузлів кожної групи залежить, як від відділу кишки, так і від типологічних особливостей автономних впливів (табл. 2).

Таблиця 2

Співвідношення різних груп вузлів між'язового нервового сплетення, %

Назва кишки	Групи вузлів за площею, мкм ²	Кількість вузлів	
		Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	$10 - 50 (x10^3)$	41,7±0,61***	35,5±0,60
	$51 - 100 (x10^3)$	48,9±0,71***	43,0±0,70
	$101 - 150 (x10^3)$	7,8±0,52	16,5±0,77***
	$151 - 250 (x10^3)$	1,6±0,21	5,0±0,50***
Порожня	$10 - 50 (x10^3)$	71,7±1,16***	54,7±1,22
	$51 - 100 (x10^3)$	27,2±1,24	43,1±1,02***
	$101 - 150 (x10^3)$	1,1±0,16	2,2±0,31*
	$151 - 250 (x10^3)$	–	–
Клубова	$10 - 50 (x10^3)$	68,4±1,48	67,0±1,23
	$51 - 100 (x10^3)$	31,6±1,33	31,9±1,22
	$101 - 150 (x10^3)$	–	1,1±0,21
	$151 - 250 (x10^3)$	–	–
Сліпі (середній показник ділянки основи)	$10 - 50 (x10^3)$	57,1±1,27	69,6±1,32***
	$51 - 100 (x10^3)$	42,9±1,29***	30,4±1,40
	$101 - 150 (x10^3)$	–	–
	$151 - 250 (x10^3)$	–	–
Пряма	$10 - 50 (x10^3)$	38,2±0,59***	28,1±1,23
	$51 - 100 (x10^3)$	51,9±0,71	59,6±0,70***
	$101 - 150 (x10^3)$	7,8±0,50	10,5±0,54***
	$151 - 250 (x10^3)$	2,1±0,24*	1,8±0,21

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

Так, на початку тонкої кишки (у дванадцятипалій кишці) обох автономних типів птиці виявлено найбільше вузлів другої групи. Причому, у курей-симпатотоніків їх було на 5,9 % (P<0,001) більше ніж у симпато-нормотоніків.

Подібна ситуація спостерігалася і у першій групі вузлів, в якій кури з чітко вираженою симпатотонією переважали птицю з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів на 6,2 % ($P < 0,001$). Проте відсоток вузлів цієї групи був меншим порівняно з другою групою вузлів.

Кількість вузлів третьої групи є ще меншою, а перевага у кількості вузлів переходить до курей-симпато-нормотоніків. Кури-симпатотоніки поступаються їм приблизно у два рази ($P < 0,001$). Проте, найменшою групою за кількістю нервових вузлів міжязвового нервового сплетення є четверта група. У ній кури з нормотонічним нахилом автономного статусу переважають птицю із високим тонусом симпатичних центрів на 3,4 %.

У порожній кишці проходить значна зміна співвідношення між групами нервових вузлів. Тут спостерігається різке зростання кількості вузлів першої групи. На відміну від дванадцятипалої кишки, кури-симпатотоніки лише у цій групі мають перевагу над курами-симпато-нормотоніками. Різниця між ними становить 17 % ($P < 0,001$).

Відсоток вузлів другої групи у курей із симпатотонічним типом автономного балансу у порожній кишці суттєво зменшується, а в птиці із сим-пато-нормотонічним типом залишається фактично незмінною. При цьому, перевага других над першими становить 15,9 % ($P < 0,001$).

У третій групі вузлів цієї кишки, порівняно з попередньою кишкою, спостерігається зниження їх кількості при обох типах автономного балансу. При цьому, кури з акцентованою симпатотонією у два рази ($P < 0,05$) поступаються птиці з підвищеним тонусом блукаючих нервів.

Особливістю порожньої кишки, так само, як і клубової та сліпих, є відсутність вузлів четвертої групи.

Найменш вираженими відмінності між типами автономної регуляції були виявлені у клубовій кишці. Характерною особливістю вузлів першої групи є те, що у курей з високим тонусом симпатичних центрів кількість вузлів, порівняно з попередньою кишкою зменшується, а у птиці з підвищеним тонусом блукаючих нервів навпаки збільшується. Тому, різниця між ними стає статистично не достовірною і становить лише 1,4 %. Проте, перевага все ж таки залишається на боці курей першої групи.

У другій групі вузлів спостерігається протилежна ситуація. Кількість вузлів у курей-симпатотоніків, порівняно з порожньою кишкою, зростає, а в курей-симпато-нормотоніків навпаки зменшується. Це обумовлює ситуацію, коли відмінність між типами автономної регуляції стає майже не вираженою (0,3 %) і відповідно статистично не достовірною. У третій групі вузлів кури-симпатотонічного типу автономної регуляції свого представництва не мають, а в курей-симпато-нормотонічного типу воно є незначним – 1,1 %.

У сліпих кишках виявлено лише вузли перших двох груп, відмінність кількості яких у курей різних типів автономної регуляції набуває максимальної достовірності. Якщо порівняти з попередньою кишкою то кількісна динаміка цих груп вузлів зберігає свою направленість. Тобто кількість вузлів першої групи у курей-симпатотоніків продовжує знижуватися, а у курей симпато-нормотоніків продовжує зростати. І птиця другої групи вже випереджає курей першої групи на 12,5 % ($P < 0,001$).

У другій групі вузлів спостерігається протилежна тенденція. У курей із високим симпатичним тонусом їх кількість збільшується, а у птиці з підвищеним парасимпатичним тонусом навпаки зменшується. Тобто, домінування першої групи курей над другою також становить 12,5 % ($P < 0,001$).

Перехід до прямої кишки докорінно змінює сформовану попередніми кишками закономірність. Насамперед, слід зазначити, що у цій кишці представлені вузли всіх чотирьох груп, співвідношення між якими дещо нагадує показники дванадцятипалої кишки. Проте, їх залежність від типології автономних впливів має значні особливості. У першій групі вузлів їх кількість, порівняно зі сліпими кишками, зменшується в обох групах птиці. Поряд з тим, більший відсоток вузлів залишається у курей-симпатотоніків. На 10,1 % ($P < 0,001$) ця кількість є меншою у курей-симпато-нормотоніків. У другій групі кількість нервових вузлів, порівняно з попередньою кишкою, навпаки збільшується в обох типів автономного балансу. Більш інтенсивно цей процес проходить у курей схильних до нормотонії. У птиці зі стійкою симпатотонією цей показник є на 7,7 % ($P < 0,001$) меншим.

Перевага курей симпато-нормотоніків зберігається і у третій групі птиці. Кури-симпатотоніки поступаються їм на 2,7 % ($P < 0,001$). Проте, у четвертій групі птиці більші значення досліджуваного показника вже належать курам із симпатотонічним типом автономного балансу, а різниця між групами птиці становить 0,3 % ($P < 0,05$).

Не менш цікаві результати ми отримали, вирахувавши середні показники для тонкої і товстої кишок та для всього кишечнику.

Так, у тонкій кишці кури симпатотоніки мають перевагу лише у кількості вузлів першої групи – $60,6 \pm 1,47$ %. На 8,2 % меншою є відсоток вузлів цієї групи у курей-симпато-нормотоніків ($52,4 \pm 1,41$ %). У другій групі вже кури, автономний тонус яких характеризується чітко враженою симпатотонією ($35,9 \pm 1,12$ %) поступаються птиці, автономний баланс якої має направленість до нормотонії ($39,3 \pm 0,77$ %), на 3,4 %. Приблизно з такою ж різницею (3,6 %) кури-симпато-нормотоніки ($6,6 \pm 0,74$ %) переважають курей-симпатотоніків ($3,0 \pm 0,38$ %) за кількістю нервових вузлів третьої групи і виявлені відмінності вже є статистично достовірними ($P < 0,001$). Четверта група характеризується як мінімаль-

ними відмінностями між групами птиці (1,2 %, ($P < 0,001$)), так і найменшою кількістю вузлів у курей симпатотонічного ($0,5 \pm 0,10$ %) та симпато-нормотонічного ($1,7 \pm 0,28$ %) типів автономних впливів.

У товстій кишці відмінності між типами автономної регуляції є більш згладженими, а кількість вузлів перших двох груп є приблизно рівною. При цьому, у вузлів першої групи, яких є менше ніж в тонкій кишці, перевага курей із симпато-нормотонічним типом автономного балансу (48,9 %) над птицею з симпатотонічним типом автономної регуляції (47,7 %) дорівнює лише 1,2 %. У другій групі вузлів, яких є більше ніж в тонкій кишці, кури симпатотоніки (47,4 %) вже домінують над курами-симпато-нормотоніками (45,0 %) з різницею 2,4 %. У третій групі вузлів перевага знову повертається до курей з підвищеним парасимпатичним тонусом (5,2 %). Птиця зі стійким симпатичним тонусом (3,9 %) поступається їм на 1,3 %. Кількість нервових вузлів четвертої групи є майже однаковою у курей-СП (1,0 %) та курей-СП-НТ (0,9 %).

У середніх показниках цілої кишкової стінки бачимо, що найбільша частка вузлів належить першій групі, в якій кури з ацетованою симпатотонією (54,2 %) переважають курей із симпато-нормотонічним типом автономного балансу (50,6 %) на 3,6 %. У інших трьох групах вузлів більші значення досліджуваного показника вже належать курам-симпато-нормотонікам. Кури другої групи за кількістю вузлів займають друге місце серед всіх груп. У ній різниця між курами-симпатотоніками (41,6 %) та симпато-нормотоніками (42,2 %) є дуже незначною і становить 0,6 %. Між першими двома групами вузлів та наступними двома групами відмічається великий розрив (≈ 1 порядок) у кількості цих вузлів. У третій групі кури-симпатотоніки (3,4 %) на 2,5 % ($P < 0,001$) поступаються курам-симпато-нормотонікам (5,9 %). Четверта група нервових вузлів між'язового нервового сплетення характеризується мінімальними відмінностями між типами автономної регуляції функцій. При цьому, кури з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів (1,3 %) переважають курей зі стійкою симпатотонією (0,8 %) лише на 0,5 % ($P < 0,001$).

Вузли між'язового нервового сплетення кріпляться до строми м'язової оболонки кишки. Форма вузлів та форма клітин, що входять до їх складу, змінюються зі скороченням та розслабленням мускулатури. У морської свинки вказані нейрони мають найбільший розмір в шлунку та дванадцятипалій кишці, а найменший – в клубовій кишці, з проміжними значеннями в товстій та прямій кишках. При цьому, середній розмір гангліозних нейронів клубової кишки набуває найбільших показників у вівці, найменших – у миші, і має проміжні значення у морської свинки та кролика. Відсоток об'єму нейропіла в гангліях становить 51% у миші, 65% у морської свинки, 70% у кролика та 74% у вівці. Кількість

гіальних клітин по відношенню до кількості нейронів також відповідала цій послідовності. У всіх досліджених видів підслизові вузли, порівняно з відповідними вузлами між'язового сплетення, мають менший відсоток об'єму нейропіла, достовірно меншу кількість гіальних клітин та (за винятком клубової кишки миші) менший розмір нейронів. У всіх вузлах спостерігається позитивна кореляція між розміром нейронів і розміром гіальних клітин¹⁶.

Вказані показники зазнають значних змін під час росту тварини, у процесі старіння та розвитку патологічних процесів. Спостерігаються також і характерні видові особливості¹⁷.

У птахів середній розмір нейронів між'язового нервового сплетення також відрізняється в різних ділянках кишечника та збільшується з віком. Проте, незалежно від віку, найбільші нейрони спостерігаюся в дистальній частині сліпої кишки¹⁸.

Нашими дослідженнями¹⁹ встановлено, що вздовж кишечника птиці обох типів автономної регуляції проходить поступове зменшення середньої площі нервових вузлів між'язового нервового сплетення (табл. 3). Вивчаючи значення цього показника окремо в кожній кишці, виявили перевагу курей симпато-нормотоніків над симпатотоніками у цілій тонкій кишці.

Таблиця 3
Середня площа вузла між'язового нервового сплетення, $\times 10^3 \text{ мкм}^2$

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	60,1±1,17	68,1±1,18**
Порожня	45,4±1,03	51,5±0,85***
Клубова	45,2±0,99	46,4±0,62
Сліпі (середній показник ділянки основи)	44,3±0,83	43,7±0,64
Пряма	64,5±0,98**	58,6±0,92

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

¹⁶ Gabella G., Trigg P. Size of neurons and glial cells in the enteric ganglia of mice, guinea-pigs, rabbits and sheep. *Journal of Neurocytology*. 1984. No 13(1). P. 49–71. doi: 10.1007/BF01148318

¹⁷ Gabella G. On the plasticity of form and structure of enteric ganglia. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 1990. No 30. P. 59–66. doi: 10.1016/0165-1838(90)90103-p

¹⁸ Ali H. A., McLelland J. Variations in neuron size in the avian intestinal myenteric plexus. *Anatomischer Anzeiger*. 1980. No 147(4). P. 348–353.

¹⁹ Тибінка А. М. Характеристика вузлів між'язового нервового сплетіння кишечника курей з різними типологічними особливостями автономного тонуусу. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії*. Харків, 2012. № 24(2). С. 102–107.

Так, у дванадцятипалій кишці кури зі стійким симпатичним тонусом поступаються птиці з підвищеним тонусом блукаючих нервів на $8,0 \times 10^3$ мкм² ($P < 0,01$). У порожній кишці різниця між типами автономної регуляції дещо зменшується проте стає більш достовірною. При цьому кури-СТ-НТ переважають курей-СТ на $6,1 \times 10^3$ мкм² ($P < 0,001$). Перехід до клубової кишки супроводжується подальшим зменшенням різниці між групами птиці, яка перестає бути достовірною. Середня площа нервового вузла у курей з симпатотонічним типом автономного балансу відрізняється від площі у курей з симпатонормотонічним типом на $1,2 \times 10^3$ мкм².

Початок товстої кишки характеризується з одного боку – зміною домінуючого типу автономного балансу, а з іншого – мінімальними і статистично не достовірними відмінностями між групами птиці. У сліпих кишках курей-симпатотоніків величина досліджуваного показника є лише на $0,6 \times 10^3$ мкм² більшою ніж у курей-симпатонормотоніків. Проте, у прямій кишці перевага курей з акцентованою симпатотонією над птицею, автономний статус якої має нормотонічний нахил суттєво збільшується і дорівнює $5,9 \times 10^3$ мкм² ($P < 0,01$).

Представлені відмінності між типологією автономної регуляції функцій, також знаходять своє відображення у показниках окремих відділів кишки курей. Так, тонка кишка у курей симпатотоніків ($50,2 \pm 0,78 \times 10^3$ мкм²) та курей симпатонормотоніків ($55,3 \pm 0,83 \times 10^3$ мкм²) за середньої площі вузла між'язового нервового сплетення відрізняється на $5,1 \times 10^3$ мкм² ($P < 0,001$), з перевагою птиці другої групи. У товстій кишці спостерігається протилежна ситуація, коли кури з підвищеним парасимпатичним тонусом ($51,2 \pm 0,84 \times 10^3$ мкм²) поступаються птиці зі стабільно високим тонусом симпатичних центрів ($54,4 \pm 1,07 \times 10^3$ мкм²) на $3,2 \times 10^3$ мкм² ($P < 0,05$). На рівні цілого кишечнику показники окремих його відділів значною мірою врівноважують один одного, забезпечуючи приблизно рівні величини. При цьому, незначне і статистично не достовірне домінування залишається у курей-СТ-НТ ($53,3 \pm 0,61 \times 10^3$ мкм²), які переважають курей-СТ ($52,3 \pm 0,64 \times 10^3$ мкм²) лише на $1,0 \times 10^3$ мкм².

Отже, виявлені достовірно високі відмінності в середній площі нервових вузлів між'язового нервового сплетення в окремих кишках та відділах кишечнику курей різних типів автономного балансу, на рівні цілого кишечнику зводяться до мінімуму. Це вказує на формування певних структурно-компенсаторних процесів в окремих ділянках кишкової стінки у відповідь на різну тонічну активність автономних центрів, що направлене на забезпечення стабільності параметрів кишкового травлення.

2. Кількість та розміри петель міжм'язового нервового сплетення

Нервові вузли, з'єднуючись нервовими тяжами, ділять кишкову стінку на окремі замкнені ділянки – нервові петлі. Тяжі, здебільшого, містять безмієлінові та частково мієлінові волокна, що мають поздовжню і поперечну направленість. Поздовжні тяжі товстіші поперечних²⁰.

Дрібні петлі, зазвичай, є округлими чи овальними, а великі – прямокутними чи трапецієподібними. Великий діаметр більшості петель орієнтований вздовж поздовжньої осі кишки. Протягом кишечнику форма петель суттєво змінюється. Так, на початку дванадцятипалої кишки ссавців петлі, здебільшого, мають ніжну структуру і характеризуються значною різноманітністю у розмірах вузлів. У кінцевій частині кишки сплетення стає широкопетлястим і помітно ущільнюється навколо сфінктера Одді. Початок порожньої кишки характеризується більш правильною формою петель міжм'язового нервового сплетення та збільшенням їх діаметру. У кінці кишки сплетення стає густішим. На особливу увагу заслуговує міжм'язове сплетення ілеоцекальної ділянки, де воно стає особливо складним. У сліпій кишці сплетення складається з коротких та широких тяжів, які без різкої межі переходять у масивні вузли. У ободовій кишці міжм'язове нерве сплетення є простішим і має широкі тяжі з однаковими за формою вузлами. Пряма кишка відрізняється розмаїттям у формі та розмірах як вузлів, так і петель²¹.

Петлі міжм'язового нервового сплетення у товстій кишці птиці здебільшого мають багатокутну, або округло-полігональну форму. Розміри та форма вузлів залежить від кількості нейронів та числа тяжів, що їх формують. При цьому, ганглії набувають трикутної, чотирикутної та полігональної форми. Ганглії трикутної форми є невеликими і утворюються шляхом злиття двох нервових тяжів, або при розщепленні одного товстого тяжа на два тонших. Чотирикутні вузли формуються або при дотиканні двох нервових тяжів, або при їх перехрещенні. При першому варіанті ганглії є більш подовгастими, при другому – квадратними. У формуванні полігональних вузлів беруть участь 5 і більше нервових тяжів²².

Інколи, в середині таких петель виявляють тонкі нервові волокна, товщина яких здебільшого в 2–4 рази менша, порівняно з основними

²⁰ Giaroni C., Ponti F., Cosentino M., Lecchini S., Frigo G. Plasticity in the enteric nervous system. *Gastroenterology*. 1999. No 117(6). P. 1438–1458. doi: 10.1016/S0016-5085(99)70295-7

²¹ Jabbur S. J., El-Kak F. H., Nassar C. F. The enteric nervous system—an overview. *Medicinal Research Reviews*. 1988. No 8(3). P. 459-469. doi: 10.1002/med.2610080306

²² Furness J. B., Bornstein J. C., Smith T. K. The normal structure of gastrointestinal innervation. *Journal of Gastroenterology and Hepatology*. 1990. No 5(1). P. 1–9. doi: 10.1111/j.1440-1746.1990.tb01777.x

нервовими тяжами і вони ділять нервову петлю на два чи більше секторів. Вказані волокна починаються від нервового вузла чи тяжа і галузяться в кишкової стінці. Окремі з них доходять до іншого нервового тяжа²³.

Результати, вище представлених, досліджень дозволяють припустити наявність зв'язку між кількістю нервових петель та типологією автономних впливів. Такий зв'язок виявлено нашими дослідженнями^{24, 25, 26} і встановлено, що він є подібним до того, який відмічався у нервових вузлів (табл. 4).

Таблиця 4

Кількість петель між'язового нервового сплетення на площі 1 см²

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	26,8±0,86	35,7±1,00***
Порожня	47,9±1,17	59,2±1,63**
Клубова	55,7±1,30	66,8±1,02***
Сліпі (середній показник ділянки основи)	50,2±1,28	56,5±1,31
Пряма	132,2±1,30	145,3±0,82***

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

Так, кількість нервових петель на 1 см² кишкової стінки у курей-СТ-НТ є більшою ніж у курей-СТ. У дванадцятипалій кишці кури-СТ за величиною досліджуваного показника поступаються курам-СТ-НТ на 8,9 петель (P<0,001). Перехід до порожньої кишки супроводжується збільшенням різниці між групами птиці. При цьому кури з симпатонормотонічним типом автономної рівноваги переважають птицю із симпатотонічним типом автономного балансу на 11,3 петель (P<0,01). У клубовій кишці відмінності між типами автономної регуляції

²³ Hansen M. B. The enteric nervous system I: organisation and classification. *Pharmacology & Toxicology*. 2003. No 92(3). P. 105–113. doi: 10.1034/j.1600-0773.2003.t01-1-920301.x

²⁴ Тибінка А. М. Особливості структури між'язового нервового сплетення кишечника у курей з різною типологією автономного тонуусу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гіжцького. Серія "Ветеринарні науки"*. Львів, 2013. № 3(57). С. 301–306.

²⁵ Тибінка А. М. Морфометричні особливості між'язового нервового сплетення кишечника курей з різною типологією автономного тонуусу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гіжцького. Серія "Ветеринарні науки"*. Львів, 2014. № 2(59). С. 318–323.

²⁶ Тибінка А. М. Вплив типу автономного тонуусу на структуру між'язового нервового сплетення кишечника курей. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів та природокористування України. Серія "Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва"*. Львів, 2015. №. 217(1). С. 180–184.

підтримуються приблизно на такому ж рівні і кури-симпатотоніки за кількістю нервових петель відстають від курей-симпато-нормотоніків на 11,1 петель ($P < 0,001$).

На початку товстої кишки (у основі сліпих кишок) домінування курей з підвищеним парасимпатичним тонусом над птицею зі стійким тонусом симпатичних центрів набуває мінімальних значень – 6,3 петель і є статистично не достовірною. Проте, у прямій кишці ситуація цілком змінюється і відмінності між курами-симпатотоніками та симпато-нормотоніками стають максимальними – 13,1 петель ($P < 0,001$).

Узагальнивши середні значення досліджуваного показника для окремих відділів кишки, ми виявили, що відмінності між типами інтегруючого тону автономних центрів є приблизно рівними. У тонкій кишці перевага курей СТ-НТ ($53,9 \pm 1,15$ петель) над курами СТ ($43,5 \pm 1,06$ петель) становить 10,4 петель ($P < 0,001$). У товстій кишці різниця між курами з акцентованою симпатотонією ($91,2 \pm 3,59$ петель) та птицею з підвищеним тонусом блукаючих нервів ($100,9 \pm 3,84$ петель) дещо знижується і становить 9,7 петель. У цілому кишечнику, як у відображенні середнього показника обох його відділів, кури-СТ ($67,4 \pm 2,01$ петель) поступаються курам-СТ-НТ ($77,4 \pm 2,09$ петель) на 10,0 петель ($P < 0,01$).

Порівнявши кількісні показники нервових вузлів та нервових петель, бачи-мо, що підвищення тону парасимпатичних центрів обумовлює більші величини обох показників у всіх кишках. Виявлені особливості вказують на те, що у курей різних груп середня кількість нервових тяжів, що відходять від одного вузла залишається приблизно рівною. При цьому, типологічні особливості автономної регуляції функцій сприяють формуванню певних відмінностей просторової організації міжм'язового нервового сплетення в різних кишках, а це, на нашу думку, повинно знаходити своє відображення у їх функціональних показниках.

Для підтвердження схожого впливу типології інтегруючого тону автономних центрів на кількісні показники нервових вузлів та нервових петель, розраховано співвідношення між ними. Отримані результати доводять, що вздовж всієї кишкової стінки вказане відношення в обох дослідних групах птиці залишається приблизно однаковим. На це вказують показники окремими кишками. Так у дванадцятипалій кишці досить незначна перевага належить курам зі стабільно високим тонусом симпатичних центрів (1,11). Птиця з нормотонічним нахилом автономного балансу (1,05) поступається їм на 0,06 одиниць. У порожній кишці домінування курей-симпатотоніків (1,06) над курами-симпато-нормотоніками (1,05) є мізерним – 0,01 одиниць. У клубовій кишці відношення кількості нервових вузлів до числа нервових петель вже є вищим у курей симпато-нормотонічного типу автономного балансу (1,09). Птиця

із симпатотонічним типом автономної регуляції (1,07) поступається їм лише на 0,02 одиниць. Сліпі кишки повертають домінуюче становище курам зі стійкою симпатотонією (1,10). При цьому, кури з підвищеним тонусом блукаючого нерва (1,07) відстають на 0,03 одиниць. Перехід до прямої кишки різко змінює попередню “динамічну стабільність”. У обох групах птиці спостерігається суттєве зменшення досліджуваного відношення, яке у курей симпатотоніків про-ходить в більшій мірі (0,52) ніж у курей симпато-нормотоніків (0,57). При цьому, різниця між типами автономної регуляції збільшується до 0,05 одиниць.

Узагальнивши досліджуване відношення по окремих відділах кишки, виявили, що у тонкій кишці воно є однаковим в обох групах птиці і становить 1,07. У товстій кишці вже спостерігається незначна перевага (0,03 одиниць) курей симпато-нормотонічного типу автономної регуляції (0,71) над птицею симпатотонічного типу (0,68). Відповідно на рівні цілого кишкового різниця між курами-симпатотоніками (0,81) та симпато-нормотоніками (0,83) є майже не вираженою – приблизно 0,02 одиниць.

Для повнішої характеристики форми між'язового нервового сплетення, ми крім вивчення кількісних характеристик нервових петель, також дослідили і їх площу. При цьому, виявлено, що вона, як і площа нервових вузлів, коливається у досить значному діапазоні величин. Тому, з метою отримання більш інформативних результатів досліджень, ми розділили всі нервові петлі на три групи: 1) 0,01 – 3,00 мм²; 2) 3,01 – 6,00 мм²; 3) 6,01 – 9,00мм². У кожній кишці визначали відсоткову частку кожної групи петель, при умові, що спільно всі групи становлять 100%. Проведеними дослідженнями з'ясовано, що співвідношення нервових петель окремих груп має значні особливості як у різних ділянках кишкової стінки, так і при різному інтегруючому тонусі автономних центрів (табл. 5).

З представлених результатів досліджень бачимо, що вздовж всієї кишкової стінки найчастіше трапляються дрібні петлі першої групи. У дванадцятипалій кишці їх кількість в курей-симпатотоніків є меншою ніж у курей-симпато-нормотоніків. Різниця між ними дорівнює 17,8 % ($P < 0,001$). Друге місце за величиною досліджуваного показника належить другій групі нервових петель. Проте, тут перевага вже є на боці курей з підвищеним тонусом блукаючих нервів. Птиця зі стійким симпатичним тонусом поступається на 9,9 % ($P < 0,001$). Відповідно найменша частка нервових петель належить третій групі, у якій кури-СТ також домінують над курами-СТ-НТ. Відмінності між ними становлять 8,9 % ($P < 0,001$). Важливою особливістю третьої групи петель є те, що вони трапляються лише у дванадцятипалій кишці. У інших кишках ця група свого представництва не має.

**Співвідношення різних груп петель між'язового
нервового сплетення, %**

Назва кишки	Групи нервових петель, мм ²	Кількість вузлів	
		Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	0,01 – 3,00	47,5±0,84	66,3±0,73***
	3,01 – 6,00	35,3±0,80***	25,4±0,83
	6,01 – 9,00	17,2±0,68***	8,3±0,46
Порожня	0,01 – 3,00	85,1±0,71	93,3±0,72***
	3,01 – 6,00	14,9±0,60***	6,7±0,34
	6,01 – 9,00	–	–
Клубова	0,01 – 3,00	95,7±0,72	100,0±0,00**
	3,01 – 6,00	4,3±0,39	–
	6,01 – 9,00	–	–
Сліпі (середній показник ділянки основи)	0,01 – 3,00	88,6±0,77	96,8±0,71***
	3,01 – 6,00	11,4±0,43***	3,2±0,32
	6,01 – 9,00	–	–
Пряма	0,01 – 3,00	100,0±0,00	100,0±0,00
	3,01 – 6,00	–	–
	6,01 – 9,00	–	–

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

У порожній кишці курей обох типів автономної регуляції кількість нервових петель першої групи суттєво зростає порівняно з попередньою кишкою: у курей-симпатотоніків – на половину, а в курей-симпатонормотоніків – майже на третину. При цьому, як і у дванадцятипалій кишці, більші значення відповідають курам з підвищеним парасимпатичним тонусом. Птиця із симпатотонічним типом автономного балансу поступається на 8,2 % (P<0,001). На відміну від першої групи, частка петель другої групи, у порожній кишці зменшується в обох типів автономної регуляції. Поряд з тим, кури-СТ за цим показником переважають курей-СТ-НТ на 8,2 % (P<0,001).

Клубова кишка характеризується подальшим зростанням частки нервових петель першої групи. У курей симпатотонічного типу

автономного балансу вони сягають $95,7 \pm 0,72$ % від всіх петель цієї кишки. А у птиці симпато-нормотонічного типу автономної регуляції функцій ця група взагалі є єдиною і включає в себе 100 % петель кишки. Звідси різниця між типами інтегруючого тонузу автономних центрів становить 4,3 % ($P < 0,01$). Отже, нервові петлі другої групи у клубовій кишці представлені лише у птиці зі стійким симпатичним тонузом і їх частка становить $4,3 \pm 0,39$ %, що є майже у 3,5 разів меншим порівняно з попередньою кишкою.

На початку товстої кишки (у основі сліпих кишок), обидва типи інтегруючого тонузу автономних центрів мають своє представництво у перших двох групах нервових петель.

Аналізуючи першу групу бачимо, що порівняно з попередньою кишкою частка її петель дещо зменшується. Поряд з тим, більших значень вона набуває у курей-симпато-нормотоніків. У курей-симпатотоніків даний показник є на 8,2 % ($P < 0,001$) меншим. Відповідно, частка другої групи нервових петель вже має більші значення у курей з акцентованою симпатотонією. Птиця з нормотонічним нахилом автономного балансу поступається приблизно у 3,5 рази ($P < 0,001$). При переході до прямої кишки відмінності у співвідношенні різних груп нервових петель міжм'язового нервового сплетення цілком згладжуються, оскільки при обох типах автономної регуляції 100 % петель належать лише першій групі.

Об'єднавши показники окремих кишок у відділи, отримали наступну ситуацію: у обох відділах більше $\frac{3}{4}$ всіх нервових петель належить першій групі. Друга група петель займає проміжне місце. Третя група характеризується найменшою кількістю петель, або взагалі їх відсутністю.

Так, у тонкій кишці кількість нервових петель першої групи у курей симпатотоніків ($76,1 \pm 2,08$ %) та симпато-нормотоніків ($86,5 \pm 1,47$ %) відрізняється на 10,4 % ($P < 0,05$), з домінуванням птиці другої групи.

Проте у другій групі нервових петель кури з нормотонічним нахилом автономного балансу ($10,7 \pm 1,10$ %) вже поступаються птиці зі стійкою симпатотонією ($18,2 \pm 1,31$ %) на 7,5 % ($P < 0,05$). Подібний зв'язок між типами автономних реакцій організму зберігається і у третій групі де кури-СТ ($5,7 \pm 0,83$ %) переважають курей-СТ-НТ ($2,8 \pm 0,41$ %) приблизно в два рази ($P < 0,001$).

Подібні відношення між типами автономного тонузу спостерігаються і у товстій кишці, де перша група нервових петель досягає своїх найбільших величин і в курей симпатотонічного типу автономного балансу ($94,3$ %) залишається на 4,1 % ($P < 0,01$) меншою порівняно з птицею симпато-нормотонічного типу ($98,4$ %). Проте, у кількості нервових петель другої групи кури-симпатотоніки ($5,7$ %) вже

переважають курей-симпато-нормотоніків (1,6 %) більше ніж у 3,5 разів ($P < 0,001$). Петель третьої групи у товстій кишці не виявлено.

На рівні всього кишечника проходить усереднення показників обох його відділів і в кількості нервових петель першої групи домінуюче становище курей-СТ-НТ (92,4 %) над курами-СТ (85,2 %) вимірюється в межах 7,2 % ($P < 0,05$). За кількістю вузлів другої групи кури з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів (6,2 %) майже у два рази ($P < 0,001$) поступаються птиці з високим симпатичним тонусом (11,9 %). Найменше числове вираження відмінності між типами автономної регуляції мають у показниках третьої групи нервових петель. У ній кури-симпатотоніки (2,9 %) переважають курей-симпато-нормотоніків (1,4 %) також приблизно у два рази ($P < 0,001$).

Окрім вузлів між'язове нервеве сплетення сформоване первинними та вторинними нервовими тяжами. Його головна вісь орієнтована паралельно зовнішньому поздовжньому шару м'язової оболонки кишкової стінки. При цьому, великі ганглії та первинні нервові нитки зливаються, утворюючи складні ганглії. Також спостерігаються два типи третинних нервових ниток²⁷.

Форма нервового сплетення відрізняється в різних частинах кишечника. Так, у дистальному відділі товстої кишки восьми видів ссавців (щур, морська свинка, кролик, австралійський опосум, американський опосум, кішка, собака та мавпа) виявлено ділянки з різною структурою вказаного сплетення. У одних місцях воно містило нерегулярно розташовані нервові пучки різного розміру з кількома маленькими гангліями. У інших місцях спостерігалися великі, правильно розташовані ганглії, з'єднані між собою дрібними пучками нервових волокон. На них накладалися великі нервові пучки, що містять багато мієлінових нервових волокон та називаються шунтовими пучками²⁸.

Нашими дослідженнями^{29,30} встановлено, що у величині середньої площі нервових петель, вплив типу інтегруючого тонусу автономних центрів має протилежний результат, порівняно із середньої площею

²⁷ Balemba O. B., Mbassa G. K., Semuguruka W. D., Assey R. J., Kahwa C. K., Hay-Schmidt A., Dantzer V. The topography, architecture and structure of the enteric nervous system in the jejunum and ileum of cattle. *Journal of Anatomy*. 1999. No 195(1). P. 1–9. doi: 10.1046/j.1469-7580.1999.19510001.x

²⁸ Christensen J., Stiles M. J., Rick G. A., Sutherland J. Comparative anatomy of the myenteric plexus of the distal colon in eight mammals. *Gastroenterology*. 1984. No 86(4). P. 706–713.

²⁹ Тибінка А. М. Вплив інтегруючого тонусу автономних центрів на структуру аурбахівського сплетіння кишечника курей. *Аграрний вісник причорномор'я. Збірник наукових праць. Ветеринарні науки*. Львів, 2008. № 42(1). С. 23–27.

³⁰ Тибінка А. М. Площа структур аурбахівського сплетіння кишечника курей різного типу автономної регуляції. *Науковий вісник Луганського національного аграрного університету*. Львів, 2012. № 40. С. 194–199.

нервових вузлів (табл. 6). Так, у всіх досліджених кишках кури з нормотонічним нахилом автономного балансу за цим показником поступаються курам з стабільно високим тонусом симпатичних центрів.

У дванадцятипалій кишці різниця між курами-СТ та СТ-НТ становить $0,91 \text{ мм}^2$ ($P < 0,001$). Порожня кишка зменшує перевагу курей з акцентованою симпатотнією над птицею з підвищеним парасимпатичним тонусом до $0,41 \text{ мм}^2$ ($P < 0,001$). У клубовій кишці тенденція до зменшення різниці між групами птиці продовжується, проте її достовірність залишається стабільно високою. При цьому, кури-СТ випереджають курей-СТ-НТ на $0,30 \text{ мм}^2$ ($P < 0,001$).

Таблиця 6

Середня площа петель міжм'язового нервового сплетення, мм^2

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	$3,57 \pm 0,072^{***}$	$2,66 \pm 0,051$
Порожня	$1,98 \pm 0,036^{***}$	$1,57 \pm 0,035$
Клубова	$1,68 \pm 0,027^{***}$	$1,38 \pm 0,025$
Сліпі (середній показник ділянки основи)	$1,89 \pm 0,030^{**}$	$1,67 \pm 0,027$
Пряма	$0,67 \pm 0,009^*$	$0,60 \pm 0,011$

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

Перехід у товсту кишку, не викликає значних змін у зв'язку між середньою площею нервових петель та типом автономного статусу. У сліпих кишках різниця між курами обох груп знижується до $0,22 \text{ мм}^2$ ($P < 0,01$) з домінуванням птиці першої групи. Проте, найменш вираженою різниця між симпатотонічним та симпато-нормотонічним типами автономного балансу відмічається у прямій кишці і дорівнює $0,07 \text{ мм}^2$ ($P < 0,05$).

Відмінності середньої площі нервових петель різних кишок при відповідному типі інтегруючого тонусу автономних центрів проєктуються на показники окремих відділів кишки.

У тонкій кишці домінування курей-симпатотоніків ($2,41 \pm 0,06 \text{ мм}^2$) над курами-симпато-нормотоніками ($1,87 \pm 0,04 \text{ мм}^2$) є добре вираженим і становить $0,54 \text{ мм}^2$ ($P < 0,001$). Проте у товстій кишці відмінності між двома групами птиці значною мірою згладжуються і кури, у яких типологія автономної регуляції має схильність до нормотонії ($1,14 \pm 0,05 \text{ мм}^2$) поступаються курам, в автономному балансі яких чітко домінують симпатичні центри ($1,28 \pm 0,05 \text{ мм}^2$) на $0,14 \text{ мм}^2$ ($P < 0,01$). Середні показники цілого

кишечнику відображають перевагу курей-СТ ($1,85 \pm 0,05 \text{ мм}^2$) над курами-СТ-НТ ($1,51 \pm 0,04 \text{ мм}^2$) на рівні $0,34 \text{ мм}^2$ ($P < 0,001$).

Для кращого вивчення топографічної характеристики міжм'язового нервового сплетення кишкової стінки курей, також визначено відношення між середньою площею нервової петлі та середньою площею нервового вузла. При цьому, показники нервових петель перевели з квадратних міліметрів у квадратні мікрометри.

У результаті проведених розрахунків з'ясовано, що в обох типах автономного тонузу вказане відношення має подібну динаміку вздовж кишкової стінки. Причому, на початку кишки відмінності між групами птиці є яскраво вираженими і поступово, переходячи від кишки до кишки, згладжуються, а в кінці кишечнику є фактично відсутніми.

У всіх кишках величина досліджуваного відношення є більшою у курей з симпатотонічним типом автономного балансу. Відповідно, у дванадцятипалій кишці величина відношення між середніми площами нервових петель та нервових вузлів набуває більшого значення у курей-симпатотоніків (59,4 одиниць) і меншого – у курей-симпато-нормотоніків (39,1 одиниць). Тобто різниця між ними є досить значною – 20,3 одиниць. Порожня кишка зменшує величину відношення в обох групах птиці та знижує перевагу курей зі стійким симпатичним тонузом (43,6 одиниць) над птицею з нормотонічним нахилом автономної регуляції (30,5 одиниць) до 13,1 одиниць. У клубовій кишці продовжується зменшення значень даного відношення та зближення показників обох груп птиці. При цьому, кури-СТ-НТ (29,7 одиниць) поступаються курам-СТ (37,2 одиниць) на 7,5 одиниць. Перехід у товсту кишку (сліпі кишки) супроводжується з одного боку зростанням величини досліджуваного показника в обох типах автономного тонузу, а з іншого – зменшенням різниці між птицею різних груп до 4,5 одиниць. Проте, у прямій кишці величина відношення середніх площ нервової петлі та нервового вузла різко зменшується, а різниця між курами симпатотонічного типу автономного балансу (10,4 одиниць) та симпато-нормотонічного типу (10,2 одиниць) є майже не вираженою оскільки становить 0,2 одиниць.

Згрупувавши показники окремих кишок у відділи, виявили, що у тонкій кишці перевага курей-симпатотоніків (48,0 одиниць) над курами-симпато-нормотоніками (33,8 одиниць) дорівнює 14,2 одиниць.

Проте, у товстій кишці різниця між групами птиці проявляється значно слабше і кури з підвищеним тонузом блукаючих нервів (22,3 одиниць) поступаються курам з високим симпатичним тонузом (23,5 одиниць) лише на 1,2 одиниць. У середніх показниках всієї кишкової стінки відмінності між курами симпатотоніками (35,8 одиниць) та симпато-нормотоніками (28,1 одиниць) становлять 7,7 одиниць, з відповідним домінуванням птиці першої групи.

3. Сумарна площа нервових структур міжм'язового нервового сплетення

Градiєнти щiльностi нейронiв мiжм'язового сплетення спостерiгаються як в тонкiй, так i товстiй кишках. Здебiльшого, виявляють значну рiзницю мiж щiльностю нейронiв у сумiжних областях. У курчат середня щiльностi нейронiв у кожнiй дiлянкi кишечнику є в два-три рази вищою, нiж у дорослих особин. Причому, у мезентерiальнiй дiлянкi нервового сплетення концентрацiя нейронiв є значно бiльшою, нiж в антимезентерiальнiй зонi. Загальна кiлькiсть нейронiв у дорослих птахiв значно переважає показники курчат³¹.

Загальна кiлькiсть нейронiв пов'язана з розмiрами кишок. Так, тонка кишка мишей, при площi зовнiшньої поверхнi 38,0 см², мiстить 403000 нейронiв мiжм'язового нервового сплетення. При цьому, середня щiльностi клiтин дорiвнює 10600/см². У морської свинки загальна площа зовнiшньої поверхнi тонкої кишки становить близько 319 см², загальна кiлькiсть нейронiв – близько 2750000, а їх щiльностi – 8600/см². У овець тонка кишка має загальну площу поверхнi 12600 см². Щiльностi гангліозних нейронiв становить близько 2500/см², а загальна кiлькiсть клiтин – приблизно в 31500000. Таким чином, тонка кишка вiвцi мiстить приблизно в 11 разiв бiльше нейронiв мiжм'язового нервового сплетення, нiж у морської свинки, i приблизно в 80 разiв бiльше, нiж у мишi. Просторова щiльностi нейронiв є найвищою у мишi та найнижчою у овець. У підслизовому сплетеннi щiльностi нейронiв становить приблизно 3000/см² у морської свинки, приблизно 8700/см² у мишi та приблизно 4500/см² у вiвцi³².

На основi наших попереднiх результатiв проведено розрахунки похiдних величин, якi вiдображають: а) сумарну площу нервових вузлiв мiжм'язового нервового сплетення (в мм²), що розташованi на дiлянкi 1 см² кишкової стiнки курей; б) сумарну площу нервових петель (в мм²), розташованих на цiй же дiлянкi.

Розраховуючи сумарну площу нервових вузлiв (табл. 7), виявлено, що подiбно до показникiв, на основi яких вона розраховувалася, величина цiєї площi характеризується певними варiацiями, що обумовлюється як iнтегруючим тонуусом автономних центрiв, так i дiлянкою кишки.

³¹ Ali H. A., McLelland J. Neuron number in the intestinal myenteric plexus of the domestic fowl (*Gallus gallus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1979. No 8(3). P. 277–283. doi: 10.1111/j.1439-0264.1979.tb00813.x

³² Gabella G. The number of neurons in the small intestine of mice, guinea-pigs and sheep. *Neuroscience*. 1987. No 22(2). P. 737–752. doi: 10.1016/0306-4522(87)90369-1

Таблиця 7

**Сумарна площа вузлів між'язового нервового сплетення,
що розташовані на 1 см² кишкової стінки, мм²**

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	1,8±0,07	2,6±0,08***
Порожня	2,3±0,08	3,2±0,10***
Клубова	2,7±0,10	3,4±0,12***
Сліпі (середній показник ділянки основи)	2,4±0,09	2,6±0,10*
Пряма	4,4±0,09	4,8±0,11**

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

З даних таблиці видно, що у всіх кишках курей симпато-нормотонічного типу автономного тону сумарна площа нервових вузлів завжди залишається більшою порівняно з курами із симпатотонічним типом. У дванадцятипалій кишці кури-СТ-НТ переважають курей-СТ на 0,8 мм² (P<0,001). У порожній кишці різниця між цими групами птиці незначно зростає і кури зі стійкою симпатотонією поступаються птиці з нормотонічним нахилом автономних реакцій на 0,9 мм² (P<0,001). У клубовій кишці домінування курей-симпато-нормотоніків над курами-симпатотоніками зменшується до 0,7 мм² (P<0,001).

У товстій кишці, порівняно з тонкою, відмінності між групами птиці виражені слабше. Так, у сліпих кишках перевага курей з підвищеним парасимпатичним тонусом над птицею з акцентованою симпатотонією є мінімальною – 0,2 мм² (P<0,01). У прямій кишці різниця між курами-СТ та СТ-НТ, хоча і зростає в два рази, порівняно з попередньою кишкою, проте все ж таки залишається незначною – 0,4 мм² (P<0,01).

При порівнянні між собою середніх показників окремих відділів кишки з'ясували, що у тонкій кишці різниця між курами-СТ (2,3±0,04 мм²) та СТ-НТ (3,1±0,04 мм²) дорівнює 0,80 мм² (P<0,001). У товстій кишці вона зменшується більше ніж на половину і кури з різко вираженим домінуванням симпатичних центрів (3,4±0,10 мм²) поступаються птиці з нормотонічним нахилом автономної регуляції (3,7±0,11 мм²) на 0,30 мм² (P<0,05). У середніх показниках всього кишечника перевага курей-симпато-нормотоніків (3,4±0,05 мм²) над курами-симпатотоніками (2,8±0,06 мм²) становить 0,55 мм² (P<0,001).

З представлених даних видно, що коливання сумарної площі нервових вузлів між'язового сплетення, що розташовані на ділянці 1 см² вздовж кишкової стінки, характеризується закономірностями, що були властивими для динаміки кількості цих вузлів і суттєво відрізняється від

динаміки їх середньої площі. Тобто кількісні показники нервових вузлів мають більший вплив на рівень насиченості кишкової стінки нервовими елементами, порівняно з площею окремо взятого вузла.

На відміну від сумарної площі нервових вузлів, залежність сумарної площі нервових петель від типології автономних впливів є протилежною (табл. 8).

Таблиця 8

Сумарна площа петель міжм'язового нервового сплетення, що розташовані на 1 см² кишкової стінки, мм²

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	92,8±0,16	92,3±0,25
Порожня	92,2±0,23***	89,7±0,20
Клубова	91,4±0,24**	90,4±0,19
Сліпі (середній показник ділянки основи)	92,7±0,30*	92,1±0,25
Пряма	87,5±0,20***	85,7±0,29

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

У всіх досліджених кишках найбільші значення цього показника відповідають птиці з різко вираженим симпатичним тонусом. У дванадцятипалій кишці сумарна площа нервових петель у них є на 0,5 мм² (P<0,05) більшою ніж у курей з нормотонічним нахилом автономного балансу. У порожній кишці кури-симпато-нормотоніки поступаються курам-симпатотонікам вже на 2,5 мм² (P<0,001). Це є найбільші відмінності між типами автономної регуляції для даного показника. Клубова кишка характеризується дещо нижчою різницею між групами птахів. Домінування курей з високим симпатичним тонусом над птицею з підвищеним тонусом блукаючих нервів становить 1,0 мм² (P<0,01).

Слабо виражені відмінності між групами птиці спостерігалися на початку товстої кишки (у сліпих кишках). Тут перевага курей-симпатотоніків над курами-симпато-нормотоніками дорівнює 0,6 мм² (P<0,05). У кінці цього відділу (у прямій кишці) різниця між типами автономної регуляції знову збільшується і кури з симпато-нормотонічним автономним балансом поступаються птиці зі стійкою симпатотонією на 1,8 мм² (P<0,001).

Представлені закономірності зв'язку між сумарною площею нервових петель різних кишок та типологічними особливостями тонузу автономних центрів проявляються і в показниках окремих відділів кишечнику. У тонкій кишці перевага курей-симпатотоніків (92,1±0,13 мм²) над симпато-нормотоніками (90,8±0,15 мм²) становить 1,3 мм² (P<0,05).

У товстій кишці різниця між курами з акцентованою симпатотонією ($90,1 \pm 0,28 \text{ мм}^2$) та птицею з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів ($88,9 \pm 0,33 \text{ мм}^2$) зменшується до $1,2 \text{ мм}^2$. І відповідно у середніх показниках всієї кишкової стінки кури-СТ-НТ ($89,9 \pm 0,17 \text{ мм}^2$) поступаються курам-СТ ($91,1 \pm 0,15 \text{ мм}^2$) на $1,2 \text{ мм}^2$ ($P < 0,05$).

Характеризуючи динаміку сумарної площі нервових петель вздовж кишкової стінки, слід зазначити, що в абсолютних величинах (мм^2) вона є подібною до динаміки сумарної площі нервових вузлів, проте у відносних величинах (%) є значно меншою. Це обумовлено фактом великої різниці (у 15 разів і більше) в абсолютних значеннях сумарної площі обох показників, що впливає на статистичні розрахунки.

Поряд з тим, проаналізувавши сумарну площу нервових петель, що розташовані на ділянці 1 см^2 окремих кишочок, виявили, що динаміка її величини вздовж всього кишечнику є подібною до динаміки середньої площі нервових петель і протилежною до динаміки їх кількості. Виявлена морфометрична закономірність вказує на те, що зростання кількості нервових петель призводить до зменшення їх середньої та сумарної площі, а, отже, обумовлює збільшення насиченості кишкової стінки нервовими структурами.

На основі сумарної площі нервових вузлів та нервових петель, що розташовані на 1 см^2 кишкової стінки, за залишковим принципом обчислено сумарну площу нервових тяжів цієї ж ділянки (табл. 9). Її зв'язок з типом автономної регуляції функцій проходить за тим же принципом, що й у показника сумарної площі нервових вузлів.

Таблиця 9

Сумарна площа тяжів між'язового нервового сплетення, що розташовані на 1 см^2 кишкової стінки, мм^2

Назва кишки	Групи курей	
	Кури-СТ	Кури-СТ-НТ
Дванадцятипала	$5,4 \pm 0,12^*$	$5,1 \pm 0,19$
Порожня	$5,5 \pm 0,17$	$7,1 \pm 0,14^{***}$
Клубова	$5,9 \pm 0,18$	$6,2 \pm 0,13^*$
Сліпі (середній показник ділянки основи)	$4,9 \pm 0,26$	$5,3 \pm 0,21^{**}$
Пряма	$8,1 \pm 0,12$	$9,5 \pm 0,21^{***}$

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

Насамперед слід відзначити, що у всіх досліджуваних кишках обох груп птиці сумарна площа нервових тяжів перевищує сумарну площу нервових вузлів. Також майже у всіх кишках (за винятком дванадцятипалої) перевага за даним показником належить курам з підвищеним

тонусом парасимпатичних центрів. У дванадцятипалій кишці кури-СТ-НТ, мінімально (на $0,3 \text{ мм}^2$ $P<0,05$) поступаються курам СТ. У порожній кишці вказана різниця збільшується більше ніж у 5 разів і перевага переходить до курей з нормотонічним нахилом автономного балансу. Птиця з акцентованою симпатотонією поступається на $1,6 \text{ мм}^2$ ($P<0,001$). Клубова кишка характеризується зниженням домінуючого становища курей-симпто-нормотоніків над курами-симпатотоніками до $0,3 \text{ мм}^2$ ($P<0,05$). На початку товстої кишки (у сліпих кишках) відмінності між типами автономного балансу не значно зростають. При цьому кури зі стійким симпатичним тонусом поступаються птиці схильній до нормотонії на $0,4 \text{ мм}^2$ ($P<0,01$). Проте у прямій кишці перевага курей-СТ-НТ над курами-СТ підвищується до $1,4 \text{ мм}^2$ ($P<0,001$).

Вирахувавши середні значення показників сумарної площі нервових тяжів для окремих відділів кишки з'ясували, що в тонкій кишці перевага курей з симпто-нормотонічним типом автономної регуляції ($6,1\pm 0,11 \text{ мм}^2$) над птицею з симпатотонічним типом ($5,6\pm 0,09 \text{ мм}^2$) становить $0,5 \text{ мм}^2$ ($P<0,01$). У товстій кишці різниця між курами зі стійкою симпатотонією ($6,5\pm 0,19 \text{ мм}^2$) та з підвищеним парасимпатичним тонусом ($7,4\pm 0,23 \text{ мм}^2$) зростає до $0,9 \text{ мм}^2$ ($P<0,001$). На рівні всього кишечника домінуюче становище курей-СТ-НТ ($6,7\pm 0,12 \text{ мм}^2$) над курами-СТ ($6,1\pm 0,10 \text{ мм}^2$) дорівнює $0,6 \text{ мм}^2$ ($P<0,001$).

Отже нервові вузли та нервові тяжі, маючи подібну залежність від інтегруючого тону автономних центрів, формують структурну цілісність, яка, визначає насиченість кишкової стінки нервовими елементами та, очевидно, направлена на забезпечення оптимальних параметрів функціонування кишкової стінки при різних типах інтегруючого тону симпатичних та парасимпатичних центрів.

На основі об'єднання показників сумарної площі нервових вузлів та нервових тяжів, що розташовані на 1 см^2 кишкової стінки (яку приймали за 100 %), обчислено сумарну площу нервових структур цієї ділянки (також виражену у %).

Найменшу площу при обох типах автономного балансу нервові структури займають у дванадцятипалій кишці, де перевага курей-СТ-НТ (7,7 %) над курами-СТ (7,2 %) становить 0,5 %. У порожній кишці різниця між курами різних груп значно збільшується та досягає свого максимуму. При цьому кури з чітко вираженою симпатотонією (7,8 %) поступаються птиці з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів (10,3 %) на 2,5 %. Клубова кишка характеризується подальшим збільшенням сумарної площі нервових структур у курей-СТ до 8,6 %, та зменшенням цього показника у СТ-НТ до 9,6 %. Різниця між ними при цьому знижується до 1,0 %. Проте найменш виражені відмінності між групами птиці спостерігаються

на початку товстої кишки (в основі сліпих кишок), де також відмічається і подальше зменшення величини досліджуваного показника. У цій ділянці кури з нормотонічним нахилом автономного балансу (7,9 %) переважають курей з підвищеним симпатичним тонусом (7,3 %) на 0,6 %. У прямій кишці сумарна площа нервових елементів суттєво збільшується та досягає максимальних значень у кишкової стінці. Паралельно зростає різниця між птицею різних груп і кури-симпатотоніки (12,5 %) поступаються курам-симпато-нормотонікам (14,3 %) вже на 1,8 %.

ВИСНОВКИ

Типологічні особливості автономного тонусу мають достовірно високий вплив на структуру між'язового нервового сплетення кишечнику курей. Характер цього впливу значною мірою пов'язаний з ділянкою кишкової стінки.

Зростання тонусу блукаючого нерва у курей обумовлює збільшення кількості нервових вузлів між'язового нервового сплетення всіх досліджених кишок. Аналогічна закономірність також стосується кількості нервових петель. Зв'язок між цими показниками підтверджується і їх динамікою, яка має підйоми та падіння в одних і тих же ділянках кишкової стінки.

При цьому, окремі кишки характеризуються специфічним співвідношенням нервових вузлів та нервових петель різного розміру, а типологічні особливості автономного тонусу сприяють формуванню певних відмінностей просторової організації між'язового нервового сплетення в різних кишках. Це проявляється у величині середньої площі нервових петель, яка має протилежну залежність від типу автономного тонусу, порівняно із середньої площею нервових вузлів. Тому, у всіх досліджених кишках кури-СТ-НТ за цим показником поступаються курам-СТ, а поступове зменшення площі петель у порожній, клубовій та прямій кишках курей обох груп відповідає зростанню їх кількості. Внаслідок цього, співвідношення між середніми площами нервової петлі та нервового вузла в обох групах птахів має подібну динаміку вздовж кишкової стінки. Причому, на початку кишки відмінності між групами курей є яскраво вираженими і поступово, переходячи від кишки до кишки, згладжуються, а в кінці кишечнику є фактично відсутніми.

У кінцевому результаті у курей зі стійкою симпатотонією форма між'язового нервового сплетення є більш широкопетлистою, а в курей з нормо-тонічним нахилом автономного балансу – більш вузькопетлистою.

Назагал, в обох типів інтегруючого тонусу автономних центрів вздовж тонкої кишки проходить поступове зростання рівня насиченості кишкової

стілки нервовими структурами. На початку товстої кишки (у основі сліпих кишок) відсоток нервових елементів зменшується, проте у прямій кишці знову збільшується, хоча, відмінності між групами курей в останній ділянці майже не виражені. При цьому, кількісні показники нервових вузлів мають більший вплив на рівень насиченості кишкової стінки нервовими елементами, порівняно з площею окремо взятого вузла.

АНОТАЦІЯ

Морфологічні характеристики та функціональні показники кишечника перебувають під регуляторним впливом сукупного тонусу симпатичних та парасимпатичних центрів. Встановлення зв'язку між типом автономного тонусу курей та структурою між'язового нервового сплетення їх кишечника дозволяє охарактеризувати особливості регуляторно-трофічних процесів у кишкової стінці.

Результати досліджень доводять, що кількість нервових вузлів, розташованих на 1см^2 кишкової стінки вздовж всього кишечника набуває більших величин у курей з підвищеним тонусом парасимпатичних центрів. Аналогічна закономірність стосується і кількості нервових петель. Тому, співвідношення між цими показниками в обох дослідних групах птиці залишається приблизно однаковим. При цьому, окремі кишки характеризуються специфічним співвідношенням нервових вузлів різного розміру, а типологічні особливості автономного тонусу сприяють формуванню певних відмінностей просторової організації між'язового нервового сплетення в різних кишках. Це проявляється у величині середньої площі нервових петель, яка має протилежну залежність від типу автономного тонусу, порівняно із середньої площею нервових вузлів. Тому, у всіх кишках кури з нормотонічним нахилом автономного тонусу за цим показником поступаються курам з стабільно високим тонусом симпатичних центрів. Сумарна площа нервових вузлів також характеризується певними варіаціями, що обумовлюються як інтегруючим тонусом автономних центрів, так і ділянкою кишки. Важливо зазначити, що кількісні показники нервових вузлів мають більший вплив на рівень насиченості кишкової стінки нервовими елементами, порівняно з площею окремо взятого вузла. Поряд з тим, більші значення сумарної площі нервових вузлів відповідають курам-СТ-НТ, а сумарна площа нервових петель у всьому кишечнику, навпаки, набуває більших значень в курей-СТ. Назагал, площа структур між'язового нервового сплетення кишечника в обох групах курей проявляє тенденцію до зростання в каудальному напрямку. У курей з нормотонічним нахилом автономного тонусу інтенсивність цього процесу є більш вираженою: у дванадцятипалій

кишці – на 0,5 %, у порожній кишці – на 2,5 %, у клубовій кишці – на 1,0 %, у сліпих кишках – на 0,6 % та у прямій кишці – на 1,8 %.

Література

1. Gershon M. D. The enteric nervous system. *Annual Review of Neuroscience*. 1981. No 4. P. 227–272. doi: 10.1146/annurev.ne.04.030181.001303
2. Sharkey K. A., Mawe G. M. The enteric nervous system. *Physiological Reviews*. 2023. No 103(2). P. 1487–1564. doi: 10.1152/physrev.00018.2022
3. Тибінка А. М., Кононенко В. С. Особливості між'язового нервового сплетіння кишечника. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького*. Львів, 2009. № 3(42). С. 175–181.
4. Kuder T., Nowak E., Szczurkowski A., Kuchinka J. The comparative analysis of the myenteric plexus in pigeon and hen. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 2003. No 32(1). P. 1–5. doi: 10.1046/j.1439-0264.2003.00380.x
5. Furness J. B., Costa M. Types of nerves in the enteric nervous system. *Neuroscience*. 1980. No 5(1). P. 1–20. doi: 10.1016/0306-4522(80)90067-6
6. Wood J. D. Application of classification schemes to the enteric nervous system. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 1994. No 48(1). P. 17–29. doi: 10.1016/0165-1838(94)90156-2
7. Baevsky R. M., Chernikova A. G. Heart rate variability analysis: physiological foundations and main methods. *Cardiometry*. 2017. No 10. P. 66–76. doi: 10.12710/cardiometry.2017.10.6676
8. Mulisch, M., Welsch, U. Romeis – Microscopic Technique. Berlin : Springer Spektrum. (in German). 2015. doi: 10.1007/978-3-642-55190-1
9. Paran T. S., Rolle U., Puri P. Age-related changes in the myenteric plexus of the porcine bowel. *Journal of Pediatric Surgery*. 2009. No 44(9). P. 1771–1777. doi: 10.1016/j.jpedsurg.2008.12.018
10. Doxey D. L., Pearson G. T., Milne E. M., Gilmour J. S., Chisholm H. K. The equine enteric nervous system – Neuron characterization and distribution in adults and juveniles. *Veterinary Research Communications*. 1995. No 19. P. 433–449. doi: 10.1007/BF01839331
11. Yang P., Gandahi J. A., Zhang Q., Zhang L. L., Bian X. G., Wu L., Liu Y., Chen Q. S. Quantitative changes of nitrergic neurons during postnatal development of chicken myenteric plexus. *Journal of Zhejiang University-SCIENCE B*. 2013. No 14(10). P. 886–895. doi: 10.1631/jzus.B1300005
12. Gabella G., Halasy K. On the nerve plexus of the chicken gizzard. *Anatomy and Embryology*. 1987. No 177(2). P. 97–103. doi: 10.1007/BF00572533

13. Brehmer A. Classification of human enteric neurons. *Histochemistry and Cell Biology*. 2021. No 156(2). P. 95–108. doi: 10.1007/s00418-021-02002-y

14. Ти́бінка А. М. Зв'язок типу автономної регуляції функцій в організмі курей з морфометричними показниками міжм'язового нервового сплетіння їх кишечника. *Ветеринарна біотехнологія*. 2008. № 12. С. 264–268.

15. Ти́бінка А. М. Характеристика міжм'язового нервового сплетіння кишечника у курей із різною типологією автономних впливів. *Вісник державного вищого навчального закладу “Державний агрокологічний університет”*. Житомир, 2008. № 1(21). С. 151–154.

16. Gabella G., Trigg P. Size of neurons and glial cells in the enteric ganglia of mice, guinea-pigs, rabbits and sheep. *Journal of Neurocytology*. 1984. No 13(1). P. 49–71. doi: 10.1007/BF01148318

17. Gabella G. On the plasticity of form and structure of enteric ganglia. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 1990. No 30. P. 59–66. doi: 10.1016/0165-1838(90)90103-p

18. Ali H. A., McLelland J. Variations in neuron size in the avian intestinal myenteric plexus. *Anatomischer Anzeiger*. 1980. No 147(4). P. 348–353.

19. Ти́бінка А. М. Характеристика вузлів міжм'язового нервового сплетіння кишечника курей з різними типологічними особливостями автономного тонусу. *Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Збірник наукових праць Харківської державної зооветеринарної академії*. Харків, 2012. № 24(2). С. 102–107.

20. Giaroni C., Ponti F., Cosentino M., Lecchini S., Frigo G. Plasticity in the enteric nervous system. *Gastroenterology*. 1999. No 117(6). P. 1438–1458. doi: 10.1016/S0016-5085(99)70295-7

21. Jabbur S. J., El-Kak F. H., Nassar C. F. The enteric nervous system – an overview. *Medicinal Research Reviews*. 1988. No 8(3). P. 459–469. doi: 10.1002/med.2610080306

22. Furness J. B., Bornstein J. C., Smith T. K. The normal structure of gastrointestinal innervation. *Journal of Gastroenterology and Hepatology*. 1990. No 5(1). P. 1–9. doi: 10.1111/j.1440-1746.1990.tb01777.x

23. Hansen M. B. The enteric nervous system I: organisation and classification. *Pharmacology & Toxicology*. 2003. No 92(3). P. 105–113. doi: 10.1034/j.1600-0773.2003.t01-1-920301.x

24. Ти́бінка А. М. Особливості структури міжм'язового нервового сплетіння кишечника у курей з різною типологією автономного тонусу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. Серія “Ветеринарні науки”*. Львів, 2013. № 3(57). С. 301–306.

25. Тибінка А. М. Морфометричні особливості міжм'язового нервового сплетення кишкового курей з різною типологією автономного тонусу. *Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького. Серія «Ветеринарні науки»*. Львів, 2014. № 2(59). С. 318–323.

26. Тибінка А. М. Вплив типу автономного тонусу на структуру міжм'язового нервового сплетення кишкового курей. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів та природокористування України. Серія «Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва»*. Львів, 2015. № 217(1). С. 180–184.

27. Balemba O. B., Mbassa G. K., Semuguruka W. D., Assey R. J., Kahwa C. K., Hay-Schmidt A., Dantzer V. The topography, architecture and structure of the enteric nervous system in the jejunum and ileum of cattle. *Journal of Anatomy*. 1999. No 195(1). P. 1–9. doi: 10.1046/j.1469-7580.1999.19510001.x

28. Christensen J., Stiles M. J., Rick G. A., Sutherland J. Comparative anatomy of the myenteric plexus of the distal colon in eight mammals. *Gastroenterology*. 1984. No 86(4). P. 706–713.

29. Тибінка А. М. Вплив інтегруючого тонусу автономних центрів на структуру аурбахівського сплетіння кишкового курей. *Аграрний вісник Причорномор'я. Збірник наукових праць. Ветеринарні науки*. Львів, 2008. № 42(1). С. 23–27.

30. Тибінка А. М. Площа структур аурбахівського сплетіння кишкового курей різного типу автономної регуляції. *Науковий вісник Луганського національного аграрного університету*. Львів, 2012. № 40. С. 194–199.

31. Ali H. A., McLelland J. Neuron number in the intestinal myenteric plexus of the domestic fowl (*Gallus gallus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 1979. No 8(3). P. 277–283. doi: 10.1111/j.1439-0264.1979.tb00813.x

32. Gabella G. The number of neurons in the small intestine of mice, guinea-pigs and sheep. *Neuroscience*. 1987. No 22(2). P. 737–752. doi: 10.1016/0306-4522(87)90369-1

Information about the author:

Тибінка Андрій Миколайович,

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 of Ukraine

50, Pekarska str., Lviv, 79010, Ukraine