Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького
Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies

doi:10.15421/nvlvet7813

ISSN 2518–7554 print
ISSN 2518–1327 online

<http://nvlvet.com.ua/>

УДК 619:611:636.5

Структура та розвиток судин брижі кишечника

А.М. Тибінка
a.m.tybinka@gmail.com

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького,
вул. Пекарська, 50, м. Львів, 79010 Україна

Представлено огляд результатів різних наукових досліджень, що відображають процеси вікового становлення морфо-функціональних особливостей брижових кишкових судин. При цьому, показано, що формування мікроциркуляторного русла брижі починається в окремих її сегментах. Спочатку з'являються окремі артеріо-венулярні петлі, в середині яких можна побачити капіляри. Поступово формується розгалужена сітка капілярів, кількість артеріол та венул зростає, збільшується також і їх діаметр. Цей процес тісно пов'язаний із віковим зростанням площі самих брижових сегментів.

Зміна умов зовнішнього та внутрішнього середовища організму (голодування, гравітаційні впливи, гіподинамія) обумовлюють формування морфологічних реакцій зі сторони судин мікроциркуляторного русла кишкової стінки та брижі, які мають фазовий характер.

Супутниками судин часто є нервові стовбури. По мірі наближення до кишкової стінки їх кількість і товщина суттєво зменшується. Симпатичні нервові стовбури навколо судин формують сильно розвинене сплетення, в якому виявляють як безмієлінові, так і мієлінові волокна. Значна частина цих волокон далі входить нервову сітку на межі між зовнішньою та середньою (м'язовою) оболонками судин. Щільність та структура цих нервових сплечень значно відрізняється в артеріальних та венозних судинах брижі.

Крім нервових волокон у зовнішній оболонці судин також трапляються складні рецепторні структури різного розміру. У поверхневих шарах зовнішньої судинної оболонки, або у сполучній тканині навколо неї, виявлено нервові клітини, які розташовуються або одинарно, або у формі мікровузлів. За будовою виявлені нейрони належать до мультиполярних або псевдоуніполярних. Артерії, що кровопостачають передні ділянки кишки характеризуються більшою насиченістю нервовими елементами порівняно з судинами, що несуть кров до її каудальних ділянок. Ембріональний розвиток нервових структур судинної стінки тісно пов'язаний з розвитком самих судин і особливо з формування їх м'язової оболонки. Основна тенденція цього процесу направлена на поступове ускладнення нервових компонентів, що відображається на функціональних можливостях судин.

Ключові слова: брижа кишечника, морфологія судин брижі, іннервація судин брижі, розвиток судин брижі.

Структура и развитие сосудов брыжейки кишечника

А.М. Тыбинка
a.m.tybinka@gmail.com

Львовский национальный университет ветеринарной медицины и биотехнологий имени С.З. Гжицкого,
ул. Пекарская, 50, г. Львов, 79010, Украина

Представлен обзор результатов различных научных исследований, отражающих процессы возрастного становления морфо-функциональных особенностей брыжеечных кишечных сосудов. При этом, показано, что формирование микроциркуляторного русла брыжейки начинается в отдельных ее сегментах. Сначала появляются отдельные артерио-венулярные петли, внутри которых можно увидеть капилляры. Постепенно формируется разветвленная сеть капилляров, количество артериол и венул растет, увеличивается также и их диаметр. Этот процесс тесно связан с возрастным ростом площади самых брыжеечных сегментов.

Изменение условий внешней и внутренней среды организма (голодание, гравитационные воздействия, гиподинамия) обу-

Citation:

Tybinka, A.M. (2017). Structure and development of vessels in the intestinal mesentery. *Scientific Messenger LNUVMB*, 19(78), 62–67.

словляют формирование морфологических реакций со стороны сосудов микроциркуляторного русла кишечной стенки и брыжейки, которые имеют фазовый характер.

Спутниками сосудов часто являются нервные стволы. По мере приближения к кишечной стенке их количество и толщина существенно уменьшается. Симпатические нервные стволы вокруг сосудов формируют сильно развитое сплетение, в котором обнаруживают как безмиелоновые, так и миелоновые волокна. Значительная часть этих волокон дальше входит нервную сетку на границе между внешней и средней (мышечной) оболочками сосудов. Плотность и структура этих нервных сплетений значительно отличается в артериальных и венозных сосудах брыжейки.

Кроме нервных волокон во внешней оболочке сосудов также встречаются сложные рецепторные структуры разного размера. В поверхностных слоях внешней сосудистой оболочки, или в соединительной ткани вокруг нее, обнаружено нервные клетки, которые располагаются или одиночно, или в форме микроузлов. По строению обнаруженные нейроны относятся к мультиполярным или псевдоуниполярным. Артерии, питающие передние участки кишки характеризуются большей насыщенностью нервными элементами по сравнению с сосудами, несущими кровь к ее каудальным участкам. Эмбриональное развитие нервных структур сосудистой стенки тесно связано с развитием самих сосудов и особенно с формированием их мышечной оболочки. Основная тенденция этого процесса направлена на постепенное усложнение нервных компонентов, что отображается на функциональных возможностях сосудов.

Ключевые слова: брыжейка кишечника, морфология сосудов брыжейки, иннервация сосудов брыжейки, развитие сосудов брыжейки.

Structure and development of vessels in the intestinal mesentery

A.M. Tybinka
a.m.tybinka@gmail.com

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies Lviv,
Pekarska Str., 50, Lviv, 79010, Ukraine

The review of the results of various scientific studies, reflecting the processes of age formation of morphological and functional features of the mesenteric intestinal vessels, is presented. In this case, it has been shown that the formation of the microcirculatory channel of mesentery begins in its separate segments. Firstly, there are separate arterial and venous loops, in the middle of which one can see the capillaries. The branched net of capillaries is gradually formed and the number of arterioles and venules increases, and their diameter also increases. This process is closely related to the age-related growth of the area of the mesentery segments themselves.

The process of changing the conditions of the external and internal environment of the organism (starvation, gravitational influences, hypodynamia) causes the formation of morphological reactions from the side of the vessels of the microcirculatory channel of the intestinal wall and ripples that have a phase character.

Nerve trunks can be often satellites of vessels. Since they approach the intestinal wall, their number and thickness significantly decreases. Sympathetic nerve trunks around the vessels form a highly developed plexus, in which both non-myelin and myelin fibers are detected. A great number of these fibers further includes the nerve mesh on the border between the outer and middle (muscle) vessels of the vessels. The density and structure of these nerve plexuses is significantly different in the arterial and venous vessels of mesentery.

In addition to nerve fibers in the outer envelope of the vessels, the complex receptor structures of different sizes can also occur. In the surface layers of the outer vascular, or in the connective tissue around it, nerve cells are found, which are either single or micro-nodes. The neurons found can be divided by structure into: multipole or pseudo-unipolar. The arteries, which supply blood to the anterior sections of the intestine, are characterized by a greater saturation of the nerve cells compared with the vessels carrying the blood to its caudal regions. Embryonic development of the nervous structures of the vascular wall is closely related to the development of the vessels themselves, and especially the formation of their muscular membrane. The main trend of this process is directed to the gradual complication of the nervous components, which is reflected in the functional capabilities of the vessels.

Key words: mesentery of intestine, morphology of mesentery vessels, innervation of mesentery vessels, development of mesentery vessels.

Вступ

Процес розвитку мікроциркуляторного русла органа можна поділити на три періоди: 1) виникнення і становлення первинного внутрішньоорганного протокапілярного русла; 2) формування на його основі вторинного органоспецифічного гемомікроциркуляторного русла, яке забезпечує інтеграцію на рівні системи «кров – робочі елементи органа» і сприяє виконанню органоспецифічних функцій; 3) адаптаційні структурні перебудови цього русла та підвищення його функціональної активності відповідно до метаболічних потреб органа, що розвивається (Jarygin and Korablev, 1994; Kozlov, 1997; Kuzmenko et al., 1998; Bobryk et al., 2002). При цьому виявлено, що

пренатальний розвиток судин мікроциркуляторного русла у серозній оболонці тонкої та товстої кишки проходить однотипово і не має принципових відмінностей (Cherkasov et al., 2006).

Формування брижових судин відбувається протягом пренатального розвитку. Поряд з тим, формування власного мікроциркуляторного русла самої брижі щурів починається в окремих її сегментах з третього тижня постнатального розвитку. Спочатку з'являються окремі артеріо-венулярні петлі, в середині яких можна побачити капіляри. До 5-7 тижнів формується розгалужена сітка капілярів, кількість артеріол та венул зростає, збільшується також і їх діаметр. Максимальна кількість капілярів відмічається у брижі щурів п'яти тижневого віку. До 13 тижня життя мік-

роциркуляторне русло брижі набуває дефінітивної структури (Kistanova, 1985; Kuprijanov et al., 1993). Процес формування судин власне брижового русла щурів тісно пов'язаний із віковим зростанням площі їх брижових сегментів. У тварин 3 тижневого віку середня площа сегменту брижі становить $40,6 \pm 1,8 \text{ мм}^2$; у 4 тижні – $84,9 \pm 2,4 \text{ мм}^2$; у 5 тижнів – $112,3 \pm 4,5 \text{ мм}^2$; у 6 тижнів – $126,1 \pm 6,2 \text{ мм}^2$; у 7 тижнів – $133,3 \pm 4,7 \text{ мм}^2$; у 8 тижнів – $151,8 \pm 9,4 \text{ мм}^2$ та у 13 тижнів – $178,0 \pm 10,3 \text{ мм}^2$ (Kuprijanov, 1972; Kozlov et al., 1991).

Зміна умов зовнішнього та внутрішнього середовища організму чи їх експериментальне моделювання (голодування, гравітаційні перевантаження, гіпокінезія, гіподинамія), обумовлюють формування морфологічних реакцій зі сторони судин мікроциркуляторного русла кишкової стінки (Nikitin, 1974; Gooden, 1980; Pourageaud, 1997; Thapaliya et al., 1999; Christopher et al., 2014) та брижі (власне брижових судин), що мають фазовий характер. Фаза адаптації, яка характеризується функціональними реакціями судин, змінюється їх компенсаторною перебудовою та формуванням нового структурного рівня мікроциркуляторних показників. Посилення обмінних порушень призводить до порушення морфологічних механізмів та розвитку патологічних змін, характерних для фази декомпенсації. Це проявляється у зниженні діаметру судин, збільшенню відстані між капілярами та зменшенні площі капілярної сітки (Карєнова, 1985).

Супутниками судин часто є нервові стовбури, або пучки тонких волокон, які можуть не мати жодного зв'язку з судинами. Проте часто від цих нервових структур відгалужуються гілки і направляються до зовнішньої оболонки судин де утворюють сильно розвинене периваскулярне сплетення. Ступінь розвитку останнього залежить від вираженості м'язової оболонки судин. Від периваскулярного сплетення відходять тонкі пучки чи окремі нервові волокна, що проходять через зовнішню оболонку судини, багаторазово діляться і вливаються у вузькопетлясту нервову сітку, основна маса якої розташована на межі між зовнішньою та м'язовою оболонками. При цьому, обидва шари нервових волокон характеризуються функціональною єдністю і спільно утворюють дифузну сітку, яка тягнеться вздовж судини та постійно галузиться разом із судинами (Bolton, 1968; Gabrieljan et al., 1987). Структура нервових сплетень кровоносних судин різних ділянок органів травлення має характерні відмінності. У коня нервові сплетення артерій різних відділів кишки є менш густими та щільним, порівняно з стравохідними артеріями. У стінці вен нервові волокна розташовані більш рихлою та широкопетлястою сіткою, яка інколи виявляється і під внутрішньою оболонкою судин (Trjarkin, 1961; Van Helden, 1988; Smyth et al., 2000). У брижових артеріях людей щільність симпатичних нервів є значно меншою ніж в венах. Це обумовлює значну ємність венозного кровоносного русла брижі (Birch et al., 2008).

У брижі голуба виявлено, що серед нервових волокон, які формують адренергічні нервові сплетення навколо судин трапляються як безм'якушеві, так і м'якушеві. По всій довжині адренергічних волокон

спостерігалися виражені варикозні розширення з депонованими катехоламінами (Zalalidinov, 1983; Kuder et al., 2001).

Значний інтерес викликають дослідження, у яких показано, що, на відміну від ссавців, у стінці краніальної брижової артерії птиці (курка, голуб) двом шарам м'язової оболонки відповідають два роздільних адренергічних сплетення. Основне сплетення розміщене на поверхні колового шару гладких м'язів. Від нього нервові волокна направляються радіально до поздовжнього шару, де вони формують рідкопетлисту тривимірну сітку. Таким чином, вказана судина містить три нервові сплетення: адвентиційне, зовнішнє м'язове та внутрішнє м'язове (Bukinich, 1973; Gooden, 1978). Ще одна особливість вказаних видів птиці полягає у тому, що м'язова оболонка їх краніальної брижової артерії крім адренергічних волокон містить також і холінергічні. У ссавців в цій же ділянці було виявлено лише адренергічну іннервацію. Холінергічні елементи описані також і в нервових стовбурах зовнішньої оболонки цієї артерії. Як у краніальній брижовій артерії, так і інших магістральних судинах птиці спостерігається суттєво більша кількість нервових волокон порівняно з ссавцями. Ці волокна також значно сильніше насичені катехоламінами. Це вказує на більш виражений вплив на судинну стінку зі сторони симпатичного відділу автономної нервової системи (Knight and McGregor, 1974; Ozirskaia, 1982).

Підвищення тонуусу симпатичних волокон апарату травлення призводить до констрикції артеріальних та венозних судин. Це призводить до збільшення капілярного гідростатичного тиску та зміщення транскапілярного обміну в сторону фільтрації внутрішньосудинної рідини у екстраваскулярний простір. При цьому моторна активність кишки пригнічується (McGregor, 1971; Klemm et al., 1993; Pokydko et al., 2001). Також Парасимпатична іннервація шлунково-кишкового тракту досить тісно пов'язана з імунними реакціями у кишкової стінці. Доведено, що стимуляція тонічної активності блукаючих нервів призводить до суттєвого зниження кишкового запалення та відновлення кишкового гомеостазу. Поряд з тим, повне усунення холінергічних впливів шляхом ваготомії призводить до обумовленого протилежного ефекту (Matteoli and Boeckxstaens, 2013).

Досить не рівноцінною є іннервація різних ділянок однієї судини. На судинах мікроциркуляторного русла брижі щурів виявлено ділянки підвищеної щільності адренергічних волокон, які в одних випадках мали вигляд синусоподібних розширень, в інших – різких вигинів та спіральних звивистих намоток або клубочків. Проаналізувавши морфологічну структуру судин виявили, що ці ділянки відповідають місцям розташування прекапілярних сфінктерів (Hajzman, 1982; Govyryn et al., 1987; Nan et al., 2000).

По мірі наближення до кишкової стінки кількість і товщина нервових волокон, що супроводжують окрему артерію суттєво зменшується. Так, у собаки нервове сплетення навколо кишкової артерії першого порядку складається з $13,9 \pm 2,3$ нервових стовбурів; у артерії другого порядку – $8,9 \pm 2,4$ нервових стовбурів; третього порядку – $8,0 \pm 2,6$ і четвертого порядку –

6,6 ± 2,5 нервових стовбурів. При цьому товщина цих стовбурів у цих же артерій відповідно становить: 67,6 ± 51,2 мкм; 55,7 ± 31,3 мкм; 51,9 ± 28,1 мкм та 54,9 ± 24,4 мкм. Поступове зниження кількості волокон великого калібру пов'язане з біфуркаційним поділом артерій і їх нервових сплетень, а також з виходом цих волокон за межі сплетень в тканини брижі і формування ними чутливих закінчень. Даний процес супроводжується зміною співвідношення між кількістю м'якушевих та безм'якушевих волокон в складі периаартеріальних нервових сплетень, яке у артерій I порядку відповідно становить: 91,9% і 8,1%; у артерій II порядку – 93,8% і 6,2%; III порядку – 85,2% і 14,8% та IV порядку – 71,8% і 21,9% (Nikulin, 1969).

Крім нервових волокон у зовнішній оболонці судин трапляються складні інкапсульовані рецепторні закінчення, розміром від 450 x 490 мкм до 370 x 1300 мкм. Вони складаються з декількох циліндричних колб, додатково оточених загальною зовнішньою капсулою (Belokurenko, 1977; Itoh et al., 1983). Також у поверхневих шарах зовнішньої судинної оболонки, або периадвентиційній клітковині виявлено нервові клітини, які розташовуються або одинарно, або у формі мікрогангліїв. За будовою виявлені нейрони належать до мультиполярних або псевдоуніполярних. Артерії, що кровопостачають передні ділянки кишки характеризуються більшою насиченістю нервовими елементами порівняно з судинами, що несуть кров до каудальних ділянок кишкової стінки.

Розвиток нервових елементів брижових артерій характеризується тим, що під час пренатального розвитку вони спочатку мають вигляд тонких стовбурів, які складаються лише з безм'якушевих волокон. Рецепторний апарат у цей період має просту будову і складається з тонких безм'якушевих волокон, які губляться серед клітин зовнішньої та середньої оболонок стінки артерії, ділячись, при цьому, на кілька коротких терміналей. З четвертого місяця внутрішньоутробного розвитку починаються формуватися інкапсульовані рецепторні структури на зразок тілець Фатер-Пачіні та інших колбоподібних структур. Вони розвиваються в кінцевому відділі волокон, у яких проходить мієлінізація і навколо яких дифузно розташовуються ядра гліальних клітин. До п'ятого місяця ці ядра вже лежать у кілька шарів і мають виражену сплюснену форму. Неінкапсульовані рецептори у плодів 5–6 місячного віку утворені м'якушевыми волокнами, мають цілком дефінітивну структуру і представлені компактними кущами, окремі термінали яких на кінцях містять ніжні ретикулярні пластинки чи булавоподібні потовщення. Подібна будова характерна і для полівалентних рецепторів, що одночасно іннервують тканину брижі та стінку судини. Перші цілком сформовані інкапсульовані рецептори трапляються у 7–8 місяців. Проте, розвиток різних видів рецепторних структур продовжується і надалі. Особливо це стосується процесу мієлінізації нервових волокон, який є далеким від завершення навіть в кінці внутрішньоутробного розвитку (Zalaldinov, 1968; Hill et al., 1983; Hill and Ngu, 1987; Stovichek and Akkuratov, 1997).

У постнатальний період розвитку проходить про-

гресивне наростання кількості мієлінових волокон у нервових сплетеннях брижових судин, яка до зрілого віку збільшується у 3,4–6 разів. При цьому частка товстих м'якушевих волокон у цей віковий період складає 2–14%, середніх м'якушевих волокон – 37%, решту становлять тонкі м'якушеві волокна (Stovichek, 2004).

Висновки

Судинне русло брижі кишечника формується в процесі онтогенезу, як складний морфофункціональний комплекс, що тісно пов'язаний з автономною нервовою системою. Він забезпечує кровопостачання та іннервацію кишкової стінки, виконує важливі рецепторні та депонуючі функції. Бере активну участь у перерозподілі крові в організмі. Саме тому брижові судини є важливою та невід'ємною частиною процесу травлення.

Перспективи подальших досліджень. Полягають у вивченні видових морфофункціональних особливостей брижових судин та процесів їх нервової і гуморальної регуляції.

Бібліографічні посилання

- Kuzmenko, Yu.Iu., Andriienko, O.P., Buianova, O.V. (1998). Strukturni zakonomirnosti rozvytku hemomikrotsyrkulatornoho rusla v prenatalnomu periodi ontogenezu liudyny. Visnyk morfolohii. 2, 191–192 (in Ukrainian).
- Jarygin, N.E., Korablev, A.V. (1994). Varianty rosta sosudov i morfofunkcional'nye preobrazovaniya vnutriorgannogo krovenosnogo rusla v ontogeneze. Morfologija. 106(1), 103–114 (in Russian).
- Bobryk, I.I., Cherkasov, V.H., Shevchenko, O.O. (2002). Pervynnyi anhiogenez v trubchastykh orhanakh liudyny na protiazhi embriogenezu. Tavrycheskyi medyko-byolohycheskyi vestnyk. 5(3), 41–43 (in Ukrainian).
- Kozlov, V.I. (1997). Razvitie sistemy mikrocirkuljacii v ontogeneze. Morfologija. 113(3), 59–60 (in Russian).
- Cherkasov, V.G., Shevchenko, O.O., Dzevul'ska, I.V. (2006). Mikrocirkuljatorne ruslo seroznih obolonok funkcional'no riznih organiv ljudini v prenatal'nomu periodi ontogenezu. Visnik problem biologii i medicini. 2, 338–340 (in Russian).
- Kistanova, E.K. (1985). Stanovlenie reaktivnosti mikrocirkuljatornoj sistemy bryzhejki krysa v period polovogo sozrevaniya. Bjulleten' jeksperimental'noj biologii i medicyny. T. XCIX. 2, 135–138 (in Russian).
- Kuprijanov, V.V., Mironov, V.A., Mironov, A.A., Gurina, O.Ju. (1993). Angiogenez. M.: NIO Kvartet (in Russian).
- Kozlov, V.I., Mel'man, E.P., Nejko, E.M., Shutka, B.V. (1991). Gistofiziologija kapillarov. S.-Peterburg: Nauka (in Russian).
- Kuprijanov, V.V. (1972). Sistema mikrocirkuljacii i mikrocirkuljatornoe ruslo. Arhiv anatomii, gistologii i jembriologii. LXII, 3, 14–24 (in Russian).
- Nikitin, M.V. (1974). Vlijanie gravitacionnyh peregruzok,

- gipokinezii i gipodinamii na stroenie sosudistogo rusla kishechnika. *Arhiv anatomii, gistologii i jembriologii*. LXVI, 3, 54–61 (in Russian).
- Gooden, B.A. (1980). The effect of hypoxia on vasoconstrictor responses of isolated mesenteric arterial vasculature from chicken and duckling. *Comparative Biochemistry and Physiology C*. 67, 219–222.
- Thapaliya, S., Matsuyama, H., Takewaki, T. (1999). ATP released from perivascular nerves hyperpolarizes smooth muscle cells by releasing an endothelium-derived factor in hamster mesenteric arteries. *The Journal of Physiology*. 521, 192–199.
- Pourageaud, F. (1997). Structural properties of rat mesenteric small arteries after 4-wk exposure to elevated or reduced blood flow *American Journal of Physiology – Heart and Circulatory Physiology*. 273(4), 1699–1706.
- Christopher, M., John, C., Akhilesh, K. (2014). Functional adaptation of bovine mesenteric lymphatic vessels to mesenteric venous hypertension. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* Published. 306(12), 901–907.
- Kapenova, K.K. (1985). Morfologicheskie izmenenija krovenosnogo mikrocirkuljatornogo rusla na jetapah dlitel'nogo golodanija v jeksperimentah na zhivotnyh. *Arhiv anatomii, gistologii i jembriologii*. LXXXIX, 8, 62–69 (in Russian).
- Gabrieljan, Je.S., Amrojan, Je.A., Akopov, S.Je. (1987). Fiziologija i farmakologija sosudistoj stenki. Erevan: AN ArmSSR (in Russian).
- Bolton, T.B. (1968). Studies on the longitudinal muscle of the anterior mesenteric artery of the domestic fowl. *The Journal of Physiology*. 196, 273–282.
- Estruc, Tm., Nascimento, Rm., Gomes, Ms., Mencalha, R. And Abidu-Figueiredo, M. (2012). Anatomical relationships between the origin and distribution of the cranial and caudal mesenteric arteries in the domestic cat. *Brazilian Journal of Veterinary Medicine*. 34, 295–302.
- Scott, T.M., Robinson, J., Foote, J. (1989). The peptidergic innervation of the developing mesenteric vascular bed in the rat. *Journal of Anatomy*. 162, 177–183.
- Mukouyama, Y. (2014). Vessel-dependent recruitment of sympathetic axons: looking for innervation in all the right places. *The Journal of Clinical Investigation*. 124(7), 2855–2857.
- Trjapkin, B.M. (1961). Jefferentnaja innervacija krovenosnyh sosudov. *Uchenye zapiski Kazanskogo veterinarnogo instituta (voprosy anatomii i fiziologii zhivotnyh)*. Kazan'. 80, 209–225 (in Russian).
- Smyth, L., Bobalova, J., Ward, S.M., Keef, K.D., Mutafova-Yambolieva, V.N. (2000). Cotransmission from sympathetic vasoconstrictor neurons: differences in guinea-pig mesenteric artery and vein. *Autonomic Neuroscience*. 86, 18–29.
- Van Helden, D.F. (1988). Electrophysiology of neuromuscular transmission in guinea-pig mesenteric veins. *The Journal of Physiology*. 401, 469–488.
- Birch, D.J., Turmaine, M., Boulos, P.B., Burnstock, G. (2008). Sympathetic innervation of human mesenteric artery and vein. *Journal of Vascular Research*. 45, 323–332.
- Zalaldinov, R.G. (1983). Nejrogistologicheskie i gistohimicheskie dannye innervacii bryzhejki kishechnika ptic. *Morfologija i ljuminescentnaja gistohimija. Mezhvuzovskij sbornik. – Cheboksary: Chuvashs. gos. un-t*, 103–105 (in Russian).
- Kuder, T., Nowak, E., Szczurkowski, A. (2001). The Intermesenteric Plexus in the Pigeon (*Columba livia* GM). *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 30(2), 85–88.
- Bukinich, A.D. (1973). Struktura adrenergicheskogo apparata krovenosnyh sosudov mlekopitajushhih i ptic. *Zhurnal jevoljucionnoj biohimii*. 9(2), 211–213 (in Russian).
- Gooden, B.A. (1978). A comparison in vitro of the responses of the mesenteric arterial vasculature from duckling and chicken to nervous stimulation and noradrenaline. *British Journal of Pharmacology*. 64, 415.
- Ozirskaja, E.V. (1982). Ul'trastruktura nervnogo spletenija stenki perednej bryzhechnoj arterii u kur. *Arhiv anatomii, gistologii i jembriologii*. LXXXII, 5, 33–38 (in Russian).
- Knight, A., McGregor, D.D. (1974). Development of Vascular Reactivity in Chickens: Responses of Mesenteric and Hind-Limb Blood Vessels to Norepinephrine and Acetylcholine. *Journal of Vascular Research*. 11(4), 212–228.
- Pokydko, M.I., Biktimirov, V.V., Bohachuk, S.H., Fedzhaha, I.P. (2001). Zminy v mikrotsyrkuljatornomu rusli tonkoj kyshky sobak pry stymuljatsii cherevnykh sympatychnykh nerviv v eksperymenty. *Visnyk morfolohii*. 1, 70–71 (in Ukrainian).
- McGregor, D.D. (1971). Vascular meactivity to noradrenaline in mesenteric arteries in young chickens. *Proceedings of the University of Otago Medical School*. 49, 49–51.
- Klemm, M.F., Helden, D.F., Luff, S.E. (1993). Ultrastructural analysis of sympathetic neuromuscular junctions on mesenteric veins of the guinea pig. *Journal of Comparative Neurology*. 334, 159–167.
- Matteoli, G., Boeckxstaens, G.E. (2013). The vagal innervation of the gut and immune homeostasis. *Gut*. 62, 1214–1222.
- Hajsman, E.B. (1982). Adrenergicheskaja innervacija prekapiljarnykh sfinkterov mikrocirkuljatornogo rusla bryzhejki. *Bjulleten' jeksperimental'noj biologii i medicyny*. XCIV, 7, 109–111 (in Russian).
- Govyryn, V.A., Leont'eva, G.R., Prozorovskaja, M.P., Rejdlar, R.M. (1987). Adrenergicheskaja innervacija i reaktivnost' krovenosnyh sosudov razlichnoj organnoj prinalozhnosti. *Fiziologicheskij zhurnal SSSR im. I.M. Sechenova*. LXXXIII, 2, 139–148 (in Russian).
- Nan, K., Jiang, C., Hsing, I. (2000). Localization of sympathetic postganglionic neurons innervating mesenteric artery and vein in rats. *Journal of the Autonomic Nervous System*. 80(1–2), 1–7.
- Nikulin, V.M. (1969). Arhitektonika nervov tonkoj kishki. *Arhiv anatomii, gistologii i jembriologii*. LVI,

- 5, 71–74 (in Russian).
- Belokurenko, S.P. (1977). Nervnyj apparat stenok bryzheechnyh arterij u cheloveka. Morfogenez i regeneracija. Trudy Krymskogo gosudarstvennogo medicinskogo instituta. Har'kov: Har'k. gos. med. in-t. 72, 15–20 (in Russian).
- Itoh, T., Kitamura, K., Kuriyama, H. (1983). Roles of extrajunctional receptors of guinea-pig mesenteric and rat tail arteries to adrenergic nerves. The Journal of Physiology. 345, 409–422.
- Zalaldinov, R.G. (1968). Innervacija bryzheechnyh arterij plodov cheloveka. Zakonomernosti stroenija perifericheskoy nervnoj sistemy cheloveka i zhivotnyh. Sbornik nauchnyh rabot. Krasnodar: Krasn. gos. med. in-t. XXVI, 129–133 (in Russian).
- Stovichek, G.V., Akkuratov, E.G. (1997). Morfologicheskie zakonomernosti izmenchivosti adventicial'nyh nervnyh spletenij arterij vnutrennih organov na jetapah postnatal'nogo ontogeneza cheloveka. Morfologija. 112(5), 43–48 (in Russian).
- Hill, C.E., Hirst, G.D.S., Van Helden, D.F. (1983). Development of sympathetic innervation to proximal and distal arteries of the rat mesentery. The Journal of Physiology. 338, 129–147.
- Hill, C.E., Ngu, M.C. (1987). Development of the extrinsic sympathetic innervation to the enteric neurones of the rat small intestine. Journal of the Autonomic Nervous System. 1987. 19(2), 85–93.
- Stovichek, G.V. (2004). Zakonomernosti morfogeneza nervnyh svjazej vnutrennih organov na jetapah postnatal'nogo razvitija cheloveka. Morfologija. 125(3), 14–18 (in Russian).

Received 10.09.2017

Received in revised form 30.09.2017

Accepted 9.10.2017