



Науковий вісник Львівського національного університету
ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького.

Серія: Ветеринарні науки

Scientific Messenger of Lviv National University
of Veterinary Medicine and Biotechnologies.

Series: Veterinary sciences

ISSN 2518-7554 print
ISSN 2518-1327 online

doi: 10.32718/nvlvet11801
<https://nvlvet.com.ua/index.php/journal>

UDC 619:591.434:636.5

Morpho-functional characteristics of the Remak's nerve of chickens

A. M. Tybinka✉

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies, Lviv, Ukraine

Article info

Received 11.02.2025
Received in revised form
17.03.2025
Accepted 18.03.2025

Stepan Gzhytskyi National
University of Veterinary Medicine
and Biotechnologies Lviv,
Pekarska Str., 50, Lviv,
79010, Ukraine
Tel.: +38-067-353-03-20
E-mail: a.m.tybinka@gmail.com

Tybinka, A. M. (2025). Morpho-functional characteristics of the Remak's nerve of chickens. Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary sciences, 27(118), 3–9. doi: 10.32718/nvlvet11801

The article presents generalized information on the intestinal (Remak's) nerve – one of the nervous regulation components of the chickens' digestive system. The importance of this structure is emphasized, since it is peculiar only to the bird organism. The nerve uniqueness is characterized too, since numerous nerve nodes are available in its composition. The purpose of the study was to formulate a comprehensive morphological and functional understanding of the Remak's nerve based on the results of our own scientific research and data presented in the scientific references. For the sake of objectivity, the results obtained only during the study of the chickens' intestinal nerve were considered. To systematize the data, the research results were grouped into separate sections: 1) Remak's nerve general organization, reflecting its size, branches, and fibers; 2) Remak's nerve embryogenesis, describing its origin, formation periods, functional activity appearance, and its connection with the intestinal wall; 3) Features of Remak's nerve neurons, demonstrating the division of nerve cells into separate groups, their topography in different nerve parts, and the peculiarities of neurons interaction; 4) Remak's nerve functional characteristics, revealing the ways and means of realizing the regulatory effects of the nerve on the intestine; 5) autonomous regulation effects on the Remak's nerve structure, demonstrating the differences in nerve morphology in two types of autonomous regulation: sympathotonia and sympatho-normotonia. The aforementioned chapters are complementary, which contributes to a better understanding of the information presented. Analyzing the experimental data, we paid attention to their relevance, scientific significance, reliability of the results presented, the features and conditions of the research, the validity of the interpretations, and conclusions drawn on their basis. At the same time, an attempt was made to demonstrate the continuity and interconnectedness of research conducted over time by different scientists.

Key words: chicken intestine, Remak's nerve, nerve nodes, neuron types, digestive regulation.

Морфо-функціональна характеристика ремаківського нерву курей

A. M. Тибінка✉

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

Представлено узагальнений матеріал про один з компонентів нервової регуляції апарату травлення курей – кишковий (ремаківський) нерв. Наголошено на важливості даної структури, оскільки вона є властивою лише для організму птахів. Охарактеризовано унікальність цього нерву, яка обумовлена наявністю в його складі численних нервових вузлів. Мета дослідження полягала у формуванні комплексної морфо-функціональної характеристики ремаківського нерву на основі результатів власних наукових досліджень та даних, представлених у науковій літературі. Заради об'єктивності, до уваги приймали результати, отримані лише при вивченні кишкового нерву курей. Для систематизації матеріалу результати досліджень згруповано в окремі розділи: 1) загальна організація ремаківського нерву – відображає розміри нерву, його гілок та волокон; 2) ембріогенез ремаківського нерву – характеризує походження нерву, періоди його утворення, появу функціональної активності та формування зв'язку з кишковою стінкою; 3) особливості нейронів ремаківського нерву – демонструє поділ нервових клітин на окремі групи, їх топографію в різних частинах нерву, особливості міжнейронної взаємодії; 4) функціональна характеристика ремаківського нерву – розкриває шляхи та способи реалізації регуляторних впливів нерву на кишечник; 5) вплив автономної регуляції на структуру ремаківського нерву –

демонструє відмінності морфології нерву при двох типах автономної регуляції: симпатотонії та симпто-нормотонії. Представлені розділи є взаємодоповнюючими, що сприяє кращому розумінню поданої інформації. Під час аналізу експериментальних даних, звертали увагу на їх актуальність, наукову значущість, достовірність представлених результатів, особливості та умови проведення досліджень, обґрунтованість трактувань та висновків сформованих на їх основі. При цьому, намагалися продемонструвати спадковість та взаємопов'язаність досліджень, проведених протягом тривалого часу різними науковцями.

Ключові слова: кишечник курей, кишковий нерв, нервові вузли, типи нейронів, регуляція травлення.

Вступ

Регуляція структурної цілісності та функціональних характеристик апарату травлення птахів перебуває під комплексним контролем автономної нервової системи та ендокринних утворень. Стабільність процесу травлення забезпечує постійність надходження в організм пластичних та енергетичних матеріалів, що обумовлює його сталий ріст, розвиток, гомеостаз, що в кінцевому результаті забезпечує високі продуктивні якості (Svihus, 2014).

Кишковий (ремаківський) нерв – це змішаний (симпатичний та парасимпатичний) не парний нервовий стовбур, насичений нервовими вузлами, який проходить паралельно кишечнику у його брижі від початку порожньої кишки до клоаки, виявлений лише у птахів (Smith & Lunam, 1998). Каудальним кінцем він з'єднаний з тазовим нервовим сплетенням (Nagy et al., 2007), при виході з якого сполучається з преаортальним сплетенням. Кишковий нерв також з'єднується зі симпатичним стовбуром за допомогою симпатичних волокон, які йдуть уздовж каудальної брижової артерії (Browne, 1953).

У ділянці клоаки форма кишкового нерву стає більш сплюсненою (Doyle et al., 2004).

Вузли кишкового нерву представлені трьома різними формами: горбикоподібною, веретеноподібною та циліндроподібною. Їх розташування вздовж нерву має певні особливості. Веретеноподібні та циліндроподібні вузли в основному зосереджені в каудальній половині нерву, що локалізується від середини тонкої кишки і до прямої кишки. Горбикоподібні вузли найчастіше представлені на початку нерву, що міститься під краніальною частиною тонкої кишки. Відстань між нервовими вузлами характеризується значними коливаннями. При цьому, у краніальній частині нерву вузли розташовуються щільніше ніж у каудальній (Tybinka, 2008).

Ремаківський нерв має тісний зв'язок з кровоносним руслом. На своєму протязі нерв пересікає кишкові артерії на рівні їх середини чи верхньої третини. Їх гілки супроводжують як сам нерв, так і його відгалуження, що відходять від вузлів і прямують в напрямку кишкової стінки. Одна частина дрібних артерій направляється в брижу в якості власне брижових судин, а інша частина васкуляризує нерв і його гілки. Тому, останні можна вважати власними артеріями кишкового нерву, які забезпечують його трофіку (Tybinka, 2012).

Мета дослідження

Мета дослідження полягала в узагальненні різномановної наукової інформації про будову та фізіологічні особливості кишкового (ремаківського) нерву пта-

хів, її структуруванні та формуванні комплексної морфо-функціональної характеристики цього анатомічного утворення.

Матеріал і методи досліджень

Характеристику кишкового (ремаківського) нерву птахів проводили на основі наукової періодики, представленої в базах даних Scopus, Web of Science, PubMed та Google Scholar. При пошуку інформації перевагу віддавали найновішим джерелам, проте, також обов'язково враховували і фундаментальні публікації. Акцент було зроблено на достовірності наукових даних, їх експериментальному підтвердженні, взаємодоповнюваності, науковій значущості, а також обґрунтованості трактувань та висновків сформованих на їх основі.

Отримані дані поєднали логічними зв'язками та згрупували за окремими розділами: загальна організація ремаківського нерву; ембріогенез ремаківського нерву; особливості нейронів ремаківського нерву; функціональна характеристика ремаківського нерву; вплив автономної регуляції на структуру ремаківського нерву. Це сприяє кращому розумінню та аналізу представленої інформації.

Результати та їх обговорення

Загальна організація ремаківського нерву. На рівні клубової кишки ремаківський нерв, діаметр якого становить 150–200 мкм, віддає численні бічні гілки до кишкової стінки. Їх діаметр дорівнює близько 40 мкм, а довжина 10–25 мм. Бічні гілки майже завжди відходять від вузлів, що вздовж нерву відрізняються формою і розмірами та містять холінергічні нейрони. Клубова частина нерву має близько двадцяти-тридцяти таких вузлів, середній інтервал між якими коливається від одного до п'яти міліметрів. Діаметр ректальної частини нервового стовбура, порівняно з попередньою ділянкою, є більшим – приблизно 300–500 мкм. Її бічні гілки, хоча відповідно товстіші, ніж ті, що іннервують клубову кишку, але є коротшими, оскільки кишковий нерв розташований ближче до товстої кишки, ніж до тонкої (Hodgkiss, 1984).

На основі електронно-мікроскопічного дослідження встановлено, що у ремаківському нерві курей породи "Чорний Леггорн" віком 6–12 тижнів в ділянці дивертикулу Меккеля тонкої кишки співвідношення немієлінових волокон до мієлінових становить 111:1. Середня кількість немієлінових волокон дорівнює 3555 ± 232 , і вони мають середній діаметр $0,502 \pm 0,034$ мікрометрів (Hodgkiss & McIlroy, 1985).

У подібному дослідженні (Hodgkiss, 1986) на курях цієї ж породи, але віком не менше 12 тижнів, у цій же ділянці кишечнику встановлено, що ремаківський

нерв у середньому містить 4729 немієлінізованих аксонів, кількість яких переважає мієлінізовані аксони у співвідношенні 78:1. Середня кількість немієлінізованих аксонів у бічних гілках нерву становить 463. Мієлінізованих аксонів у цих ділянках не виявлено. Середній діаметр аксонів, визначений на основі площі їх поперечного перерізу, становить 0,70 мкм для нервового стовбура та 0,57 мкм для бічної гілки. А середній діаметр аксонів, визначений на основі їх периметру, становить 0,78 і 0,66 мкм відповідно.

Ембріогенез ремаківського нерву. У онтогенезі курчат ремаківський нерв походить з крижової ділянки нервового гребеня (до 28 пари сомітів) (Pomeranz & Gershon, 1990; Burns & Le Douarin, 2001), клітини якого протягом перших 4–6 діб ембріонального розвитку мігрують паралельно травному каналу в каудокраніальному напрямі формуючи цей нерв (Burns et al., 2002; Nagy et al., 2021). Протягом цього часу кишковою стінку колонізують клітини вагусної ділянки нервового гребеня. Починаючи з сьомої доби, в неї починають надходити і клітини ремаківського нерву, але лише після десятої доби їх кількість різко збільшується (Burns et al., 2000; Burns, 2005). При цьому, у задній кишці клітини кишкового нерву спочатку колонізують ділянку міжм'язового нервового сплетення, а потім мігрують в середину через коловий м'яз, щоб колонізувати підслизове сплетення (Allan & Newgreen, 1980; Halasy et al., 2023).

Найбільша кількість цих клітин спостерігається у дистальному відділі прямої кишки, де вони становлять до 17 % ентеральних нейронів (Burns & Le Douarin, 1998). Спільне походження кишкового нерву та нервових елементів каудальної ділянки кишечника, обґрунтовує тісний функціональний зв'язок цих структур (Burns & Thapar, 2006).

При допомозі методу “культури клітин” (Cantino et al., 1982) встановлено, що під час ембріонального розвитку катехоламіновмісні нейрони найшвидше з'являються у вузлах параректального сегменту кишкового нерву. Далі вони поширюються в краніальному напрямі. З погляду гістохімії ці нейрони виявляють ті самі характеристики, що й адренергічні симпатичні нейрони.

Поряд з нейронами від нерву Ремака у кишкову стінку мігрують і гліальні клітини (Young & Newgreen, 2001), проте відносний внесок кожного виду клітин невідомий.

Мет-енкефалін, як важливий фактор росту, вперше виявлено в клітинних нервових вузлів ремаківського нерву на 6 день інкубації курчат. До 9 дня вузли містили вже багато таких клітин, деякі з яких поширювали відростки в стінку прямої кишки в ділянку міжм'язового нервового сплетення. Концентрація мет-енкефаліну мала тенденцію до стабільного зростання протягом усього ембріонального періоду та перших чотирьох тижнів після вилуплення (Epstein & Dahl, 1982).

Функціональну активність кишкового нерву можна виявити вже на 14 день інкубації, коли у відповідь на електричне подразнення цього нерву, спостерігається незначне скорочення прямої кишки. Причому, першими у нерві розвиваються холінергічні волокна,

активність яких гальмується атропіном та стимулюється фізостигміном. У процесі подальшого ембріонального розвитку збудлива іннервація прямої кишки зі сторони кишкового нерву перестає бути холінергічною (Komori et al., 1988).

У якості маркера, що демонструє процес колонізації кишкової стінки клітинами крижової ділянки нервового гребеня, використовують просперо гомеобокс 1 (PROX1). Він є фактором транскрипції домену гомеобоксу, який впливає на специфікацію клітин у різних тканинах. PROX1 експресується в клітинах крижового нервового гребеня локалізованих у ремаківському нерві і тазовому сплетенні. Далі PROX1 демонструє сильний і високодинамічний патерн експресії під час розвитку ремаківського нерву (Margarido et al., 2020).

Особливості нейронів ремаківського нерву. Шляхом введення у стінку різних ділянок кишечника курей (починаючи з порожньої кишки) токсину холери, дослідили топографічні особливості нервових клітин ремаківського нерву. При цьому, у вузлах ремаківського нерву, розташованих біля порожньої та клубової кишок виявили лише кілька нейронів, пов'язаних з цими кишками. Проте, у ректальній ділянці нерву виявили 3490 нейронів, з яких 40 % проєктували свою активність на ростральну частину прямої кишки, 24 % нейронів – на каудальну частину прямої кишки, 17 % нейронів – на клубову кишку, 10 % нейронів – на сліпі кишки і лише 9 % нейронів забезпечували діяльність середнього відділу прямої кишки. Отже, ростральна ділянка прямої кишки отримує найщільнішу іннервацію з боку ремаківського нерву (Suzuki et al., 1996).

За морфологічними особливостями нейрони ремаківського нерву розділяють на чотири типи. Нейрони I і II типів мали морфологію, схожу на симпатичні нейрони ссавців. Нейрони типу I (виявлені лише в юкта-єюнальних вузлах) мали численні (8–14) первинні дендритні відростки великого розміру, що формували великі дендритні поля. Нейрони II типу мали 2-9 первинних дендритних відростків з розсіяним розгалуженням, що також утворювали великі дендритні поля. Вони були виявлені в однаковій кількості в юкта-єюнальних та юкта-ректальних вузлах. Нейрони типу III були найчисленнішим типом клітин юкта-ректальних вузлів. Вони мали дрібне тіло клітини та короткі мало розгалужені дендритні відростки. Нейрони типу IV (виявлені лише в юкта-єюнальних вузлах) мали морфологію, схожу на нейрони безхребетних, оскільки містили виражений довгий аксон, до якого фіксувалося більшість численних довгих дендритних відростків. У юкта-єюнальних гангліях усі нейрони типу IV і більшість типів I, II і III проєктуються у стінку кишечника в оральному напрямі, тоді як аксони юкта-ректальних нейронів (типи II і III) проєктуються або орально, або аборально, або проєктуються безпосередньо в латеральний нервовий пучок, що іннервує кишечник. Ці регіональні відмінності в типах нейронів і проєкціях їх аксонів вказують на те, що між нервом Ремака та тонкою кишкою існують різні нейронні шляхи (Lunam & Smith, 1996).

Ультраструктурне дослідження тіл нейронів, сателітних клітин і пухирчастих аксонів кишкового нерву показало наявність широких мембранно-мембранних контактів між сусідніми тілами нервових клітин. Клітинні тіла і відростки не завжди були відокремлені від позаклітинного простору капсулою сателітних клітин. Під впливом норадреналіну в клітинних тілах юкста-клубових гангліїв виявляли малі зернисті везикули катехоламінів, які не спостерігалися в юкста-ректальних гангліях кишкового нерву. Приблизно половина аксонів, що не містила катехоламінів утворювала аксосоматичні контакти. Більшість таких аксонів містила різні пропорції малих прозорих везикул, великих прозорих везикул та великих зернистих везикул (Young, 1990). При цьому, катехоламініргічні нейрони кишкового нерву мають прямі зв'язки з подібними нервовими клітинами міжм'язового нервового сплетення кишкової стінки (Aisa et al., 1997).

Згідно даних Bennett & Malmfors (1970), у каудо-краніальному напрямку по нерву Ремака кількість адренергічних волокон зменшується, але збільшується частка адренергічних гангліозних клітин, які стають домінуючими у краніальній ділянці нерву.

Відповідно до електрофізіологічних характеристик нейрони кишкового нерву поділяються на три типи: 1) тонічні нейрони, кількість яких становить 74 % від всіх нейронів, що регулюють діяльність порожньої кишки і які характеризуються розвитком потенціалу дії при частоті струму 35–40 Гц; 2) повільно деполяризуючі нейрони (22 %) – характеризуються вибуховою швидкоплинною дією (1–10 потенціалів дії) та довгим процесом деполяризації ($28 \pm 0,3$ с); 3) фазні нейрони (4 %) – володіють початковою вибуховою дією (1–6 потенціалів дії), яка переходить в гіперполяризацію тривалістю $520,0 \pm 32,0$ мс. Співставивши електрофізіологічні показники нейронів з їх морфологічними особливостями, встановили, що тонічні нейрони, які характеризувалися довгими та розгалуженими дендритами, були нейронами I, II та IV морфологічних типів. Повільно деполяризуючі нейрони за будовою відносилися до II морфологічного типу, а фазні нейрони – до III типу (Smith & Lunam, 1998).

Дослідження довузлових (прегангліонарних) та завузових (постгангліонарних) волокон ремаківського нерву (Hodgkiss, 1985) виявило їх безмякушеву (немієлінізовану) структуру. Довузлові волокна, ввійшовши у нервовий вузол, формують синапси з його нейронами та переходять у завузові волокна, які прямують до наступного нервового вузла, розташованого краніальніше. Частина волокон проходить транзитом через нього та наступний вузол, не вступаючи в синаптичний зв'язок з їх нейронами. Проте, інша частина волокон у другому вузлі формує синаптичні контакти. З нього частина завузових волокон прямує до наступного вузла, де знову формує синаптичний зв'язок. А частина проходить через нього транзитом (без синапсу). Така структура нервових волокон пояснює зменшення синаптичних компонентів кишкового нерву в краніальному напрямі.

Функціональна характеристика ремаківського нерву. Дослідженнями Komori & Ohashi (1987), доведено наявність двох нервових шляхів, відповідальних

за пряму адренергічну гальмівну іннервацію прямої кишки курки, один проходить орально в нервовому стовбурі Ремака, залишаючи його та спускаючись гілками до прямої кишки. А інший – проходить як периваскулярні нерви вздовж артеріальних судин прямої кишки. У інших дослідженнях (Nagasaki et al., 1983) в складі ремаківського нерву описано чотири групи нервових шляхів, що забезпечують іннервацію прямої кишки. У цих шляхах спостерігаються відмінності синаптичної передачі та швидкості проведення нервових імпульсів.

Дослідним шляхом (Bennett & Malmfors, 1970), встановлено, що у ректальній частині нерву Ремака спостерігається багато висхідних адренергічних волокон та дуже мало нисхідних. У краніальному напрямі частка останніх збільшується. При цьому, у гілках між паравертебральним ланцюгом і нервом Ремака волокна прямують до останнього, тобто є нисхідними. Тоді як більшість волокон у гілках між ремаківським нервом та кишкою прямують до кишки, тобто, є висхідними. Їх розподіл в різних частинах нерву характеризується відносною рівномірністю. Електрична стимуляція постгангліонарних адренергічних волокон ремаківського нерву призводить до розслаблення поздовжнього шару м'язів прямої кишки, а подібна стимуляція постгангліонарних холінергічних волокон – до його скорочення (Bartlett & Hassan, 1971).

Пряма кишка курки отримує потужну збудливу іннервацію нехолінергічних, неадренергічних (NCNA) волокон нерву Ремака (Komori et al., 1984). Їх гангліонарна передача, опосередковується нікотинними рецепторами (Kanazawa et al., 1980). При цьому, нисхідні адренергічні волокна ремаківського нерву викликають пригнічення гангліонарної передачі в нехолінергічних, неадренергічних (NCNA) збуджуючих шляхах до прямої кишки через активацію альфа-адренорецепторів на пре- або постгангліонарному нейроні NCNA (Ishizuka et al., 1982). Збудливі нервові волокна кишкового нерву досягають стінки прямої кишки переважно через його нижні бічні гілки. Гладкі м'язи дорсо-каудальної ділянки кишки отримують більше збудливої іннервації, порівняно з іншими її частинами (Takewaki et al., 1977).

Кишковий нерв характеризується нерівномірним розподілом пептидних передавачів. Результати гістохімічної гібридизації *in situ* показали, що мРНК-позитивні нейрони вазоактивного кишкового пептиду були в основному розподілені у вузлах, тоді як деякі волокна ремаківського нерва були слабо позитивними. Частка позитивних клітин мРНК-вазоактивного кишкового пептиду серед загальної кількості нейронів становила 75 % у ділянці нерву, що прилягав до порожньої та клубової кишок та 87 % у ділянці, що прилягав до прямої кишки. Більшість позитивних клітин мРНК-субстанції Р були спорадично розподілені шарами або невеликими групами всередині вузлів, а також у нервових волокнах між ними. Крім того, частка позитивних клітин серед загальної кількості нейронів становила 83 % у ділянці нерву, що прилягав до порожньої та клубової кишок та 98 % у ділянці нерву, що прилягав до прямої кишки (Liu et al., 2009). При порівнянні обох нейропептидів між собою, встанов-

лено, що в каудальній частині ремаківського нерву кількість нервових клітин позитивних до вазоактивного кишкового пептиду є більшою ніж клітин, позитивних до субстанції Р (Aisa et al., 1998).

Особливості хімічного складу нейронів різних ділянок кишкового нерву характеризують на основі їх гістохімічних досліджень. За допомогою імуногістохімії подвійного мічення (Lunam, 1993) виділено чотири класи нейронів. Встановлено, що нейрони, імунореактивні до тирозингідроксилази (TH), утворюють спільну субпопуляцію з нейронами, імунореактивними до кальбіндину (CaBP). При цьому, TH-імунореактивність демонструють 48–72 % юкста-синуальних нейронів та 36–57 % – юкста-ректальних нейронів. CaBP-імунореактивними виявилися 18–40 % юкста-синуальних нейронів та 31–46 % – юкста-ректальних нейронів. Більшість нейронів CaBP-імунореактивних нейронів (78–85 %) також проявляли опіоїдну (β -EP) імунореактивність. У кожному вузлі невеликий відсоток нейронів (4–18 %) не проявляли імунореактивності до жодного з трьох антитіл.

Згідно інших даних (Suzuki et al., 1994), у ремаківському нерві присутні три типи імунореактивних гангліозних клітин. Перший тип клітин є імунореактивним до тирозингідроксилази (TH), ароматичної L-амінокислоти декарбоксилази (AADC) і фенілетаноламін-N-метилтрансферази (PNMT). Він розповсюджений по всьому кишковому нерві. Клітини другого типу є імунореактивними до AADC і PNMT, але залишаються імунонегативними до TH. Їх поширення обмежується клубово-порожньокишковою ділянкою. Третій тип клітин проявляє імунореактивність до метіонін-енкефаліну (mENK) і соматостатину (SOM). Цей тип локалізований у прямій кишці. Крім того, нервові волокна імунореактивні до субстанції Р та вазоактивного інтестинального поліпептиду (VIP) розподіляються спільно, але з різною кількістю навколо трьох попередніх типів гангліозних клітин. Взаємозв'язок між гангліозними клітинами та нервовими волокнами, характеризується топографічними особливостями.

Результати досліджень (Bartlet, 1974) виключають гістамін, 5-гідрокситриптамін, аденозин і його нуклеотиди та простагландин E(2) як можливі моторні передавачі в синапсах і нервово-м'язових з'єднаннях у ремаківському нерві в ділянці прямої кишки.

Вплив автономної регуляції на структуру ремаківського нерву. Відповідно до онтогенетичного становлення тонуру автономних центрів, у організмі курей формується два типи автономної регуляції: симпатотонія (СТ) та симпато-нормотонія (СТ-НТ). Це знаходить своє відображення у структурі кишкового нерву. У каудо-краніальному напрямі його товщина в обох групах птахів поступово зменшується. При цьому, середні показники встановлюються на рівні 0,196 мм – у курей-СТ та 0,147 мм – СТ-НТ. Кількість нервових вузлів також відрізняється і птахи першої групи (36,4) вже поступаються другій (40,7). Відстань між вузлами є досить варіабельною 0,56–8,12 мм – у птахів-СТ та 0,31–7,73 мм – у СТ-НТ. Якщо усереднити останні показники, то в у курей-СТ вони

становитимуть 3,51 мм, а в птахів-СТ-НТ – 3,39 мм. (Tybinka, 2012).

Тип автономної регуляції впливає і на співвідношення вузлів різної форми. Найбільша частка (70 % – у курей-СТ та 60 % – у курей-СТ-НТ) належить вузлам грибоподібної форми. Другими за кількістю є веретеноподібні вузли (17,5 % – у курей-СТ та 22,5 % – у курей-СТ-НТ). І найменше виявляють циліндроподібних вузлів (12,5 % – у курей-СТ та 17,5 % – у курей-СТ-НТ) (Tybinka, 2008).

Форма вузлів тісно переплітається з їх розмірами. Найменшими є горбикоподібні вузли, що мають площу 0,173 мм² – у курей-СТ та 0,113 мм² – у курей-СТ-НТ. Площа двох інших груп вузлів збільшується на фоні зниження її залежності від типу автономної регуляції. У циліндроподібних вузлів цей показник зростає до 0,229 мм² – у першої групи та 0,247 мм² – у другої. Відповідно, веретеноподібні вузли досягають найбільшого розміру: 0,244 мм² – у курей-СТ та 0,258 мм² – у курей-СТ-НТ (Tybinka, 2012).

Висновки

Кишковий нерв є видоспецифічним утворенням птахів, унікальність будови якого обумовлена значним насиченням нервовими вузлами. Багатий нейронний склад характеризується поділом на окремі групи на основі їх функціональних характеристик, та складною міжнейронною взаємодією. Онтогенетичний розвиток ремаківського нерву тісно пов'язаний з формуванням кишечнику птахів і між цими структурами формується комплексний морфо-функціональний зв'язок. Шляхи та способи реалізації регуляторних впливів нерву на кишечник базуються на багаторівневих рефлекторних механізмах. Джерелом виникнення ремаківського нерву є клітини крижової ділянки нервового гребеня. У морфології нерву прослідковується залежність від особливостей автономної регуляції в організмі птахів. Результати досліджень кишкового нерву курей можуть стати основою для вивчення даної структури у інших видів, як свійських, так і диких птахів.

Відомості про конфлікт інтересів

Автор стверджує про відсутність конфлікту інтересів.

References

- Aisa, J., Lahoz, M., Serrano, P. J., Junquera, C., Peg, M. T., & Vera-Gil, A. (1997). Intrinsic innervation of the chicken lower digestive tract. *Neurochemical Research*, 22(12), 1425–1435. DOI: 10.1023/a:1021990025420.
- Aisa, J., Lahoz, M., Serrano, P. J., Castiella, T., Junquera, C., Azanza, M. J., & Vera-Gil, A. (1998). Histochemical, immunohistochemical, and electron microscopy study of the caudal portion of the chicken intestinal nerve of Remak. *Neurochemical Research*, 23(6), 845–853. DOI: 10.1023/a:1022454827533.
- Allan, I. J., & Newgreen, D. F. (1980). The origin and differentiation of enteric neurons of the intestine of the fowl embryo. *American Journal of Anatomy*, 157(2),

- 137–154. DOI: 10.1002/aja.1001570203.
- Bartlet, A., & Hassan, T. (1971). Contraction of chicken rectum to nerve stimulation after blockade of sympathetic and parasympathetic transmission. *Quarterly Journal of Experimental Physiology and Cognate Medical Sciences*, 56(3), 178–183. DOI: 10.1113/expphysiol.1971.sp002117.
- Bartlet, A. L. (1974). Actions of putative transmitters in the chicken vagus nerve/oesophagus and Remak nerve/rectum preparations. *British Journal of Pharmacology*, 51(4), 549–558. DOI: 10.1111/j.1476-5381.1974.tb09673.x.
- Bennett, T., & Malmfors, T. (1970). The adrenergic nervous system of the domestic fowl (*Gallus domesticus* (L.)). *Zeitschrift fur Zellforschung und mikroskopische Anatomie*, 106(1), 22–50. DOI: 10.1007/BF01027715.
- Browne, M. J. (1953). A study of the sacral autonomic nerves in a chick and a human embryo. *The Anatomical Record*, 116(2), 189–203. DOI: 10.1002/ar.1091160207.
- Burns, A. J., & Le Douarin, N. M. (1998). The sacral neural crest contributes neurons and glia to the post-umbilical gut: spatiotemporal analysis of the development of the enteric nervous system *Development*, 125(21), 4335–4347. DOI: 10.1242/dev.125.21.4335.
- Burns, A. J., Champeval, D., & Le Douarin, N. M. (2000). Sacral neural crest cells colonise aganglionic hindgut in vivo but fail to compensate for lack of enteric ganglia. *Developmental Biology*, 219(1), 30–43. DOI: 10.1006/dbio.1999.9592.
- Burns, A. J., & Le Douarin, N. M. (2001). Enteric nervous system development: analysis of the selective developmental potentialities of vagal and sacral neural crest cells using quail-chick chimeras. *The Anatomical Record*, 262(1), 16–28. DOI: 10.1002/1097-0185(20010101)262:1<16::AID-AR1007>3.0.CO;2-O.
- Burns, A. J., Delalande, J. M., & Le Douarin, N. M. (2002). In ovo transplantation of enteric nervous system precursors from vagal to sacral neural crest results in extensive hindgut colonisation. *Development*, 129(12), 2785–2796. DOI: 10.1242/dev.129.12.2785.
- Burns, A. J. (2005). Migration of neural crest-derived enteric nervous system precursor cells to and within the gastrointestinal tract. *The International Journal of Developmental Biology*, 49(2-3), 143–150. DOI: 10.1387/ijdb.041935ab.
- Burns, A. J., & Thapar, N. (2006). Advances in ontogeny of the enteric nervous system. *Neurogastroenterology & Motility*, 18(10), 876–887. DOI: 10.1111/j.1365-2982.2006.00806.x.
- Cantino, D., Barasa, A., & Guglielmone, R. (1982). Catecholamine-containing neurons in Remak's ganglion: a developmental and tissue culture study. *Journal of Neurocytology*, 11(5), 763–778. DOI: 10.1007/BF01153518.
- Doyle, A. M., Roberts, D. J., & Goldstein A. M. (2004). Enteric nervous system patterning in the avian hindgut. *Developmental Dynamics*, 229(3), 708–712. DOI: 10.1002/dvdy.20011.
- Epstein, M. L., & Dahl, J. L. (1982). Development of enkephalin in the rectum and ganglion of Remak of the chick. *Peptides*, 3(1), 77–82. DOI: 10.1016/0196-9781(82)90145-0.
- Halasy, V., Szócs, E., Soós, Á., Kovács, T., Pecsénye-Fejszák, N., Hotta, R., Goldstein, A. M., & Nagy, N. (2023). CXCR4 and CXCL12 signaling regulates the development of extrinsic innervation to the colorectum. *Development*, 150(8), dev201289. DOI: 10.1242/dev.201289.
- Hodgkiss, J. P. (1984). Evidence that enteric cholinergic neurones project orally in the intestinal nerve of the chicken. *Quarterly Journal of Experimental Physiology*, 69(4), 797–807. DOI: 10.1113/expphysiol.1984.sp002869.
- Hodgkiss, J. P. (1985). A study of pre- and postganglionic fibres in the intestinal nerve (Remak's nerve) of the chicken. *Journal of Comparative Physiology and Anatomy*, 157(3), 383–389. DOI: 10.1007/BF00618128.
- Hodgkiss, J. P., & McIlroy, H. M. (1985). The conduction velocity, number, and diameter of unmyelinated fibers in Remak's nerve. *Experientia*, 41(7), 919–921. DOI: 10.1007/BF01970012.
- Hodgkiss, J. P. (1986). The unmyelinated fibre spectrum of the main trunk and side branches of the intestinal nerve in the chicken (*Gallus gallus* var. *domesticus*). *Journal of Anatomy*, 148, 99–110. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/3693097>.
- Ishizuka, N., Komori, S., & Ohashi, H. (1982). Evidence for adrenergic modulation of ganglionic transmission in the ganglia of the nerve of Remak of the chicken. *Journal of the Autonomic Nervous System*, 6(2), 185–198. DOI: 10.1016/0165-1838(82)90050-9.
- Kanazawa, T., Ohashi, H., & Takewaki, T. (1980). Evidence that cell bodies of non-cholinergic, excitatory neurones which supply the smooth muscle of the chicken rectum are located in the ganglia of Remak's nerve. *British Journal of Pharmacology*, 71(2), 519–524. DOI: 10.1111/j.1476-5381.1980.tb10966.x.
- Komori, S., Kanamaru, Y., & Ohashi, H. (1984). A smooth muscle excitatory material from the nerve of Remak of the chicken rectum. *The Japanese Journal of Pharmacology*, 36(4), 431–440. DOI: 10.1254/jjp.36.431.
- Komori, S., & Ohashi, H. (1987). Nerve pathways involved in adrenergic regulation of electrical and mechanical activities in the chicken rectum. *British Journal of Pharmacology*, 90(1), 121–129. DOI: 10.1111/j.1476-5381.1987.tb16831.x.
- Komori, S., Matsuo, K., & Ohashi, H. (1988). Development before and after hatching of non-cholinergic excitatory innervations to the rectum via Remak's nerve in the fowl. *British Journal of Pharmacology*, 95(3), 844–850. DOI: 10.1111/j.1476-5381.1988.tb11713.x.
- Liu, J., Qin, J., Feng, Y., Bao, H., Zhou, Q., & Chen, Q. (2009). Distribution of vasoactive intestinal peptide and substance P messenger ribonucleic acid in intestinal nerve of Remak of chicken. *Poultry Science*, 88(7), 1421–1426. DOI: 10.3382/ps.2008-00290.
- Lunam, C. A. (1993). Calbindin, tyrosine hydroxylase and opioid-like immunoreactivity in the intestinal nerve of Remak of the domestic fowl. *Journal of the Autonomic Nervous System*, 44(2-3), 189–196. DOI: 10.1016/0165-1838(93)90031-o.
- Lunam, C. A., & Smith, T. K. (1996). Morphology and projections of neurons in Remak's nerve of the domes-

- tic fowl revealed by intracellular injection of biocytin. *Cell and Tissue Research*, 284(2), 215–222. DOI: 10.1007/s004410050581.
- Margarido, A. S., Le Guen, L., Falco, A., Faure, S., Chauvet, N., & de Santa Barbara P. (2020). PROX1 is a specific and dynamic marker of sacral neural crest cells in the chicken intestine. *Journal of Comparative Neurology*, 528(5), 879–889. DOI: 10.1002/cne.24801.
- Nagasaki, M., Takewaki, T., & Ohashi, H. (1983). Nerve pathways in the rectal region of the nerve of Remak of the chicken. *The Japanese Journal of Veterinary Science*, 45(4), 443–452. DOI: 10.1292/jvms1939.45.443.
- Nagy, N., Brewer, K. C., Mwiszerwa, O., & Goldstein, A. M. (2007). Pelvic plexus contributes ganglion cells to the hindgut enteric nervous system. *Developmental Dynamics*, 236(1), 73–83. DOI: 10.1002/dvdy.20933.
- Nagy, N., Kovacs, T., Stavely, R., Halasy, V., Soos, A., Szocs, E., Hotta, R., Graham, H., & Goldstein, A. M. (2021). Avian ceca are indispensable for hindgut enteric nervous system development. *Development*, 148(22), dev199825. DOI: 10.1242/dev.199825.
- Pomeranz, H. D., & Gershon, M. D. (1990). Colonization of the avian hindgut by cells derived from the sacral neural crest. *Developmental Biology*, 137(2), 378–394. DOI: 10.1016/0012-1606(90)90262-h.
- Smith, T. K., & Lunam, C. A. (1998). Electrical characteristics and responses to jejunal distension of neurons in Remak's juxta-jejunal ganglia of the domestic fowl. *The Journal of Physiology*, 510(2), 563–575. DOI: 10.1111/j.1469-7793.1998.563bk.x.
- Suzuki, M., Ohmori, Y., Watanabe, T., & Nagatsu, I. (1994). Immunohistochemical studies on the intestinal nerve of Remak in the male chicken. *Journal of the autonomic nervous system*, 49(3), 207–216. DOI: 10.1016/0165-1838(94)90167-8.
- Suzuki, M., Ohmori, Y., & Watanabe, T. (1996). Projections of neurons in the intestinal nerve of remak to the chicken intestine. *Journal of the Autonomic Nervous System*, 61(1), 79–86. DOI: 10.1016/0165-1838(96)00061-6.
- Svihus, B. (2014). Function of the digestive system. *Journal of Applied Poultry Research*, 23(2), 306–314. DOI: 10.3382/japr.2014-00937.
- Takewaki, T., Ohashi, H., & Okada, T. (1977). Non-Cholinergic and Non-Adrenergic Mechanisms in the Contraction and Relaxation of the Chicken Rectum. *Japanese Journal of Pharmacology*, 27(1), 105–115. DOI: 10.1254/jjp.27.105.
- Tybinka, A. M. (2008). Morfolohiia kyshkovoho nervu kurei, obumovlena typamy avtonomnoi rehuliatsii funktsii. *Veterynarna biotekhnolohiia*, 13(2), 264–269 (in Ukrainian).
- Tybinka, A. M. (2012). Osoblyvosti anhiioarkhitektoniky ta morfolohii hanhliiv bryzhi kurei z riznym typom avtonomnoho balansu. *Naukovyi visnyk LNUVMBT imeni S. Z. Gzhytskoho*, 14(3(2)), 245–251 (in Ukrainian).
- Young, H. M. (1990). The ultrastructure of the intestinal nerve of Remak in the domestic fowl. *Cell and Tissue Research*, 260, 601–616. DOI: 10.1007/BF00297241.
- Young, H. M., & Newgreen, D. (2001). Enteric neural crest-derived cells: origin, identification, migration, and differentiation. *The Anatomical Record*, 262(1), 1–15. DOI: 10.1002/1097-0185(20010101)262:1<1::AID-AR1006>3.0.CO;2-2.