

УДК: 611.341:611.83.013

© Антонюк О.П., Макар Б.Г., Олійник І.Ю., 2012

РОЗВИТОК ІНТРАМУРАЛЬНИХ ВУЗЛІВ І ВАСКУЛЯРИЗАЦІЯ СТІНОК СТРАВОХОДУ ТА ТОНКОЇ КИШКИ

Антонюк О.П., Макар Б.Г., Олійник І.Ю.

Буковинський державний медичний університет, м. Чернівці

Антонюк О.П., Макар Б.Г., Олійник І.Ю. Розвиток інтрамуральних вузлів і васкуляризація стінок стравоходу та тонкої кишки // Український морфологічний альманах. – 2012. – Том 10, № 4. – С. 3-7.

У статті проведено узагальнення даних літератури про розвиток інтрамуральних вузлів та васкуляризацію стінок стравоходу, тонкої кишки в ембріогенезі людини, наведено причини виникнення атрезії тонкої кишки, яка пов'язана з морфологічною зміною гемомікроциркуляторного русла та будовою інтрамуральних нервових сплетень.

Ключові слова: інтрамуральні вузли, васкуляризація, пренатальний онтогенез, людина.

Антонюк О.П., Макар Б.Г., Олійник І.Ю. Развитие интрамуральных узлов и васкуляризация стенок пищевода и тонкой кишки // Украинский морфологический альманах. – 2012. – Том 10, № 4. – С. 3-7.

В статье проведено обобщение данных литературы о развитии интрамуральных узлов и васкуляризации стенок пищевода, тонкой кишки в эмбриогенезе человека, проанализировано возникновение атрезии тонкой кишки, которая связана с морфологическим изменением гемомикроциркуляторного русла и строением интрамуральных нервных сплетений.

Ключевые слова: интрамуральные узлы, васкуляризация, пренатальный онтогенез, человек.

Antoniuk O.P., Makar B.G., Oliynyk I.Yu. Development of intramural ganglia and vascularization walls esophagus and small intestine // Украинский морфологический альманах. – 2012. – Том 10, № 4. – С. 3-7.

A synthesis of the literature of the development of intramural ganglia and vascularization walls of esophagus, small intestine in human embryogenesis, analysis of intestinal atresia associated with morphological changes hemicrocirculatory bed and intramural nervous plexuses.

Key words: intramural ganglia, vascularization, prenatal ontogenesis, human.

Дослідження розвитку інтрамуральних вузлів має відношення як до питання детермінації та індукції ембріональних зачатків, так і до патології новонароджених. Зокрема, порушення розвитку інтрамуральних нервових вузлів спостерігається при таких патологічних станах як хвороба Гіршпрунга, ахалазія, атрезія стінок тонкої кишки, тощо [1-5].

Роботами авторів [6, 7] підкреслено існування двох основних теорій щодо походження клітин інтрамуральних вузлів: теорія ектодермальної природи, пов'язана з уявленням про міграцію клітин єдиного нейроекто-дермального зачатка, та теорія місцевого розвитку вузлів з різного клітинного матеріалу самих органів. Прихильники першої теорії вважають першоджерелом нервову трубку або гангліозну пластинку.

Згідно повідомлення Сіренко О.Ю. (2008) [8] у ряді наукових джерел автори акцентують увагу на походження клітин інтрамуральних вузлів із елементів симпатичного стовбура. Водночас є наявні відомості щодо формування інтрамуральних вузлів за рахунок міграції клітин уздовж парасимпатичного відділу вегетативної нервової системи. Більшість авторів схиляються до думки про участь у розвитку інтрамуральних вузлів гангліозної пластинки на всьому протязі нервової трубки. При чому перша міграція клітин нервового валіка для розвитку інтрамуральних вузлів може відбуватися не тільки через існуючі нервові шляхи. На початкових стадіях вона може здійснюватись через мезенхіму, досягаючи зачатків внутрішніх органів. Найбільш активною ділянкою щодо такої міграції є нервовий валік вагусного рівня. Більшість клітин вагусного походження заліпають нервові валіки до стадії 13 сомітів, але міграція продовжується до стадії 16 сомітів (за Zu Hutchins, 1996, що відповідає XI стадії Карнегі, зародки $3,1 \pm 0,8$ мм тім'яно-куприкової довжини [ТКД]).

У зародків 1,5 тижня внутрішньоутробного розвитку (ВУР) зачатки вузлів м'язовокишкового сплетення представлені окремими клітинами і невеликими групами нейробластів, які розташовані відносно зовні від зачатка колового шару м'язової оболонки

в різних відділах травної трубки. Стінка кишкової трубки на всьому протязі представлена псевдодворядним епітелієм і прилеглою до нього мезенхімою, клітини якої, контактуючи одна з одною, утворюють пухку мережу. М'язова оболонка стінок травної системи представлена тонкими волокнами колового шару, ззовні від якого розташовуються клітини інтрамуральних вузлів [1, 9, 10].

У ембріонів 7 тижнів ВУР чітко виявляються всі оболонки стравоходу [11, 12]. Епітелій багаторядний мінотавий з чіткими ворсинками і присутністю келихоподібних клітин. Деякі келихоподібні клітини розширені і нагадують маленьку залозу. Мітотичні фігури розташовуються як в апікальній, так і в базальній частинах пласта, намічається сполучнотканинна основа слизової оболонки. М'язова оболонка представлена, в основному, тонкими волокнами колового шару. Зовні від нього розміщуються інтрамуральні вузли, які представляють собою багатоклітинні утворення. Клітини нейробластичного ряду дрібні, округлої форми, з вузьким обідком цитоплазми. Тонкі ретикулярні волокна виявляються в товстій базальній мембрані і в усіх оболонках первинної кишки [7].

У ембріонів 8 тижнів ВУР мітотичні структури стравоходу розташовуються не тільки в апікальному, а й у базальному та середньому рівнях епітеліального пласта. У сполучній тканині разом із ретикулярними часто зустрічаються колагенові волокна. М'язова оболонка представлена одним тонким коловим шаром гладком'язових клітин із паличкоподібними ядрами. У цей період у дванадцятипалій кишці з'являються ворсинки і зачатки крипт. Однак ворсинки різних розмірів і зачатки крипт присутні не на всій поверхні слизової оболонки. У ворсинках епітелій однорядний призматичний. Ядра в призматичних клітинах значно віддалені від базальної мембрани, верхівки клітин світлі. Інтрамуральні вузли стають більш багатоклітинними і збільшеними, але складаються, як і в стравоході, тільки з дрібних нейробластів [13].

У передпліода 12 тижнів ВУР епітелій стравоходу з багаторядного перебудовується в плоский, що міс-

тять два шари клітин. Інтрамуральні вузли стають багатоклітинними, складові їх клітин децю збільшуються в розмірах. Проте за рівнем диференціації більшість із них залишаються на стадії дрібних нейроblastів з вузьким обідком цитоплазми навколо ядра. У дванадцятипалій кишці на всій поверхні слизової оболонки розвинені ворсинки, крипти перетворюються на короткі епітеліальні тяжі, що врастають в прилеглу тканину. Епітелій ворсинок однорядний призматичний миготливий. Інтрамуральні вузли представлені, в основному, дрібними нейроblastами з малою кількістю цитоплазми навколо ядра [14].

У процесі ембріогенезу вузли стають багатоклітинними утвореннями, які формуються за рахунок мітозичного поділу клітин та зустрічаються у вегетативних вузлах серед клітин нейроblastичного ряду. До моменту народження інтрамуральні вузли слабо диференційовані, більшість клітин у них представлено нейроblastами і нейронами з невеликою кількістю цитоплазми. Лише окремі великі нейрони забезпечені довгими відростками, що йдуть у нервові стовбури і можуть вступати в синаптичний зв'язок [15].

У новонароджених відомі два "водії ритму" кишкових скорочень, один з яких знаходиться в місці впадання загальної жовчної протоки в дванадцятипалу кишку, інший – у клубовій кишці. Функціональна активність кишки, в основному, забезпечується за рахунок інтрамурального нервового апарату, скоротлива діяльність стінки кишки здійснюється також за допомогою нейронів аеробахового нервового сплетення, які володіють ритмічною фоновою активністю [16]. Ці механізми перебувають під впливом нервової системи і гуморальних факторів. Парасимпатичні нерви, в основному, збуджують, а симпатичні – гальмують скорочення тонкої кишки. Ефекти подразнення вегетативних нервів залежать від вихідного стану м'язів, частоти і сили подразнення. Велике значення для регуляції моторики тонкої кишки мають рефлекси з різних відділів травного тракту, які можна розділити на збуджувальні та гальмівні. До збудливих рефлексів відносять стравохідно-кишковий, шлунково-кишковий та кишково-кишковий, до гальмівних – кишково-кишковий, ректоентеральний, а також рецепторне гальмування тонкої кишки (рецепторна релаксація) під час їжі, яке потім змінюється посиленням її моторики. Рефлекторні дуги цих рефлексів замикаються як на рівні інтрамуральних вузлів внутрішньо-органного відділу вегетативної нервової системи, так і на рівні ядер блукаючих нервів у довгастому мозку і у вузлах симпатичної нервової системи [17, 18].

Відомо п'ять нервових сплетень тонкої кишки: субсерозне нервове сплетення, зовнішнє та внутрішнє міжм'язові сплетення, зовнішнє підслизове та внутрішнє підслизове сплетення. В інтрамуральних вузлах локалізовані нейрони трьох типів: довгоаксонні еферентні нейрони (клітини Догеля I типу), рівновідросткові аферентні нейрони (клітини Догеля II типу), асоціативні клітини (клітини Догеля III типу) – місцеві вставні нейрони, що з'єднують своїми відростками кілька клітин I і II типу, морфологічно подібні до клітини Догеля II типу. Дендрити цих клітин не виходять за межі вузла, а аксони направляються в інші вузли, утворюючи синапси на клітинах I типу. Клітини Догеля в стінці кишки утворюють локальну периферійну рефлекторну дугу [19, 20].

Нервовим клітинам в інтрамуральних нервових сплетеннях тонкої кишки людини притаманні товсті аріпрофіальні волокна значної довжини, які розташо-

вані у вузлах стінок судин та в навколишніх тканинах, мають складну систему "рецепторного перекриття". Наявність у складі вузлів міжм'язового та підслизового сплетень малодиференційованих нервових клітин слід розглядати не як резерв, а як субстрат, з якого відбувається відновлення гангліонарних клітин у зв'язку з їх здатністю до інтенсивного росту. При патології відбувається дегенерація нейроцитів, утворюються варикозні потовщення у відростках, каріолітичні потовщення ядерних оболонок, зникають ядра та згладжуються контури тіл нейроцитів, спостерігається фрагментація та зернистий розпад волокон. Локальне порушення розвитку інтрамуральних вузлів іноді поєднується з іншими аномаліями ембріонального розвитку – хворобою Гіршпрунга, атрезією [21, 22].

В ембріогенезі інтрамуральні вузли формуються в краніо-каудальному напрямку. Уражається саме той відділ, в якому відбувається або започатковується диференціювання нейроblastів із клітин-попередників і водночас вступає в дію гальмівний механізм диференціювання елементів стравоходу і шлунка. Це також спостерігається в розвитку нейроblastів у тонкій і товстій кишках. Аферентна іннервація здійснюється м'язово-кишковим чутливим сплетенням, утвореним чутливими нервовими волокнами сінальних вузлів та їх рецепторними закінченнями. Часто зустрічаються "гіллясті" і "кущикові" нервові закінчення в підслизовій основі і власній пластинці слизової оболонки. Їх термінальні гілочки досягають судин, дуоденальних залоз, епітелію кишкових крипти і ворсинок. Мережа чутливих волокон спостерігається в клубовій кишці й ілеоцекальній ділянці, де переважають "кущикові" форми рецепторів. Окремі рецептори є в самих нервових вузлах. Еферентна іннервація здійснюється симпатичними і парасимпатичними нервами. У товстій стінці тонкої кишки добре розвинені парасимпатичні м'язово-кишкові і підслизове нервові сплетення. М'язово-кишкове сплетення найбільш розвинене в дванадцятипалій кишці, де спостерігаються численні, щільно розташовані великі вузли. Кількість і розміри вузлів у тонкій кишці зменшуються в каудальному напрямку [23].

Нервові елементи виявляються в стінці органа одночасно з початком розвитку колового шару (він з'являється першим) м'язової оболонки. Це відноситься до стравоходу, дванадцятипалої та товстої кишки. Початок диференціювання м'язових елементів стимулює диференціювання нейроblastів з їх попередників. Встановлюється ранній контакт нервових волокон з м'язовими волокнами, які розвиваються. Проте зв'язок між цими елементами, можливо, полягає скоріше в паралелізмі їх розвитку, ніж у стимулюванні розвитку м'язової тканини нервовими структурами. Нейробласти інтрамуральних вузлів з'являються вздовж травної трубки не синхронно, а поступово, в краніо-каудальному напрямку [24].

При зміні будови та функції преатретичної гіпертрофованої ділянки кишки та постатретичної ненавантаженої ділянки при оперативному лікуванні кишкових атрезій важливу роль відіграє рефлекторна активність травного тракту. Остання залежить від стану інтрамурального нервового апарату, який пов'язаний із ЦНС, але здатний здійснювати рефлекторні акти і без її участі. Функціональна активність кишки в даних випадках забезпечується, в основному, інтрамуральним нервовим апаратом [25].

До моменту народження інтрамуральні вузли слабо диференційовані, більшість клітин у них пред-

ставлено нейробластами і нейронами з невеликою кількістю цитоплазми. Лише окремі великі нейрони забезпечені довгими, що вступають у нервові стовбури, відростками, якими вони можуть мати синаптичні зв'язки. Диференціація вузлів триває в постембріональному періоді. Відбувається розвиток нових нейронів, збільшення розмірів клітин, утворюються капсули навколо нейронів [26].

Одним із кардинальних питань медичної науки є виявлення схожості та відмінностей у процесах морфогенезу кровоносних судин органів травної системи в умовах норми і патології. У цьому ключі вивчення термінів формування джерел висцеральних гілок черевної аорти – зачатки черевного стовбура, верхньої і нижньої брижових артерій та відповідних венозних стовбурів, характеру їх розгалуження, варіантів розташування впродовж пренатального періоду онтогенезу, має не тільки теоретичне значення, але й певний практичний інтерес [27, 28].

Джерелами васкуляризації інтрамуральних нервових елементів кишки є артерії тих її оболонок, де містяться відповідні вегетативні сплетення. На рівні між'язового сплетення визначається густа мережа судин, що утворена галуженням артерій, які проходять крізь колоний та поздовжній м'язові шари. Від прямих артерій до входження їх до стінки кишки відходять до серозної оболонки гілочки, які проходять крізь зовнішній м'язовий шар у ділянці краю брижі та розподіляються між м'язовими шарами. До цих гілок приєднуються тонкі артеріальні гілки, що відходять від прямих артерій в тому місці, де останні проходять крізь м'язову оболонку. На іншій, більшій частині кишки, кровопостачання між'язового сплетення здійснюється рекурентними артеріями, що відходять від артерій підслизового шару. Судини між'язового та інших нервових сплетень мають більший діаметр. Більшість із них не виходять за межі вузлів та нервових сплетень, і тільки деякі з них виходять з вузлів та впадають в капілярну сітку суміжних тканин. Капілярна сітка плоских вузлів між'язового сплетення стиснута в одній площині, у той час як сітка підслизового сплетення, повторюючи кулеподібну та видовжену форми вузлів, має форму кулі або трубки [29, 30].

Капіляри кожного вузла мають діаметр 6-8 мкм і є галуженнями декількох артеріол, що підходять до нього від різних джерел. Капіляри розташовані не тільки зовні від перинеуральних щів, але проникають і в вузли, утворюючи в них петлі різної форми та величини. Цим вони подібні до капілярів центральної нервової системи, де, як виявили дослідження, спостерігаються тісні контакти між нейронами та капілярами, що їх оплітають. Вивчення цих нейроваскулярних взаємодій у умовах патології, а також визначення шляхів патогенезу ішемії інтрамуральних нервових сплетень кишки при її спастичних та дискінетичних скороченнях є актуальним для клініки [31, 32].

Кровопостачання органів черевної порожнини забезпечують непарні гілки черевної аорти. У зародків 4-5 тижнів розвитку після утворення непарної дорсальної аорти, від неї відходять сегментарні дорсальні, латеральні та вентральні гілки. Із відокремленням первинної кишки від жовткового мішка і формуванням її брижі, сегментарні вентральні гілки дорсальної аорти частково редукуються, а окремі суміжні гілки зливаються і утворюють непарні висцеральні гілки аорти. У центрі дорсальної аорти з'являється розширення. Цей період розвитку є критичним і

порушення нормального ходу онтогенезу зародка може призвести до аномалій розвитку судин [29, 30].

На початку 5-го тижня ембріогенезу, внаслідок редукції жовткового мішка, жовтково-брижова артерія перетворюється на верхню брижову артерію. Жовтково-брижова артерія є найбільшою з непарних висцеральних гілок аорти, яка входить у первинну брижу і прямує вентрально, досягаючи згину кишкової петлі У 5-тижневих зародків помітні закладки черевної стовбура, верхньої і нижньої брижових артерій, які проникають у первинну дорсальну брижу. У 6-тижневих зародків черевний стовбур відходить від передньої стінки аорти на рівні XI-XII грудних хребців. Прямуючи вентрально, попереду дванадцятипалої кишки, черевний стовбур ділиться на три гілки – ліву шлункову, спільну печінкову та селезінкову артерії, які прямують до зачатків відповідних органів. Наприкінці 5-го та початку 6-го тижня ВУР в зародків вже є зачатки всіх трьох непарних висцеральних гілок майбутньої черевної частини аорти. Найбільшою з них є жовтково-брижова артерія, яка утворюється внаслідок злиття правої та лівої жовтково-брижових артерій. Зачаток черевної стовбура на цій стадії ембріогенезу вже поділяється на короткі гілки (майбутні ліву шлункову, спільну печінкову та селезінкову артерії), які ще не досягають стінок органів [11, 33].

У зародків 6-го тижня ембріогенезу (10,0-13,0 мм ТКД) виявляються зачатки всіх трьох непарних висцеральних гілок майбутньої черевної аорти. Верхня брижова артерія відгалужується від аорти на рівні XII грудного хребця і проходить у мезенхімі між підшлунковою залозою та дванадцятипалою кишкою та вступає в товщу дорсальної брижі [34].

Наприкінці 7-го та початку 8-го тижнів розвитку відбувається розгалуження верхньої брижової артерії на 8-12 кишкових гілок, які вступають у брижу кишкових петель. Нижня брижова артерія представлена коротким самостійним стовбуром, що виходить з передньобічної стінки аорти [35].

У передплодів 9-го тижня (38,5-40,0 мм ТКД) розгалуження всіх трьох непарних гілок досягають стінок відповідних органів і вступають у зв'язок з інтраорганными судинами, відбувається поділ кишкових артерій на менші за діаметром гілки, які з'єднуються між собою. У цей період починається формування артеріальних дуг, що віддають численні гілки до стінки кишки. У цей період розвитку змінюється вміст пупкового канатика у зв'язку з редукуванням пупкового кінця жовтково-брижових артерій і появою зачатка верхньої брижової артерії. На рівні III-IV поперекових хребців нижня брижова артерія відходить від середини або лівої частини переднього півкола аорти, прямує ліворуч та каудально, ділиться на дві гілки, які в стінку кишки ще не вступають. Напрямок нижньої брижової артерії змінюється упродовж зародкового і передплодового періодів. У цей час кровопостачання каудального відділу травної трубки здійснюється за рахунок лакун артеріального типу, зв'язок між магістральними судинами ще відсутній [36].

Наприкінці передплодового періоду розвитку продовжується процес органогенезу, становлення топографії та синтопії органів черевної порожнини, що супроводжується подальшим розвитком судинної системи. Рівень відходження від аорти та розгалуження всіх непарних висцеральних гілок наближуються до дефінітивного стану [35, 36].

Наприкінці плодового періоду та в новонароджених існують добре розвинені як внутрішньоосис-

темні анастомози (у межах розгалуження кожної з непарних висперальних гілок черевної частини аорти), так і міжсистемні.

У плодів та новонароджених черевний стовбур, верхня та нижня брижові артерії, окрім типових, віддають ряд додаткових гілок до всіх органів черевної порожнини. Діаметр черевної частини аорти в плодів і новонароджених вище та нижче відгалуження основних стовбурів непарних висперальних гілок неоднаковий, що зумовлено особливостями деякої зміни напрямку кровотоку та кута відходження судин [29].

Агангліоз зумовлений загальною нервових елементів в стінці органа. Це може бути наслідком зміни місцевих умов, викликаних вродженою аномалією органогенезу. Джерелами васкуляризації інтрамуральних нервових елементів кишки є артерії тих його оболонок, де містяться відповідні вегетативні сплетення. На рівні між'язового сплетення визначається густа мережа судин, що утворена галузженням артерій, які проходять крізь коловий та поздовжній м'язові шари. Від прямих артерій до входження їх в стінку кишки відходять до серозної оболонки гілочки, які проникають крізь зовнішній м'язовий шар у ділянці краю брижі та розподіляються між м'язовими парами. До цих гілок прислабуються тонкі артеріальні гілки, що відходять від прямих артерій в тому місці, де останні проходять крізь м'язову оболонку. На відміну від капілярів інших тканин кишкової стінки, судини між'язового та інших нервових сплетень мають більший діаметр. Більшість із них не виходять за межі вузлів та нервових сплетень, і тільки деякі виходять із вузлів і мають зв'язок з капілярною сіткою суміжних тканин [23, 37, 38].

Артерії, вступаючи в стінку тонкої кишки, утворюють три сплетення: між'язове – між внутрішнім і зовнішнім шарами м'язової оболонки; широкопетлисте – в підслизовій основі і вузькопетлисте – в слизовій оболонці. З останнього виходять артеріоли, що утворюють кровоносні капіляри навколо кишкових крипк, і по 1-2 артеріоли, що входять у кожну ворсинку і розпадаються там на капілярні мережі. Із кровоносних капілярів ворсинки кров збирається у венулу, що проходить уздовж її осі. Вени тонкої кишки утворюють два сплетення – сплетення в слизовій оболонці і сплетення в підслизовій основі. Є численні артеріоло-венулярні анастомози типу замикаючих артерій, що регулюють приплив крові до кишкових ворсинок. Цибулина дванадцятипалої кишки має бічні зв'язки, які є продовженням малого і великого чепців [30, 39].

Брижовий кровообіг представлений судинами, які проходять через брижу кишки, доставляючи артеріальну кров до тонкої і товстої кишок і, відповідно, забираючи від них венозну кров. До системи брижової циркуляції відносяться верхні і нижні брижові артерії та вени. Кровообіг тонкої кишки майже повністю здійснюється за рахунок гілок верхньої брижової артерії [30, 40, 41].

Васкуляризація стравоходу порівняно з іншими відділами травного тракту виражена слабше через відсутність єдиної стравохідної артерії. Шийний відділ стравоходу забезпечується гілками нижньої щитоподібної і, частково, – лівої підключичної артерії. Краще за інших забезпечується кров'ю черевний відділ, вкритий очеревиною, отримуючи кровопостачання з нижньої діафрагмальної і лівої плунової артерії. Інтрамуральна судинна мережа найбільш розвинена в підслизовій оболонці, в якій артеріальне сплетення живить слизову і м'язову оболонку. Кров

відтікає по венулах у досить складне за будовою венозне сплетення, основним колектором якого є центральне підслизове сплетення, що лежить поруч з артеріальним [11, 33].

Судинна мережа інтрамурального нервового сплетення вищих хребетних має спеціальний апарат, що забезпечує постійні умови кровопостачання навіть при різкому спазмі м'язів тонкої кишки. Проте важко припустити, щоби судинна мережа, яка має самостійне значення, не реагувала на зміни інтенсивності кровопостачання у стінці кишки і на гемодинамічні зміни в інших органах черевної порожнини. При атрезії тонкої кишки розлади кровопостачання структурних елементів, у тому числі й нервових сплетень загрожують різноманітними дистрофічними змінами тканин кишкової стінки, що значною мірою зумовлено порушенням функції гангліонарних клітин, які перебувають в умовах ішемії. Нервові елементи з'являються відносно рано і тривалий час залишаються на стадії нейробластів (до 3,5 місяця ВУР), тоді як в інших тканинах за цей час відбуваються значні зрушення [31, 37].

У новонароджених при атрезії тонкої кишки відбувається істотне порушення анатомічної будови кровоносних судин кишок. У ділянці атрезії кишки з поширенням на преатретичний сегмент притаманні дезінтеграція нейросудинних взаємовідношень, наявність вторинного ангіогенезу та дегенеративні зміни у нейронах, що свідчать про первинне виникнення порушень ангіогенезу при кишкових атрезіях [2, 25-27].

Висновки:

1. Зачатки вузлів м'язовокишкового сплетення однотипні в різних відділах травної трубки, представлені окремими клітинами і невеликими групами нейробластів, розташовані ззовні від зачатка колового шару м'язової оболонки.
2. Нейробласти інтрамуральних вузлів з'являються уздовж травної трубки в краніо-каудальному напрямку. Диференціація інтрамуральних вузлів триває й в постембріональному періоді, утворюються нові нейрони та капсула навколо вузлів, збільшуються розміри клітин.
3. Джерелами васкуляризації інтрамуральних нервових елементів кишки є артерії оболонок з вегетативними сплетеннями.
4. Виникнення атрезії тонкої кишки пов'язано з морфологічною зміною гемомікроциркуляторного русла та будовою інтрамуральних нервових сплетень.

ЛІТЕРАТУРА:

1. Молдавская А.А. Эмбриогенез органов пищеварительной системы человека / А.А. Молдавская. Атлас. – 2006. – 175 с.
2. Єршов В.Ю. Зміни інтрамурального нервового апарату кишки при атрезіях у новонароджених / В.Ю. Єршов // Вісник наукових досліджень. – 2006. – № 3. – С. 24-26.
3. Ontogeny, growth and development of the small intestine: Understanding pediatric gastroenterology / A.L. Drozdowski, T. Clandinin, B.R. Thomson // World J. Gastroenterol. – 2010. – Vol. 16, № 7. – P. 787-799.
4. Motoneurons are essential for vascular pathfinding / A.H. Lim, A. Suli, K. Yaniv [et al.] // Development. – 2011. – Vol. 138, № 17. – P. 3847-3857.
5. Enteric neurons synthesize netrins and are essential for the development of the vagal sensory innervation of the fetal gut / E.M. Ratcliffe, L.F. Tandi, J. Mohammed [et al.] // Dev. neurobiol. – 2011. – Vol. 71, № 5. – P. 362-373.
6. Burns A.J. Advances in ontogeny of the enteric nervous

- system/ A.J. Burns, N. Thapar // *Neurogastroenterol. Motil.* – 2006. – Vol. 18, № 10. – P. 876-887.
7. Critical numbers of neural crest cells are required in the pathways from the neural tube to the foregut to ensure complete enteric nervous system formation / A.J. Barlow, A.S. Wallace, N. Thapar, A.J. Burns // *Development.* – 2008. – Vol. 135, № 9. – P. 1681-1691.
8. Сіренко О.Ю. Джерела розвитку інтрамуральних вузлів та вроджений агангліоз / О.Ю. Сіренко // *Дніпровський медичний часопис.* – 2008. – Т. 1, № 1. – С. 49-50.
9. Костиленко Ю.Л. Анатомія органів травної системи / Ю.Л. Костиленко. – Полтава, 2003. – 122 с.
10. Mittal R.K. The esophagogastric junction / R.K. Mittal, D.H. Balaban // *Engl. J. Med.* – 1997. – Vol. 336, № 13. – P. 924-932.
11. До розвитку кровоносних судин деяких органів травної системи / О.Ф. Марчук, О.В. Круцяк, Ф.Д. Марчук, Т.В. Хмара // *Біологія, медицина, екологія: матер. першої наук.-практ. конф. початкуючих науковців та молодих вчених Буковини:* – Чернівці, 1996. – С. 52.
12. Марчук О.Ф. Особливості морфогенезу стравоходу у зародків людини / О.Ф. Марчук // *Тавричеський медико-біологічний вестник.* – 2005. – Т. 8, № 3. – С. 75-77.
13. Янин В.Л. Морфологическая характеристика эмбриональных морфогенезов как основа формирования критериев оценки уровня развития зародыша / В.Л. Янин, П.В. Дунаев // *Региональные экологические проблемы и здоровье населения: матер. науч. конф.:* – Ангарск, 1999. – С. 21-22.
14. Молдавская А.А. Современные тенденции в изучении морфологии пищеварительного тракта в эксперименте / А.А. Молдавская // *Саміт норм, анатомів України та Росії. Сб. статей міжнар. конф. – Тернопіль, 2003.* – С. 93-97.
15. Садлер Т.В. *Медицина ембріологія за Лангманом / Т.В. Садлер.* – Львів: Наутілус, 2001. – 550 с.
16. Inderbir Singh. *Textbook of Human Histology / Inderbir Singh. Fifth Edition.* – 2006. – 365 p.
17. Байтінгер В.Ф. Классификация сфинктеров пищеварительной системы / В.Ф. Байтінгер // *Сфинктеры пищеварительного тракта.* – Томск: Сибирский мед. ун-т, 1994. – С. 14-16.
18. Колесников А.А. Сфинктерный аппарат человека / А.А. Колесников. – СПб.: СпецЛит, 2000. – 183 с.
19. Гистология, цитология, эмбриология: Учебник / Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юрина, Е.Ф. Котовский и др., под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. – 6-е изд., перераб. и доп. – М.: ГЭОТАР-МЕДИА, 2012. – 800 с.
20. Корнев М.А. Анатомия человека от эмбриогенеза до зрелости / М.А. Корнев, Т.Н. Надъярная. – СПб.: Фолиант, 2002. – 232 с.
21. Исаков Ю.Ф. *Детская хирургия / Ю.Ф. Исаков.* – М.: Медицина, 1996. – 758 с.
22. Давиденко В.Б. Ефективність та діагностичне значення пренатального дослідження плода у покращенні наслідків лікування уродженої патології травного тракту в періоді новонародженості / В.Б. Давиденко, В.В. В'юн, Н.Р. В'юн // *Ультразвук. перинат. діагностика.* – 2005. – № 20. – С. 127.
23. Дифференцировка нейрональных и вспомогательных клеток вегетативных ганглиев. Реактивность и регенерация тканей / П.П. Крутяков, А.А. Сосунов, Л.В. Белянина, В.Н. Абрамов. Л.: Наука, 1990. – С. 64.
24. Ковальський М.П. Досвід вивчення морфології атрезії кишкового / М.П. Ковальський, Т.І. Даншин, В.Ю. Єршов // *Клінічна анатомія та оперативна хірургія.* – 2004. – № 2. – С. 39-43.
25. Єршов В.Ю. Оцінка придатності кишки до анастомозування при хірургічному лікуванні атрезії кишки у новонароджених / В.Ю. Єршов // *Клінічна анатомія та оперативна хірургія.* – 2007. – № 4. – С. 53-58.
26. Єршов В.Ю. Морфометрична характеристика кишки при атрезіях у новонароджених / В.Ю. Єршов, М.П. Ковальський // *Науковий вісник національного медичного університету ім. О.О. Богомольця.* – 2007. – № 4. – С. 40-47.
27. Марчук О.Ф. Метод дослідження топографоанатомічних особливостей кровоносних судин на гістологічних зрізах / О.Ф. Марчук // *Динаміка наук, досліджень – 2004: III Міжнарод. наук.-практ. конф.: матер. конф. – Дніпропетровськ, 01-15 листопада, 2004.* – С. 30-31.
28. Молдавская А.А. Васкуляризация производных пищеварительной трубки на этапах онтогенеза / А.А. Молдавская. – Москва-Астрахань. – 2006. – 160 с.
29. Бобрік І.І. Структурные закономерности развития кровеносных и лимфотических сосудов в ранний период онтогенеза человека / И.И. Бобрік // *Тез. докл. XI съезда анат., гистол. и эмбриол.* – Полтава 1992. – С. 29.
30. Молдавская А.А. Васкуляризация кишечной трубки на этапах пренатального онтогенеза человека / А.А. Молдавская, Р.И. Асфандияров. – М.: ВИНТИ, 1990. – С. 1-15.
31. Еремеева О.Н. Эмбриональное становление матричной сети органного кровеносного русла двенадцатиперстной кишки человека / О.Н. Еремеева // *Морф. ведомости.* – 2003. – Т. 3-4. – С. 74-75.
32. Бірюк І.Г. Варіанти розгалуження верхньої брижової артерії у плодів та новонароджених людини / І.Г. Бірюк // *Бук. мед. вісник.* – 1999. – Т. 3, № 3. – С. 169-171.
33. Бірюк І.Г. Непарні висцеральні гілки черевної частини аорти на ранніх стадіях пренатального розвитку людини / І.Г. Бірюк // *Бук. мед. вісник.* – 2000. – Т. 4, № 4 – С. 116-120.
34. Бірюк І.Г. Морфологія непарних висцеральних гілок черевної частини аорти у плодів та новонароджених людини / І.Г. Бірюк // *Укр. мед. альманах.* – 2000. – Т. 3, № 3. – С. 18-21.
35. Бірюк І.Г. Топографо-анатомічні особливості черевної частини аорти та її непарних висцеральних гілок у новонароджених людини / І.Г. Бірюк // *Науковий вісник Ужгородського університету, серія "Медицина".* – 2000. – Вип. 12. – С. 13-16.
36. Бірюк І.Г. Міжсистемний колатеральний зв'язок верхньої брижової артерії / І.Г. Бірюк // *Актуальні питання морфогенезу: матер. наук. конф. – Чернівці, 1996.* – С. 38-39.
37. Кнорре А.Г. Развитие вегетативной нервной системы в эмбриогенезе / А.Г. Кнорре, Л.В. Суворова. – М.: Медицина, 1984. – 168 с.
38. Гистохимия нервной ткани пищеварительной системы в эмбриогенезе / Л.П. Тельцов, О.С. Бушукіна, В.Н. Родін, В.А. Столяр // *Российские морфологические ведомости.* – 1999. – № 1/2. – С. 146-147.
39. Weerasuriy A. Physiological changes in sciatic nerve endoneurium of lead-intoxicated rats: A model of endoneurial homeostasis / A. Weerasuriy, G.L. Curran, J.F. Poduslo // *Brain Res.*, 1990. – Vol. 517, № 1-2. – P. 1-6.
40. Закономерности формирования артериального русла органов пищеварительной системы в онтогенезе / А.А. Молдавская, Р.И. Асфандияров, К.С. Родионов [и др.] // *Фундаментальные и прикладные вопросы современной морфологии: юбил. науч. конф., посв. 100-летию каф. норм. анатом. СПбГМУ им. И.П. Павлова: матер. конф. – СПб, 1997.* – Т. 1. – С. 169-171.
41. Бобрік І.І. Развитие кровеносных и лимфатических сосудов / И.И. Бобрік, Е.А. Шевченко, В.Г. Черкасов. – К.: Здоров'я, 1991. – 205 с.

Надійшла: 11.09.2012 р.
Рецензент: проф. В.І.Лузін