

**МІНІСТЕРСТВО ОХОРОНИ ЗДОРОВ'Я УКРАЇНИ
УКРАЇНСЬКА МЕДИЧНА СТОМАТОЛОГІЧНА АКАДЕМІЯ**

**Дубінін С.І., Рябушко О.Б.,
Улановська-Циба Н.А., Передерій Н.О.**

**ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ СТІНКИ
ЖОВЧНОГО МІХУРА ПРИ РІЗНИХ ТИПАХ
ХАРЧУВАННЯ**

Полтава – 2020

УДК: 611.32:616.366-002-092.9

Рекомендовано до друку Вченою радою Української медичної стоматологічної академії. Протокол № 7 від 05 лютого 2020 р.

Рецензенти:

О.Ю. Вовк, доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри анатомії людини Харківського національного медичного університету;

Л.Я. Федонюк, доктор медичних наук, професор, завідувачка кафедра медичної біології державного вищого навчального закладу «Тернопільський державний медичний університет імені І. Я. Горбачевського МОЗ України»;

І.М. Скрипнік, доктор медичних наук, професор кафедри Внутрішньої медицини №1 Української медичної стоматологічної академії.

Дубінін С.І., О.Б.Рябушко, Н.А.Улановська-Циба, Н.О.Передерій

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ СТІНКИ ЖОВЧНОГО МІХУРА ПРИ РІЗНИХ ТИПАХ ХАРЧУВАННЯ: монографія / Дубінін С.І., ., Рябушко О.Б., Улановська-Циба Н.А., Передерій Н.О.– Полтава :ТОВ НВП «Укрпромторгсервіс», 2020. – 128 с.

В монографії розглядаються питання сучасних даних про морфо-функціональний стан будови жовчного міхура і магістральних жовчних проток людини в умовах експериментального гострого холециститу. Розглядаються будова стінки жовчного міхура, розподіл у них судин, звертається увага на взаємозв'язки із суміжними органами. Огляд літератури містить достатній обхват наукової літератури з теми дослідження.

ISBN

© Дубінін С.І., Рябушко О.Б., Улановська-Циба Н.А, Передерій Н.О.

З М І С Т

	Стор
Вступ.....	3
Сучасні погляди на структурну організацію жовчного міхура та жовчовивідних шляхів людини та тварин.....	5
Особливості будови стінки жовчного міхура риб.....	24
Структурна організація відділів стінки жовчного міхура птахів.....	43
Морфо-функціональний аналіз будови жовчного міхура деяких ссавців.....	63
Структурно – функціональна характеристика стінки жовчного міхура людини.....	88
Список використаних джерел.....	108

ВСТУП

В сучасній клінічній медицині не втратила своєї актуальності проблема, що пов'язана з патологією жовчного міхура та жовчовивідної системи. На сьогоднішній день до найбільш поширених захворювань біліарної системи включають функціональні розлади жовчного міхура та сфінктера Одді, хронічний холецистит та холангіт, холестероз жовчного міхура, жовчнокам'яну хворобу, постхолецистектомічний синдром, які зустрічаються дедалі частіше [64, 90, 120, 160, 161, 205].

Жовчнокам'яна хвороба займає третє місце після серцево-судинних захворювань та цукрового діабету і є однією з найбільш поширених патологій людини. За даними VI Всесвітнього конгресу гастроентерологів на жовчнокам'яну хворобу страждає більш ніж 10% дорослого населення в різних країнах світу. Спостерігається збільшення кількості хворих в 2 рази за кожні десять років у всіх економічно розвинених країнах. У жінок дана патологія зустрічається у 3-4 рази частіше, ніж у чоловіків. Відмічається зростання частоти захворюваності з віком. Наприклад, у віці від 21-30 років жовчнокам'яну хворобу діагностують у 3-4% населення, у віці від 41-50 років у 5%, у віці після 60 років у 20%, а у віці після 70 років у 30% [19, 44, 147, 165, 210].

Літературні дані свідчать, що спостерігається збільшення частоти виникнення жовчнокам'яної хвороби у осіб молодого віку. За деякими даними, у 16,4% хворих дана патологія діагностована у віці до 35 років. Встановлено, що серед дітей частота захворюваності становить 5%. У віці після 50 років частота захворюваності серед чоловіків та жінок стає практично однаковою, це свідчить про те, що дана патологія спостерігається у найбільш працездатної частини населення [34, 53, 87, 121, 185].

В Україні на 2008 рік, за даними Центра статистики МОЗ України, захворюваність на жовчнокам'яну хворобу складала 694,6 випадків на 100 тис. дорослого населення. За попередні 10 років кількість хворих збільшилась на 70,2%, а кількість прооперованих з приводу холецистектомії склала 9,5% від загальної кількості оперативних втручань. При цьому у 97,5% випадків необхідність виконання даного оперативного втручання була зумовлена жовчнокам'яною хворобою. Але хірургічне лікування не завжди досягає очікуваного усунення симптомів захворювання і веде до зниження якості життя пацієнтів. Досить часто, через 6-12 місяців після операції у 10-20%, а за іншими даними навіть у 64% пацієнтів спостерігається розвиток постхолецистектомічного синдрому [16, 21, 148, 159, 181, 184, 202, 242].

При обстеженні пацієнтів, що звернулися по допомогу у зв'язку з захворюваннями біліарного тракту, відзначено, що хронічний холецистит було діагностовано у 84,2% хворих, а гострий – 15,8% і у більшості з них – калькульозний. У більшості випадків, у хворих спочатку розвиваються функціональні розлади жовчного міхура та сфінктерів позапечінкових жовчних шляхів, що викликає застій жовчі та порушення її циркуляції, при цьому змінюється секреторна та всмоктувальна здатність жовчного міхура, погіршується мікроциркуляція в його стінці. Всі ці процеси призводять до зміни фізико-хімічних властивостей та біохімічного складу і структури міхурової жовчі, або дисхолії. Запальні процеси в слизовій оболонці жовчного міхура викликають надлишкову секрецію слизу з високим вмістом муцинових глікопротеїнів, порушення абсорбції води та електролітів, що в свою чергу веде до порушення колоїдної стабільності жовчі та зумовлює формування різних видів жовчних конкрементів. Серед хворих, у 80-90% випадків розвивається гострий калькульозний холецистит (за наявності у жовчному міхурі конкрементів), а у 10-20% випадків зустрічається гострий некалькульозний холецистит. Таким чином серед факторів, що впливають на утворення жовчних конкрементів, найголовнішим науковці вважають застій жовчі у жовчному міхурі [17, 27, 65, 170, 228, 235, 245].

Консервативне лікування захворювань гепатобіліарної системи доволі тривале. В разі хірургічного втручання, а холецистектомія – найбільш поширене оперативне втручання на жовчному міхурі, яке займає друге місце після апендектомії, нерідко виникають різноманітні ускладнення. Післяопераційна летальність становить близько 9%. Це пов'язане з тим, що тривалий час жовчнокам'яна хвороба може бути безсимптомною і тому клінічно діагностується тільки на стадії калькульозного холециститу, в той період коли консервативна терапія вже практично неефективна. Крім того складність лікування захворювань гепатобіліарної системи пов'язана з топографо-анатомічним взаєморозташуванням печінки, жовчного міхура та магістральних жовчовивідних шляхів, що зумовлює залучення в запальний процес органів, що близько розташовані: дванадцятипала кишка, підшлункова залоза та інші. Лікування та реабілітаційні процеси при цих патологіях досить тривалі. Таким чином, широка розповсюдженість, постійне збільшення кількості хворих, охоплення найбільш працездатної частини суспільства дають можливість віднести захворювання гепатобіліарної системи до соціально значимих [67, 100, 139, 163, 165, 183, 199, 208, 229, 241].

Дані вітчизняної та зарубіжної літератури свідчать, що зростання частоти захворюваності на жовчнокам'яну хворобу зумовлене факторами зовнішнього

середовища (режим харчування, якість їжі, тип харчування, якість питної води, ритм життя) та ендогенними чинниками. Враховуючи ці обставини виникає необхідність різнобічного вивчення жовчного міхура та етапів розвитку стінки жовчного міхура у еволюційному плані. Дослідження будови жовчного міхура тварин різних за способом життя та типом харчування є актуальною проблемою, вирішення якої, сподіваємося, допоможе у виборі більш ефективного лікування хворих з патологіями гепатобіліарної системи, та методів профілактики та попередження розвитку даної патології.

СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА СТРУКТУРНУ ОРГАНІЗАЦІЮ ЖОВЧНОГО МІХУРА ТА ЖОВЧОВИВІДНИХ ШЛЯХІВ ЛЮДИНИ ТА ТВАРИН

Травна система забезпечує засвоєння організмом речовин, що надходять із зовнішнього середовища і необхідні для здійснення пластичного та енергетичного обмінів. Переважна більшість речовин, що надходять до організму потребує розщеплення. Важливу роль в процесах розщеплення та засвоєння органічних речовин відіграє гепатобіліарна система.

Жовчний міхур (vesical biliaris) – це тонкостінний резервуар, в якому відбувається депонування та концентрація жовчі і періодична евакуація її у дванадцятипалу кишку. Жовчний міхур розташований в ямці жовчного міхура на вісцеральній поверхні печінки і тісно пов'язаний з печінкою та листком очеревини. Як правило, жовчний міхур лежить в поздовжній борозні нижньої поверхні печінки, таким чином, що 2/3 його поверхні вкрито очеревиною, а 1/3 прилягає до печінки. Відомо, що відносно очеревини жовчний міхур може бути розташований – мезоперитонеально (вкритий очеревиною з трьох боків), ретроперитонеально (вкритий очеревиною тільки з одного боку), інтрамурально (знаходиться всередині паренхіми печінки). Описано випадки, коли жовчний міхур розташований інтраперитонеально (огорнутий очеревиною з усіх боків) і має дуже розвинену брижу, що дає можливість йому робити оберти на 180° , 360° , 720° , та 1440° [10, 45, 70, 109, 153, 179, 180].

Об'єм жовчного міхура людини коливається від 40-70 мл, його довжина 8-14 см, ширина 3-5 см. При різних патологічних станах форма, розміри та об'єм жовчного міхура можуть значно змінюватись. Досліджуючи морфометричним методом товщину стінки жовчного міхура Д.Ю. Коновалов [72] встановив, що на черевній поверхні товщина стінки становить від 30 до 3340 мкм і залежить від ширини сполучнотканинної оболонки, а товщина стінки на печінковій поверхні коливається від 230 до 1500 мкм [2, 15, 72, 78, 140, 173].

В онтогенезі людини зачаток печінки утворюється на третьому тижні ембріогенезу – у вигляді випинання (печінковий дивертикул) епітелія

дванадцятипалої кишки. У процесі подальшого розвитку печінковий зачаток поділяється на краніальний та каудальний відділи. З краніальної частини розвивається печінка та печінкова протока, а з каудальної частини - жовчний міхур та жовчна протока. У ділянці злиття краніального та каудального відділів утворюється спільна жовчна протока [40, 132, 166, 169].

Закладка жовчного міхура та міхурової протоки виявляється у зародка людини на прикінці 4-го тижня розвитку. На 10-му тижні жовчний міхур має вигляд гілочки зі сліпим мішкоподібним закінченням, що розташовується у широкому ложі і занурений у праву частку печінки. На 17-му тижні розвитку відбувається розмежування відділів міхура (дно, тіло, шийка), утворюється кишеня Гартмана, формуються згини та сфінктерний апарат міхурової протоки. Довжина жовчного міхура новонароджених становить приблизно 30-35мм, ширина - 5-15мм, товщина стінки - до 1мм. У дітей спостерігається інтенсивний ріст жовчного міхура і до 12 років його довжина подвоюється, а у 15-16 років досягає розмірів міхура дорослої людини. Жовчний міхур немовлят має веретеноподібну форму, а в онтогенезі ця форма змінюється, найчастіше на грушоподібну [57, 72, 139, 167, 168, 189, 201, 231, 238].

У людини частіше жовчний міхур має грушоподібну(63%) та циліндричну (32%) форми. Крім того, зустрічається овальна, колбоподібна, мішкоподібна та інші форми міхура (загалом близько 5%). Літературні джерела свідчать, що форма і топографо-анатомічні особливості жовчного міхура людини залежать від типу будови тіла. У людей доліхоморфного типу найчастіше грушоподібна форма жовчного міхура, а у людей брахіоморфного типу — циліндрична форма. Зазвичай, дно жовчного міхура не виступає з-під краю печінки. При різних патологічних станах форма, розміри та об'єм жовчного міхура можуть значно змінюватись [2, 37, 103, 138, 153, 172, 225].

У жовчному міхурі розрізняють дно(*fundusvesicaebiliaris*), тіло (*corpusvesicaebiliaris*) та шийку (*collumvesicaebiliaris*). Дно це – найбільш широка частина, звернена до переду, яка доходить до переднього краю печінки, а іноді і виступає за нього, тіло – середня частина, яка розміщується між дном і шийкою, шийка – звужена частина жовчного міхура, яка спрямована назад і звужуючись переходить у міхурову протоку. Вона прямує до воріт печінки і разом з міхуровою протокою залягає у печінково-дванадцятипалій зв'язці. Відносно очеревини дно жовчного міхура розташоване інтраперитонеально, а тіло й шийка — мезоперитонеально, вони огорнені очеревиною знизу і з боків. Міхурова протока має діаметр 0,2-0,7см та довжину 1-7см. Її довжина залежить від того, на якій відстані від дванадцятипалої кишки вона зливається з

загальною печінковою протокою. Кут злиття міхурової та загальної жовчної проток становить 22-41° [12, 48, 97, 103, 108, 114, 227].

Від місця злиття загальної печінкової протоки (ductus hepaticus communis) з міхуровою протокою (ductus cysticus) у дванадцятипалу кишку йде спільна жовчна протока (ductus choledochus). Спільна жовчна протока прямує по печінково-дванадцятипалій зв'язці вниз та вліво і відкривається в порожнину дванадцятипалої кишки в межах великого сосочка дванадцятипалої кишки разом з протокою підшлункової залози. Після злиття цих двох проток утворюється розширення або печінково-підшлункова ампула в основі якої розташований м'яз-замикач ампули. Довжина спільної жовчної протоки залежить від того, на якій відстані від дванадцятипалої кишки загальна печінкова протока зливається з міхуровою протокою і становить 5-8 см, діаметр протоки найчастіше 5-9 мм. При деяких патологічних станах холедох може розширюватися до 2-3 см і більше [55, 71, 132, 164, 178, 206, 216].

Літературні дані свідчать про високу варіабельність анатомічних особливостей топографічного взаєморозташування та аномалій розвитку елементів жовчовивідної системи. А.Т. Лідський та інші автори зазначали, що зустрічається відсутність жовчного міхура, але вона не завжди свідчить про природжену агенезію. Іноді значний запальний процес веде спочатку до зморщування, а потім і повного зникнення жовчного міхура. Але С.М. Прокопчук із співавторами описав і випадок повної агенезії жовчного міхура. У пацієнта М. (18 років), за даними комп'ютерної томографії органів черевної порожнини спостерігалось – печінка не збільшена, осередки запалень відсутні, жовчний міхур не візуалізується, підшлункова залоза звичайної форми та розмірів. Така патологія дуже рідкісна і зустрічається 1 раз на 500 тисяч новонароджених. У даному випадку вона клінічно не проявлялася доки пацієнт не отримав підвищеного фізичного навантаження. У деяких випадках жовчний міхур досить глибоко занурений у паренхіму печінки і виявляється тільки при проведенні холангіографії. Г.Д. Бабенков та співавтори спостерігали клінічний випадок коли у хворого, в ході операції, було визначено два жовчних міхура. Один з них був збільшений у розмірах (6,0 см на 12,0 см), стінка потовщена з ознаками запалення, у просвіті визначалися численні конкременти. Міхурова протока звивиста до 2 мм у діаметрі. Другий міхур сплющений (розміри - 4,0 см на 6,0 см), без ознак запалення, у просвіті наявні конкременти. Міхурова протока не розширена. У клінічній практиці зустрічалась і досить рідкісна вроджена патологія – двохкамерний жовчний міхур, що мав суцільну перетинку через усю порожнину міхура. При цьому, кожна камера мала свою окрему міхурову протоку, що самостійно впадали в спільну жовчну протоку. Цікаво, що

одна з камер міхура містила пігментні конкременти, а інша конкременти холестеринового походження. І.І. Булик та співавтори описали випадок внутрішньокістозного розташування жовчного міхура. У хворої в підпечінковому заглибленні праворуч, спостерігався набряклий, гіперемований конгломерат з жовчного міхура, муфтоподібно огорнутого кістою C_{IV} сегмента печінки та великим сальником. Флегмонозно-запалений жовчний міхур мав вигляд видовженої товстостінної трубки і проходив крізь кісту. І лише шийка жовчного міхура не включалася у конгломерат. Описано випадки коли утворюються випинання стінки жовчного міхура (дивертикули), наприклад — кишенья Гартмана. Часто в ній розміщуються жовчні конкременти і спричиняють здавлювання міхурової протоки [17,18, 31, 54, 63, 66, 86, 118, 138, 193, 197, 211].

Також зустрічаються різні аномалії та вади розвитку магістральних жовчовивідних шляхів, приблизно у 17,4% пацієнтів. Наприклад, міхурова протока самостійно впадає до дванадцятипалої кишки, печінкова протока впадає безпосередньо до міхурової протоки, загальна печінкова протока утворюється злиттям не двох, як звичайно, а трьох печінкових проток, міхурова протока зливається з загальною печінковою протокою у місці з'єднання правої та лівої печінкових проток, міхурова та спільна жовчні протоки бувають парними, ліва та права печінкові протоки не зливаються і не мають каналів сполучення, а загальна печінкова та спільна жовчна протоки при цьому відсутні, права та ліва печінкові протоки зливаються після впадіння міхурової протоки у праву печінкову протоку [7, 14, 55, 85, 107, 125, 164, 198, 207, 233].

Стінка жовчного міхура побудована з трьох оболонок:слизової (*tunica mucosa*), м'язової (*tunica muscularis*) та адвентиційної абосполучнотканинної (*tunica adventitia*). З боку черевної порожнини жовчний міхур вкритий серозною оболонкою з підсерозним прошарком. Міхурова протока та спільна жовчна протока мають схожу будову стінки, яка теж трьохшарова і утворена слизовою, м'язовою та адвентиційною оболонками [1, 40, 154, 155].

Слизова оболонка стінки жовчного міхура утворює численні складки і крипти (найбільш глибокі з яких досягають м'язової оболонки і утворюють синуси Рокитанського-Ашофа). Поверхня слизової оболонки утворена шаром високих стовпчастих епітеліоцитів з посмугованою облямівкою. Під покривним епітелієм розташована добре виражена власна пластинка слизової оболонки, що містить чисельні еластичні волокна. В шийці жовчного міхура слизова оболонка утворює кілька спіральних складок [15, 20, 57, 100, 143, 152]. Слизова оболонка жовчного міхура у ділянці шийки містить альвеолярно-трубчасті залози, які виділяють слиз. Такі залози знаходяться також у стінці дна та тіла жовчного

міхура, але у значно меншій кількості. Початкові відділи цих залоз мають неправильну форму, складаються з залозистих часточок, розділених сполучною тканиною. Їх вивідні протоки мають S-подібну форму, що значно збільшує їх загальну довжину. Слиз, що продукують альвеолярно-трубчасті залози захищає слизову оболонку відагресивного впливу жовчі. При виникненні запальних процесів жовчного міхура у слизовій оболонці відбувається надлишкова продукція слизу з високим вмістом глікопротеїну, при цьому відбуваються зміни в процесах реабсорбції води та електролітів, що призводить до порушення регуляції секреції жовчі. Зміни фізико-хімічних властивостей та біохімічної будови жовчі (тобто дисхолія) є одним з факторів утворення жовчних конкрементів. Завдяки наявності ходів Люшка, які відходять від слизової оболонки в глибину стінки міхура і утворюють сітку в серозній оболонці та сполучній тканині на поверхні печінки і частково сполучаються з внутрішньопечінковими ходами, відбувається швидке поширення запальних процесів на всю стінку жовчного міхура [6, 23, 30, 62, 64, 94, 104, 171, 188, 214, 218, 237].

Серед хірургічних хворих така патологія, як гострий холецистит займає друге місце в структурі гострих хірургічних захворювань органів черевної порожнини, після гострого апендициту. Особливо патологія поширена серед пацієнтів геріатричної групи. Спостерігається також, загальна тенденція до збільшення числа хворих на жовчнокам'яну хворобу, яка більш ніж у третини пацієнтів ускладнюється розвитком різних форм гострого холециститу [49, 58, 67, 68, 92, 224].

Покривний епітелій слизової оболонки приймає безпосередню участь у процесах реабсорбції води та ряду інших компонентів із жовчі, тому жовч, яка знаходиться у жовчному міхурі відрізняється від жовчі, яка знаходиться у печінкових протоках, вона має густішу консистенцію та більш темний колір. Слизова оболонка жовчовивідних проток утворена одним шаром стовпчастого епітелію і власної пластинки слизової оболонки, побудованої з сполучної тканини. Епітеліоцити даних проток містять багато лізосом та включення жовчних пігментів. Епітеліальний шар містить, також невелику кількість келихоподібних клітин, але при запальних захворюваннях жовчних шляхів число цих клітин часто збільшується. Спільна жовчна протока вистелена слизовою оболонкою спільної жовчної протоки, яка утворена одношаровим стовпчастим епітелієм спільної жовчної протоки і містить залози спільної жовчної протоки [20, 36, 40, 71, 72, 146, 236]. М'язову оболонку жовчного міхура утворюють пучки гладких м'язових волокон, що мають найчастіше циркулярний напрямок і розташовуються у вигляді сітки. Між пучками міоцитів

знаходиться пухка сполучна тканина. Така будова м'язової оболонки дозволяє жовчному міхуру виконувати функцію буферного резервуара жовчі. У випадку створення перешкод руху жовчі спільною жовчною протокою, спостерігається пасивне збільшення об'єму жовчного міхура і тому не відбувається розширення самої жовчної протоки. М'язова оболонка жовчовивідних шляхів досить тонка і утворена спірально розташованими пучками гладких міоцитів, що містять значну кількість сполучної тканини. У стінці міхурової протоки при переході її у жовчний міхур і в стінці спільної жовчної протоки при впадінні її у дванадцятипалу кишку м'язова оболонка добре розвинена. В цих ділянках пучки гладких міоцитів спрямовані циркулярно і формують м'язи-замикачі. У дистальних відділах міхурової протоки такі волокна утворюють сфінктер Люткінса. У місці впадіння спільної жовчної протоки в дванадцятипалу кишку розташований сфінктер Одді. Вказані м'язові структури регулюють процеси надходження жовчі в дванадцятипалу кишку [15, 82, 114, 132, 136, 162, 200, 222].

Сполучнотканинна оболонка жовчного міхура, або адвентиція, утворена щільною волокнистою сполучною тканиною, що містить багато товстих еластичних волокон, розташованих у вигляді сітки. Адвентиційна оболонка жовчовивідних шляхів утворена пухкою сполучною тканиною [40, 57, 78].

В онтогенезі людини спостерігається не тільки зміна розмірів та форми жовчного міхура, але й значна структурна перебудова всіх оболонок його стінки. Приблизно до 18-20 років поступово ускладнюється будова слизової оболонки жовчного міхура, формується судинна система та дренажні елементи, значно потовщується м'язова оболонка [2, 48, 154, 191].

Після періоду формування дефінітивних структур тривалий час майже непомітні морфологічні зміни структурних елементів стінки жовчного міхура. Але у людей літнього віку спостерігаються інволютивні зміни у будові стінок жовчного міхура. Вони проявляються у зменшенні товщини м'язової оболонки, зменшенні ширини та висоти складок слизової оболонки, збільшенні облітерації судинних елементів мікроциркуляторної системи власної пластинки слизової оболонки. Крім того, з віком, у стінці жовчного міхура відбувається утворення гранулем. С.І. Дубінін і співавтори, вивчаючи утворення гранулем у стінці жовчного міхура людей літнього віку, виявили два види морфологічно різних мононуклеарних гранулем. Гранулеми, що утворені макрофагами, розташовані у власній пластинці слизової оболонки і виконують фагоцитарну функцію. Інший вид гранулем утворений лімфоцитами і знаходиться безпосередньо під епітеліальним шаром. Утворення лімфоцитарних гранулем свідчить про зростання місцевого імунітету у літньому віці [56, 152, 154, 204].

Вікові зміни спостерігаються також у будові стінок позапечінкових жовчних шляхів. Істотні інволютивні процеси відбуваються у м'язовій оболонці спільної жовчної протоки людини. Було встановлено, що з віком спостерігається значне збільшення кількості сполучної тканини, яка замінює гладком'язові волокна в межах, практично не зміненої, товщини стінки спільної жовчної протоки [20, 72, 82, 83].

Дані гістологічних досліджень А.А. Балабай та інших авторів свідчать про наявність певних інволютивних змін у будові слизової оболонки жовчного міхура людей різних вікових груп. Дослідження проводилися з використанням жовчних міхурів померлих людей, що не мали патологій жовчовивідної системи. У людей віком 45-60 років спостерігався помірний склероз слизової оболонки та часткова десквамація покривного епітелію. У осіб похилого віку (60 років і більше) виявлено атрофічні, склеротичні та деструктивні зміни слизової оболонки жовчного міхура. Спостерігався значний гіаліноз та склероз стінок судин гемомікроциркуляторного русла [20, 57, 79, 85, 91, 153, 173].

Жовчний міхур та жовчовивідні шляхи мають досить складний іннерваційний механізм, що регулює та контролює їх функції. Відомо, що нервові волокна виходячи з сонячного сплетіння, розділяються на дві гілки – одна складається з трьох нервових стовбурів і розгалужується на стінці жовчного міхура, жовчних проток, дванадцятипалої кишки, підшлункової залози, друга – охоплює печінкову артерію і разом з гілками правого блукаючого нерва створює печінкове нервове сплетіння. Таким чином жовчний міхур та жовчовивідні протоки іннервуються гілками черевного та печінкового нервових сплетінь, а також розгалуженням черевного відділу правого діафрагмового нерва. Саме ці гілки передають больові подразнення при запальних процесах міхура на діафрагмовий нерв. Відчуття болю утворюється в наслідок надмірної імпульсації, через вісцеральні симпатичні волокна, гілки блукаючого нерва та черевні симпатичні ганглії. Сигнал на розслаблення, тобто відкриття м'язів-замикачів жовчовивідних шляхів і виділення жовчі з жовчного міхура, а також на виділення секрету слизовими залозами передається парасимпатичними нервовими волокнами. Симпатичні нервові волокна, що виходять із черевного сплетіння, передають сигнали для закриття м'язів-замикачів, припинення відведення жовчі з жовчного міхура, звуження кровоносних судин [3, 70, 86, 97, 100, 136, 138, 158, 243].

Жовчний міхур та магістральні жовчні протоки здатні до самостійного випорожнення завдяки скороченню стінок у відповідь на рефлекторний нервовий імпульс. Механічне подразнення рецепторів стінки шлунка, викликане рухом харчових мас, передається волокнами блукаючого нерва до жовчного

міхура та жовчовивідних проток. Їх тонус підвищується, але сфінктер спільної жовчної протоки залишиться замкненим до моменту потрапляння у дванадцятипалу кишку першої порції харчової маси. Таким чином відбувається рефлекторна передача збудження від рецепторів стінки шлунка та дванадцятипалої кишки на нервовий апарат печінки та жовчовивідних шляхів. Основними подразниками процесу пасажу жовчі до дванадцятипалої кишки є сполуки, що утворюються в результаті розкладання білків та жирів у травному тракті. За наявності хронічних запальних процесів у жовчному міхурі та жовчовивідних шляхах спостерігаються значні дегенеративні зміни у інтрамуральному нервовому апараті, які призводять до порушення моторики жовчного міхура та дискінезій жовчовивідних шляхів. Літературні дані також свідчать, що іннервація жовчного міхура, жовчовивідних проток та печінки тісно пов'язана з іннервацією шлунка і дванадцятипалої кишки[21, 52, 65, 100,101, 146, 148, 176, 178, 209, 240, 244].

Кровообіг жовчовивідної системи здійснює жовчноміхурова артерія, яка розташована на передній поверхні міхурової протоки, і біля шийки жовчного міхура розділяється на дві гілочки, одна з яких розгалужується на передньому краї, а інша на задньому краї стінки міхура. Між гілками артерії утворюється густа сітка анастомозів. Крім того, окремі відгалуження артерії спрямовані у зворотньому напрямку, охоплюючи жовчний міхур, міхурову протоку, спільну жовчну протоку. У стінці жовчного міхура жовчноміхурова артерія створює підсерозну, фіброзно-м'язову та підслизову сітку розгалужень. Артеріальне кровозабезпечення магістральних жовчовивідних проток здійснюється з артеріальних гілочок, що створюють сітку анастомозів, а кровопостачання спільної жовчної протоки відбувається за рахунок судин розташованих уздовж протоки, а також у цьому приймають участь дрібні гілочки правої шлункової артерії, артерії жирової капсули правої нирки, правої надниркової артерії, верхньої брижової артерії. Жовчноміхурова артерія утворює анастомози через систему судин міхурової протоки з судинами спільної жовчної протоки. Найчастіше жовчноміхурова артерія є розгалуженням загальної печінкової або правої печінкової артерій, іноді вона може відходити від лівої печінкової артерії, додаткової (середньої) печінкової артерії, шлунково-дванадцятипалої артерії, верхньої підшлунково-дванадцятипалої артерії та верхньої брижової артерії. Довжина жовчноміхурової артерії коливається у межах від 2см до 6см і залежить від місця її відходження та висоти розгалуження її гілок[10, 12, 38, 56, 70, 97, 106, 119, 124, 164, 179, 192].

Венозна система жовчного міхура утворює густу сітку анастомозів з верхньою брижовою веною, правою вінцевою веною шлунка, правою гілкою

ворітної вени. Слизова оболонка міхура містить густу сітку дрібних вен, які, зачасту, утворюють сплетіння і сполучаються з венами м'язової оболонки та з більш крупними венами, що знаходяться ззовні від м'язової оболонки, а також з дрібними венами підсерозного шару. Найчастіше кожному магістральну жовчовивідну протоку супроводжують дві вени, які з одного боку сполучаються з венами жовчного міхура, а з іншого з венами дванадцятипалої кишки.

Циркуляція лімфи у жовчному міхурі здійснюється через густі сітки лімфатичних судин. У слизовій оболонці залягає більш глибока сітка судин, яка з'єднується з поверхневою сіткою підсерозного шару. Лімфатична система жовчного міхура тісно пов'язана з поверхневими лімфатичними судинами печінки. Слизова оболонка жовчовивідних проток теж містить добре розгалужену сітку лімфатичних судин, яка за допомогою більш дрібних судин сполучається з лімфатичними судинами зовнішньої оболонки стінки проток. З обох боків шийки жовчного міхура розташовані жовчноміхурові лімфатичні вузли, які сприймають лімфатичні судини від жовчного міхура та жовчовивідних проток [7, 10, 86, 97, 132, 153, 164, 178, 190].

Вивчаючи розташування лімфоїдної тканини в стінках жовчного міхура М.Р. Сапін зазначив, що скупчення лімфатичних клітин відрізняються ступенем розвитку, різноманітністю, щільністю розміщення клітин, місцем локалізації, а також залежать від віку людини. У власній пластинці слизової оболонки жовчного міхура розташована значна кількість лімфатичних вузликів. Їх кількість у різних відділах жовчного міхура змінюється у межах від 7 до 25 на одиницю площі зрізу. Найбільша кількість таких вузликів знаходиться у ділянці дна міхура. При переході від дна до шийки міхура їх кількість зменшується. В стінках шийки жовчного міхура лімфатичні вузлики майже не зустрічаються. Лімфатичні вузлики можуть мати різні розміри та форму. Вузлики, що зосереджені у складках слизової оболонки — округлі, між слизовою та м'язовою оболонками найчастіше - овальні, безпосередньо у м'язовій оболонці - дископодібні. Особливістю лімфатичних вузликів жовчного міхура можна вважати відсутність клітин, що мітотично діляться та бластичних форм клітин. У людей літнього віку у власній пластинці слизової оболонки дна та тіла жовчного міхура, можна спостерігати наявність плазматичних клітин, великих лімфоцитів, макрофагів та лімфатичних вузликів без гермінативних центрів, що свідчить про розвиток імунних реакцій в даному органі [20, 22, 23, 48, 133, 134, 166]. Ритмічні скорочення жовчного міхура, жовчних проток та синхронні скорочення сфінктера Одді забезпечують пасаж жовчі до просвіту дванадцятипалої кишки. Проксимальний відділ стінки міхурової протоки містить спіральний клапан, утворений складками слизової оболонки, який

регулює тиск у магістральних жовчовивідних протоках. У нормі тиск в жовчовивідних шляхах становить 120-350 мм вод. ст, іможеколиватися в залежності від фаз травлення, характеру їжі та інших чинників. У жовчному міхурі тиск змінюється від 60-180 мм вод. ст. (при відсутності їжі в кишечнику) до 150-260 мм вод. ст. (під час травлення, за рахунок скорочення м'язів міхура). При відкритому сфінктері Одді жовч з міхура виходить у порожнину дванадцятипалої кишки. Першою до дванадцятипалої кишки потрапляє жовч, що знаходилася у спільній жовчній протоці, потім міхурова жовч, далі жовч з печінкових проток та печінки. Азавдяки скороченням сфінктера Одді полегшується заповнення жовчного міхура жовчу. При скороченні сфінктер перешкоджає проникненню вмісту дванадцятипалої кишки у жовчовивідні протоки, що запобігає їх інфікуванню [1,3, 16, 46, 93, 94, 132, 157, 162, 221].

При порушенні скоротливої здатності жовчного міхура та сфінктерів жовчовивідної системи виникають такі захворювання, як дискінезії жовчного міхура та жовчовивідних шляхів. І.І. Дегтярьова, Г.В. Дзяк, А.А. Ільченко та багато інших авторів зазначають, що при неузгоджених, несвоєчасних, недостатніх, або надлишкових скороченнях жовчного міхура та сфінктерів Одді, Люткенса, Міріцці спостерігаються дисфункції жовчного міхура та сфінктера Одді. Клінічними проявами цих захворювань будуть порушення випорожнення жовчного міхура та інші патологічні стани з боку біліарної системи та підшлункової залози. Автори прийшли до висновку, що важливе місце у комплексній терапії біліарних дискінезій займає дієтотерапія, спрямована на нормалізацію функцій жовчного міхура та жовчовивідних шляхів, обміну холестерину та жирів, стимуляцію жовчовиділення [49, 52, 64, 88, 111, 115, 117, 141, 187, 195, 239].

Деякі патологічні стани можуть призводити до порушення пасажу жовчі до дванадцятипалої кишки. Найчастіше причиною цього стає наявність жовчних конкрементів, запальні набряки тканин, пухлини, фіброз тканин, холангіт, паразити. Внаслідок порушення пасажу жовчі часто виникає жовтяниця. Важливе значення у виникненні порушень з боку жовчного міхура та жовчовивідної системи деякі автори надають харчуванню. До детринованості жовчного міхура призводить відсутність у їжі жовчогінних комплексів, вегетаріанство, незбалансованість продуктів харчування. Окрім того, розвиток таких порушень можуть викликати інфекційні захворювання печінки та шлунково-кишкового тракту перенесені раніше. Причиною застійних явищ можуть бути також, паразитарні захворювання, такі як лямбліоз, фасціольоз, опісторхоз, анкілостомоз [16, 21, 34, 80, 104, 105, 111, 121, 163, 174, 212, 226].

Жовч (лат. bilis) - жовто-коричнева, або зеленкувата біологічна рідина, що має специфічний запах та гіркий смак, секретується гепатоцитами та накопичується у жовчному міхурі. До складу жовчі входить вода, жовчні кислоти, жовчні пігменти (білірубін та білівердин), холестерин, лецитин, білки, електроліти (іони калію, натрію, кальцію, хлору) та деякі інші речовини. Жовчні кислоти, маючи високу поверхневу активність, сприяють утриманню у розчинному стані холестерину, фосфоліпідів, жирних кислот та інших сполук. Здатність жовчних кислот утримувати холестерин у розчинному стані сприяє їх застосуванню у профілактиці та лікуванні жовчнокам'яної хвороби. В жовчі людини присутні головним чином холева та хенодезоксихолева жовчні кислоти. За даними В.Д. Романенка [122] серед ссавців найбільш розповсюдженими є хенодезоксихолева, дезоксихолева, холева, глікохолева та таурохолева жовчні кислоти. Жовч хижих ссавців містить, в основному, таурокон'югати холевої, дезоксихолевої та хенодезоксихолевої кислот. У жовчі свиней відсутня холева кислота. Для більшості прісноводних риб основними жовчними кислотами є холева та хенодезоксихолева. Але у хижих риб у жовчі найбільший відсоток холевої кислоти, а у бентосних риб її відсоток найменший. Хенодезоксихолева кислота переважає у жовчі більшості рослиноїдних птахів, а у хижих та всеїдних птахів переважає холева кислота [27, 50, 59, 122, 135, 156, 157, 170].

Гепатоцити виділяють жовч у просвіт жовчних капілярів з яких вона через міжчасточкові жовчні протоки та печінкові протоки надходить у загальну печінкову протоку, з якої потрапляє в жовчний міхур через міхурову протоку, або одразу в дванадцятипалу кишку через спільну жовчну протоку. В кишечнику жовч безпосередньо емульгує ліпіди, збільшуючи їх реакційну поверхню для гідролізу ліпазами, утворює комплекси з жирними кислотами для забезпечення їх всмоктування, підвищує активність панкреатичних та кишкових ферментів, полегшує всмоктування жиророзчинних вітамінів, спричиняє бактеріостатичну дію. Крім того жовч приймає участь у процесах виділення. Наприклад, холестерин, білірубін та деякі інші речовини не фільтруються нирками і їх виведення з організму відбувається через жовч. З каловими масами екскретується до 70% холестерину, що знаходиться в жовчі, білірубін, стероїди, глутатіон та деякі метали (мідь, цинк, ртуть). Жовч, що утворюється в печінці і надходить безпосередньо у дванадцятипалу кишку називають печінковою жовчю. У жовчному міхурі склад жовчі значно змінюється. Відбувається її концентрація, внаслідок реабсорбції води та деяких інших компонентів. В результаті, у жовчі значно збільшується концентрація інших складових (холестерину, жовчних кислот, жовчних пігментів, фосфоліпідів). Тому жовч, яка надходить з жовчного міхура називають міхуровою жовчю. РН печінкової жовчі

складає 7,5- 8,0 (тобто реакція середовища - слаболужна), а рН міхурової жовчі — 6,0-7,0 (тобто набуває слабокислої реакції, внаслідок утворення солей жовчних кислот та всмоктування гідрокарбонатів) [24, 36, 46, 122, 135, 158, 177, 186, 196].

Регуляція процесів утворення та виділення жовчі, як у людини так і у тварин, здійснюється під нейрогуморальним контролем. Стимулювання утворення жовчі, скорочення жовчного міхура та координоване розслаблення сфінктерів відбувається внаслідок подразнення рецепторів ротової порожнини, шлунка та дванадцятипалої кишки, що реалізується через блукаючий та діафрагмовий нерви. Розслаблення міхура та скорочення сфінктерів контролюється симпатичними нервами. Гормон холецистокінін викликає скорочення жовчного міхура та жовчних протоків при одночасному розслабленні сфінктерів і концентрована жовч з міхура надходить до кишечника. Секретин стимулює секрецію жовчі, крім того посилюють виділення жовчі і деякі речовини, що надходять до кишечника з харчовими масами (жири, яєчний жовток, сульфат магнію). Зменшення жовчоутворення спостерігається при голодуванні та дії стресових фізичних факторів (переохолодження, перегрівання). Зміна хімічного складу жовчі, порушення жовчоутворення та жовчовиділення найчастіше пов'язані з різними патологічними процесами в організмі. При інфекційному та токсичному ураженні печінки порушується зв'язування білірубіну з глюкуроновою кислотою і виділення його в жовч, що веде до розвитку жовтяниці. При виникненні холестазу білірубінглюкуронід не екскретується в кишечник і потрапляє в кров. При наявності запальних процесів у жовчному міхурі і зміні рН середовища знижуються захисні властивості колоїдних структур, змінюються фізико-хімічні властивості жовчі, що веде до утворення первинних центрів кристалізації та формування жовчних конкрементів [24, 27, 36, 43, 59, 144, 157, 161, 171, 220].

Експериментальні та клінічні дослідження доводять, що і у людини і у тварин, жовч окрім виконання функції травного фермента, виконує важливу роль у регуляції білкового, ліпідного, мінерального та водно-сольового обмінів. Завдяки ентеро-гепатичному кругообігові жовчних кислот, жиророзчинних вітамінів, солей кальцію та багатьох інших речовин забезпечується багатократне їх використання в метаболічних циклах. Хронічні втрати жовчі ведуть до дистрофічних явищ в організмі, порушень нервової діяльності, інкреторної функції залоз внутрішньої секреції, обмінних процесів у кістковій тканині та багатьох інших. У людей хворих на хронічний калькульозний холецистит або після холецистектомії підвищена частота міхуровонезалежної

ентерогепатичної циркуляції жовчних кислот. Внаслідок цього, у них збільшується утворення гідрофобної гепатотоксичної дезоксихолевої жовчної кислоти і накопичення її в гепатоцитах, що веде до формування морфологічних змін в печінці, виникнення холестазу та інших патологічних станів. Таким чином жовчний міхур, окрім багатьох інших, виконує ще й захисну функцію. Він акумулює первинні жовчні кислоти (холеву та хенодезоксихолеву), знижуючи їх концентрацію в ентерогепатичній циркуляції, що знижує утворення вторинних гідрофобних гепатотоксичних жовчних кислот (дезоксихолевої та літохалевої) і захищає печінку, слизову оболонку шлунка, та кишечника від їх агресивної дії [6, 19, 30, 47, 58, 62,80, 87, 135, 158, 230].

Травна система хордових тварин має ентодермальне походження, крім ротового і заднього відділів кишечника, які утворюються з ектодерми. Еволюційні зміни полягали у подальшій диференціації та спеціалізації кишкової трубки, збільшенні поверхні кишечника для всмоктування продуктів травлення та утворенні травних залоз, як дрібних (шлункові та кишкові) так і великих (печінка та підшлункова залоза) [73, 89, 98, 123, 203].

І.І. Шмальгаузен [182], вивчаючи історичний розвиток травної системи хребетних зазначив, що печінка виникла, як просте залозисте випинання черевної стінки кишечника, яке поступово ускладнювалося і перетворилося спочатку в розгалужену трубчасту залозу, а потім в сітчасту. У ембріогенезі хребетних тварин, печінка розвивається із епітеліальної складки вентральної частини стінки дванадцятипалої кишки. З краніальної частини складки утворюється печінка, а з каудальної частини утворюється жовчний міхур з міхуровою протокою. З мезенхіми, яка добре розвинена у зв'язку з кровотворною функцією печінки в ембріональний період, утворюється сполучнотканинна строма печінки та численні кровоносні судини. Печінка хребетних тварин — це велика сітчаста залоза, яка поєднує виконання кількох зовсім різних функцій. Як травна залоза, вона виділяє жовч, яка нейтралізує шлунковий сік, емульгує жири, активує ліпазу підшлункового соку, збуджує перистальтику кишечника. Форма печінки у тварин відповідає формі тіла і залежить від форми та розташування суміжних органів. Найчастіше печінка поділяється на дві частки – праву і ліву, які в свою чергу можуть ділитися на кілька різних за величиною часток. Загальні розміри печінки у риб відносно більші ніж у птахів і ссавців. У всіх хижаків печінка за розмірами більша ніж у рослиноїдних тварин [4, 5, 11, 32, 47, 50, 74, 123, 182, 234]. Артеріальне та венозне кровозабезпечення печінки тварин, як і у людини тісно пов'язане з жовчоутворенням і формує єдиний морфофункціональний комплекс. В печінку входить печінкова артерія та ворітна вена, які розгалужуючись, утворюють

часткові, сегментарні і міжчасточкові судини. У птахів, найчастіше, від каудальної аорти, на рівні п'ятого і шостого грудних хребців відходить черевна артерія, яка віддавши одну гілку до стравоходу, розгалужується на праву і ліву артерії. Ліва артерія віддає гілки до селезінки, печінки, м'язового і залозистого шлунків, а права артерія спрямовує гілки до печінки, жовчного міхура, підшлункової залози, дванадцятипалої, порожньої, клубової і сліпої кишки. У хижих птахів від черевної артерії відгалужуються двома самотійними гілками права і ліва печінкові артерії, а від правої печінкової артерії відходять дві гілки до жовчного міхура. Описуючи венозне кровопостачання печінки у ссавців Н.В. Зеленецький, В.Т. Хомич, С.К. Рудик виділяють ворітну і печінкову системи венозного кровозабезпечення печінки. Від кишково-шлункової частини травної трубки кров до печінки приносить ворітна вена і там розгалужується утворюючи сітку капілярів, а відтік крові здійснюється через печінкові вени, які впадають у нижню порожнисту вену [8, 9, 38, 59, 60, 98, 175, 215, 219].

У печінці міжчасточкові артерії та вени разом з міжчасточковими жовчними протоками утворюють печінкові тріади. Загалом, О.В. Александровська, В.Ф. Вракін, Ю.Т. Техвер та інші автори зазначають, що гістологічна будова печінки птахів та ссавців дуже подібна. А К.А. Дживанян, досліджуючи печінку птахів зазначав, що ендотеліоцити, макрофаги і адипоцити в їх печінці дуже подібні до аналогічних клітин ссавців, але у печінці птахів не зустрічаються натуральні клітини-кілери серед непаренхіматозних клітин, як у ссавців. Кровопостачання стінки жовчного міхура забезпечує міхурова артерія, що відходить від правої печінкової артерії. Венозний відтік здійснюється через міхурову вену, що впадає до правої ворітної вени [5, 51, 116, 145, 156, 217].

Виділяють внутрішньопечінкові та позапечінкові жовчовивідні шляхи. Жовчні капіляри, холангіоли, міжчасточкові та навколочасточкові протоки складають внутрішньопечінкові жовчні шляхи. Жовчні капіляри не утворюють власної стінки, оскільки їх просвіт обмежується плазмолемою біліарної поверхні сусідніх гепатоцитів. Стінка холангіол складається з одного шару плоских епітеліоцитів. Навколочасточкові та міжчасточкові протоки мають стінки, що утворені одношаровим кубічним, а більш крупні протоки – циліндричним епітелієм з облямівкою та тонким шаром пухкої сполучної тканини. У епітеліальному шарі міжчасточкових проток з'являються келихоподібні клітини, а у власній пластинці слизової – дрібні слизові залози. При збільшенні діаметру внутрішньопечінкових проток їх стінка стає товщою і в ній поступово формується м'язова оболонка [5, 13, 26, 29, 75, 149].

Печінка тварин містить складну сітку жовчних капілярів, які на периферії печінкових часточок переходять в холангіоли. Холангіоли впадають у навколочасточкові жовчні протоки, що продовжуються в міжчасточкові протоки, які сполучаються у більш крупні жовчні ходи і впадають у вивідні печінкові протоки (ductushepatici). Печінкові протоки сполучаються в один канал, який утворює сліпий виріст – жовчний міхур. Загальну протоку від міхура до впадіння в початковий відділ середньої кишки визначають, як спільну жовчну протоку (ductuscholedochus). У деяких тварин, крім цього існують ще печінкові протоки (d. hepatoenterici), які впадають у кишку незалежно від міхура та спільної жовчної протоки. Наприклад, на відміну від ссавців, у птахів печінка складається з двох часток, що сполучаються між собою у краніальному відділі. Права частка печінки більша за ліву і на вісцеральній поверхні містить жовчний міхур. Жовч з правої частки надходить до печінково-міхурової протоки (d.hepatocysticus), яка впадає в жовчний міхур, а від лівої частки печінки до дванадцятипалої кишки йде самостійна вивідна печінкова протока (ductushepatoentericus). Протока, що йде від жовчного міхура (d.cysticus) та печінкова протока лівої частки відкриваються у кінцевий відділ дванадцятипалої кишки на рівні пілоруса. У птахів, що не мають жовчного міхура (голуб, страус, індик, цесарка), головні жовчні протоки впадають безпосередньо до дванадцятипалої кишки. Зовні печінка вкрита сполучнотканинною капсулою, а потім серозною оболонкою. Від капсули в глибину печінки у птахів відходять тонкі тяжі пухкої сполучної тканини, що супроводжують тільки крупні кровоносні судини і тому поділ печінки на часточки виражений слабо. Але у птахів сполучнотканинна строма печінки більш виражена ніж у представників класу риб і значно менше ніж у ссавців. Серед ссавців, поділ печінки на часточки найбільше виражений у свині. Печінкові часточки у свині крупні, відділені одна від одної тяжами сполучної тканини в яких розташовані судини, нерви та жовчні протоки. В печінці овець сполучна тканина розвинена значно менше, найбільша її кількість розташована на межі правої та лівої часток та в ділянці воріт печінки. У овець печінка поділена на праву та ліву частки. Більші розміри має права частка, на ній розрізняють хвостату частку з хвостатим відростком і квадратну частку. Жовчний міхур має грушоподібну форму і розташовується на правій частці вісцеральної поверхні печінки, а його край звисає за вільний край печінки. М.С. Козій [69] та співавтори встановили, що у риб печінка вкрита тонкою сполучнотканинною капсулою, а гістологічна структура печінкових часточок виражена лише ходом судин і тому помітна нечітко. У більшості риб, незалежно від їхньої систематичної приналежності, гістологічна структура печінки дуже

подібна. Крайова зона печінки у риб виконує роль жирового депо, так як тут у цитоплазмі клітин спостерігається інтенсивне накопичення нейтрального жиру. Взагалі, у печінці риб відсотковий вміст жирів значно вищий ніж у наземних тварин [4, 8, 11, 28, 39, 61, 69, 74, 76, 102, 123, 137, 149, 175, 194, 213].

Стінка жовчного міхура ссавців, птахів та риб побудована з трьох оболонок: слизової, м'язової, адвентиційної. Слизова оболонка складається з епітеліального шару, утвореного одношаровим стовпчастим епітелієм та власної пластинки слизової оболонки. До складу покривного епітелію входять каймісті та безкаймисті світлі і темні клітини. Власна пластинка побудована з пухкої сполучної тканини. У птахів та ссавців у власній пластинці слизової знаходяться прості трубчасті слизові залози та різнокаліберні лімфатичні вузлики. У жуйних та всеїдних ссавців у слизовій оболонці жовчного міхура серед епітеліоцитів розташовуються келихоподібні клітини. Таким чином слизова оболонка жовчного міхура тварин пристосована до виконання резорбційної та секреторної функцій. На внутрішній поверхні стінки жовчного міхура слизова оболонка утворює численні складки, що значно збільшує площу взаємодії з жовчу і підвищує ефективність процесів всмоктування. М'язова оболонка стінки жовчного міхура побудована з гладком'язових клітин, що формують поздовжні та циркулярні шари. М'язова оболонка добре розвинена у всеїдних та жуйних тварин і у меншій мірі у м'ясоїдних. Адвентиційна оболонка утворена, найчастіше, щільною сполучною тканиною, що містить велику кількість еластичних волокон [13, 25, 38, 41, 77, 96, 99, 110, 112, 116].

Стінка позапечінкових жовчних шляхів тварин теж складається з чітко сформованих трьох оболонок – слизової, м'язової, сполучнотканинної. Слизова оболонка міхурової, спільної жовчної та печінкових проток утворює численні складки і побудована з одношарового стовпчастого епітелію та власної пластинки, що складається з щільної сполучної тканини. У жуйних та м'ясоїдних тварин епітелій слизової оболонки містить келихоподібні клітини, а у власній пластинці розташовані розгалужені слизові залози. Епітеліоцити слизової оболонки містять велику кількість лізосом та включення жовчних пігментів. Таким чином, слизова оболонка позапечінкових жовчних шляхів теж пристосована до виконання всмоктувальної та секреторної функцій. У тварин, що не мають жовчного міхура, слизова оболонка позапечінкових жовчних шляхів характеризується підвищеною складчатістю. М'язова оболонка складається з двох шарів гладеньких м'язових волокон - циркулярного внутрішнього шару та поздовжнього зовнішнього. Спільна жовчна протока при впаданні в дванадцятипалу кишку утворює м'яз-замикач. Адвентиція утворена щільною сполучною тканиною. Відведення жовчі з печінки риб відбувається

внутрішньопечінковими та позапечінковими жовчними протоками, які вистелені одношаровим високопризматичним епітелієм. Клітини епітелію проток не містять включень глікогену або гранул секрету, але утворюють мікроворсинки. Жовчні протоки пристосовані не тільки для переміщення жовчі, але й для реабсорбції води та інших речовин із первинної жовчі в кров. Власна пластинка слизової оболонки утворена поздовжньо розташованими сполучнотканинними волокнами. У стінці найбільш крупних жовчних протокз'являються поодинокі гладком'язові волокна [5, 9, 61, 76, 81, 122, 145, 149, 219].

Окрім всмоктувальної та секреторної функцій стінка жовчного міхура та позапечінкових жовчних шляхів у тварин, як і у людини, приймає участь у забезпеченні локального та загального імунного гомеостазу. За літературними даними лімфатичні вузлики слизової оболонки жовчного міхура та жовчовивідних шляхів у птахів та ссавців є дисоційованими аналогами такого органу, як фабрицієва сумка у птахів. В таких лімфатичних вузликах набувають імунної компетенції В-лімфоцити та синтезуються імуноглобуліни. Досліджуючи жовчні міхури статевозрілих морських свинок М.С. Гнатюк [42] та співавтори зазначали, що слизова оболонка неураженого жовчного міхура містить плазматичні клітини, які утворюють імуноглобуліни А, М, G, Е. У слизовій оболонці була виявлена найбільша кількість імуноцитів, що синтезують IgA і найменше клітин, що синтезують IgE. Головна роль у захисті слизових оболонок від уражень належить імуноглобуліну А. Секреторний IgA діє, як на продукти бактеріального розпаду так і на небактеріальні антигени. Крім того автори довели, що у тварин з віком у стінці жовчного міхура спостерігаються атрофічні зміни та погіршення кровопостачання, що суттєво знижує захисні властивості слизової оболонки та її адаптаційні можливості. Атрофічні зміни у стінці жовчного міхура експериментальних тварин старшої вікової групи полягали у зменшенні товщини слизової оболонки, у зменшенні загального об'єму міоцитів м'язової оболонки і збільшенні кількості в ній елементів строми, у потовщенні адвентиції та зменшенні в ній кількості еластичних волокон і збільшенні кількості колагенових волокон. Також істотно погіршується і кровопостачання стінки жовчного міхура. Так як зменшується відносний об'єм судин у слизовій та м'язовій оболонках, спостерігається потовщення стінок капілярів, звуження просвіту судин артеріальної частини мікросудинного русла. Коли у піддослідних щурів експериментальним шляхом викликали тривале порушення відтоку жовчі, то у тварин спостерігалися тяжкі ураження печінки та зниження її адаптаційної здатності. За таких умов у тварин знижувалася швидкість секреції жовчі та інтенсивність виділення загальних

жовчних кислот. У жовчі змінювалася концентрація загальних ліпідів, холестерину та фосфоліпідів, що свідчить про суттєві зміни хімічного складу жовчі. Крім того, при механічній жовтяниці у стінці жовчовивідних шляхів спостерігалися дистрофічні та некробіотичні явища, що супроводжувалися змінами місцевого імунологічного гомеостазу [13, 39, 41, 42, 43, 47, 95, 126, 127, 142, 177, 232].

Переважає більшість хребетних тварин, як і людина, мають добре розвинений жовчний міхур у якому накопичується та концентрується жовч. Він виконує роль резервуара, який дозволяє постачати у дванадцятипалу кишку максимальну кількість концентрованої жовчі під час активної травної фази, коли кишка наповнюється частково перетравленою у шлунку харчовою масою. У всіх хижаків, багатьох гризунів жовч у кишечник надходить із жовчного міхура де вона концентрується, як кількісно так і якісно (у міхуровій жовчі залишається лише 80 — 86% води). Суха речовина жовчі містить: солі жовчних кислот (1%), мінеральні солі (0,8%), жовчні пігменти (0,2%), муцин (0,3%), жирні кислоти (0,14%), холестерин та лецитин (0,08%). У великої рогатої худоби та свиней вміст загальних ліпідів у жовчі найбільш високий (0,4-0,5%) і половина з них представлена фосфоліпідами, що свідчить про важливу роль жовчі у ліпідному обміні. Найбільш активно всмоктування ліпідів відбувається у дванадцятипалій кишці та у проксимальному відділі порожньої кишки. Жирні кислоти нерозчинні у воді і можуть всмоктуватися тільки у комплексі з жовчними кислотами. Жовчні кислоти, крім того, підвищують проникність кишкового епітелію для жирних кислот. У тонкій кишці одночасно відбувається обидва види гідролізу поживних речовин — порожнинний та мембранний (пристінковий). Порожнинний гідроліз відбувається під дією панкреатичного та кишкового соків, а також жовчі [28, 59, 112, 113, 126, 128, 130, 135, 150, 151].

У тварин, що живляться переважно грубою клітковиною (копитні та деякі гризуни) жовчний міхур відсутній. Крім того, тривалий період знаходження жовчі у жовчному міхурі сприяє формуванню жовчних конкрементів і тому у тварин які тривалий час перебувають без їжі (верблюди, олені), відсутній жовчний міхур. Так як, жовчний міхур повинен бути пропорційний розмірам печінки, то завдяки анатомічним особливостям будови тіла він відсутній у дуже великих тварин (кити, слони, носороги). Відомо, що тварини у яких синтезуються або утворюються гідрофобні гепатотоксичні жовчні кислоти мають жовчний міхур. У тварин, що синтезують гідрофільні гепатозахисні жовчні кислоти, жовчний міхур найчастіше відсутній. Літературні джерела не дають однозначної відповіді на питання про функціональне значення наявності або відсутності жовчного міхура у тваринному світі, але відомо, що у тварин які

не мають жовчного міхура, печінка має відносно більший об'єм, чим напевне, і компенсується відсутність жовчного міхура. У тварин, які харчуються висококалорійною білково-ліпоїдною їжею (хижаки, насіннеїдні гризуни), наявність жовчного міхура пов'язана з нерегулярним надходженням такої їжі до організму. Одночасне надходження до кишечника великої кількості білків та жирів потребує значної кількості концентрованої жовчі за короткий проміжок часу. При харчуванні малокалорійною клітковиною, їжа до організму надходить майже постійно і містить незначну кількість жирів та білків, тому достатньо постійного надходження малоконцентрованої печінкової жовчі. Жовч секретується печінкою постійно але з різною інтенсивністю. До кишечника вона надходить, або під час травлення (хижаки), або постійно, незалежно від ступеню заповнення жовчного міхура (велика рогата худоба, свині, кролики). При цьому, у хижаків виділяється відносно невелика кількість жовчі з високою концентрацією органічних та неорганічних сполук, а для рослиноїдних тварин характерне виділення значної кількості менш концентрованої жовчі. За добу у різних тварин утворюється різна кількість жовчі: у свині - 2,5-3,0 л; у вівці - 0,8-1,0 л; у собаки - 0,2-0,3л; у курки - 0,058л. У деяких тварин, що не мають жовчного міхура (коні, верблюди, олені, пацюки, голуби), його роль, певною мірою, виконує так звана жовчна цистерна, тобто розширення загальної жовчної протоки [24, 33, 35, 38, 60, 73, 98, 104, 113,131, 156, 223].

В.Д. Романенко [122] та деякі інші автори, що досліджували процеси регуляції проміжного обміну та біліарну систему ссавців та риб зазначають, що будова позапечінкової жовчовивідної системи залежить від форми тіла та будови шлунково-кишкового тракту. Наприклад, у рослиноїдних риб (короп, білий амур, товстолоб) відсутній шлунок, тому загальна жовчна протока впадає в кишечник на початку передньої кишки. Це забезпечує харчовим масам контакт з жовчу безпосередньо одразу після їх проковтування, що має важливе значення, адже разом з жовчу в кишку потрапляє і секрет підшлункової залози. У них добре розвинений жовчний міхур. У коропа він має форму жолудя, у білого амура — видовженого мішка, у товстолоба – округлої форми. Хижі риби мають добре розвинений шлунок, тому загальна жовчна протока впадає в тонку кишку після шлункоподібного розширення, і харчова маса має контакт з жовчу вже на етапі кишкового травлення [25, 32, 50, 61, 96, 110, 122, 129,137, 177].

Вивчення вітчизняних та іноземних літературних джерел дало змогу зробити висновок, що досить досконало досліджено будову, кровопостачання, лімфозабезпечення та інервацію жовчовивідної системи людини. Значна увага приділена процесам жовчоутворення та жовчовиділення, функціям жовчного міхура та біологічному значенню жовчі. В літературі добре висвітлено будову

стілки жовчного міхура та жовчовивідних шляхів а також зміни, які в них відбуваються в залежності від віку людини та статі в процесі онтогенезу. Викладено топографо-анатомічні особливості та аномалії розвитку жовчного міхура та жовчовивідних шляхів, різноманітність форм жовчного міхура у відповідності із соматичним типом людини.

Разом з цим, літературні джерела містять мало відомостей про особливості структурної організації стінки жовчного міхура та жовчовивідних шляхів у представників тваринного світу. Ці питання висвітлені недостатньо, або дуже однобічно і не мають систематичного характеру. Особливу увагу привертає питання про взаємозв'язок між морфо-функціональними особливостями структури стінки жовчного міхура та природним типом харчування представників різних класів тварин.

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ СТІНКИ ЖОВЧНОГО МІХУРА РИБ

Для проведення комплексного макро- та мікроморфологічного дослідження було використано жовчні міхури різних представників класу Риби. Їх класифікували за природним типом харчування на хижаків, рослиноїдних та зі змішаним типом харчування (всеїдні).

1. Щука – типовий хижак, живиться тваринною їжею (дрібною рибою).
2. Товстолоб – належить до рослиноїдних риб, живиться фітопланктоном.
3. Пеленгас – має змішаний тип харчування, живиться як рослинною так і тваринною їжею (перифітон, детрит, дрібні придонні безхребетні).

При мікроскопічних дослідженнях жовчних міхурів зверталася увага на видові відмінності у будові жовчного міхура. Відомо, що епітеліальний шар стінки жовчного міхура після смерті швидко руйнується, що приводить, так би мовити до «оголення» слизової оболонки. Але при цьому всі елементи стінки жовчного міхура залишаються інтактними. Це дозволяє досить об'єктивно вивчити будову стінки жовчного міхура даних об'єктів дослідження.

Для більш повної уяви про будову стінки даного об'єкта досліджень, нам довелося розділити його на три частини, що приблизно відповідають дну, тілу, та шийці жовчного міхура. Проводили морфометричні дослідження всіх відділів жовчного міхура: довжину тіла жовчного міхура визначали від верхівки дна до переходу в міхурову протоку, ширину жовчного міхура вимірювали у найбільш широкій частині тіла, довжину міхурової протоки визначали, як відстань від початку міхурової протоки до впадіння у спільну жовчну протоку. Сукупність результатів дослідження кожного з відділів дає можливість скласти уяву не тільки про структурні особливості кожного відділу, але й жовчного міхура в цілому. Жовчний міхур є резервуаром для накопичення жовчі. В результаті

проведених досліджень встановлено, що у риб жовчний міхур має щільну гладеньку стінку. У щуки жовчний міхур майже правильної грушоподібної форми, його довжина складає $31,6 \pm 0,01$ мм, а ширина – $13,8 \pm 0,01$ мм, міхурова протока відходить від рівномірно звуженої частини шийки і має довжину - $12,6 \pm 0,01$ мм (рис.1).



Рис.1. Жовчний міхур щуки.

У товстолоба жовчний міхур колбоподібний з округлим дном, його довжина – $39,2 \pm 0,02$ мм, ширина – $23,1 \pm 0,01$ мм, міхурова протока відходить від центральної частини рівномірно звуженої шийки, її довжина - $16,4 \pm 0,02$ мм (рис. 2). Для пеленгаса характерна овально-колбоподібна форма жовчного міхура, його довжина – $34,0 \pm 0,01$ мм, а ширина – $18,4 \pm 0,02$ мм, міхурова протока відходить від центру рівномірно звуженої ділянки шийки, її довжина становить $7,8 \pm 0,01$ мм (рис. 3). При вивченні будови стінки жовчного міхуранами встановлено, що у всіх досліджених риб вона складається з внутрішньої (слизової), середньої (м'язової) та зовнішньої (адвентиційної) оболонок.

Щука звичайна (*Esox lucius*) – поширена по всій території України. За способом харчування - типовий хижак, живиться дрібною рибою. При дослідженні будови стінки жовчного міхура визначили, що в ділянці дна стінка потовщена, порівняно з ділянками тіла та шийки міхура. На внутрішній поверхні слизової оболонки дна можна спостерігати випинання стінки в порожнину жовчного міхура (тобто складки слизової). Такі складки розташовуються поодиноці, мають невелику висоту і найчастіше форму трикутника з широкою основою. При цьому основа таких трикутників

спрямована до стінки дна жовчного міхура, а верхівка його направлена в порожнину міхура. Такі трикутні складки слизової побудовані, переважно, з грубих, звивистих еозинофільних волокон, що йдуть від однієї до іншої сторони



Рис. 2. Жовчний міхур товстолаба.



Рис. 3. Жовчний міхур пеленгаса.

вказаних утворень. В центральній частині, та ділянці основи складок добре виражене розволокнення вказаних пучків сполучнотканинних волокон та утворення проміжків між окремими волокнами. І тільки в верхівці дна міхура

лише іноді зустрічаються доволі високі поодинокі складки слизової. Збоків від центральної частини, рельєф внутрішньої поверхні стінки дна не містить значних підвищень і виглядає лише трохи хвилястим. На деяких ділянках, іноді можна бачити невисокі згладжені складки (рис. 4). Власна пластинка слизової оболонки побудована з пухкої сполучної тканини, яка містить багато еластичних волокон, що розгалужуються і утворюють сітчасту структуру. Безпосередньо під епітеліальним шаром, сполучнотканинні волокна власної пластинки розташовуються досить щільно одне до одного і виглядають потовщеними, між ними майже не утворюються проміжки. Чим ближче до периферії власної пластинки, тим більше відмічається її розпушування. Між окремими волокнами поступово збільшується відстань і з'являються різноманітні за формою проміжки, іноді вони досягають відносно великих розмірів. В окремих ділянках таких розволокнувань зустрічаються перерізи поодиноких, тонкостінних судин, що частіше мають напрямок паралельний ходу волокнистих структур. Власна пластинка слизової оболонки без чіткої межі переходить середню оболонку стінки міхура. Середня (м'язова) оболонка стінки дна жовчного міхура має незвичну будову, оскільки у її складі зустрічається невелика кількість гладком'язових волокон і значна кількість компонентів пухкої волокнистої сполучної тканини. Місцями середня оболонка стінки, виглядає розволокнуною з добре вираженими проміжками між окремими волокнами. При цьому вона набуває губчастого вигляду. В такій оболонці, часто зустрічаються поперечні перерізи тонкостінних судин мікроциркуляторного русла, що свідчить про її інтенсивне кровопостачання, або активні процеси відведення рідини з просвіту жовчного міхура. Зовнішня (адвентиційна) оболонка побудована з щільної волокнистої сполучної тканини. В центральній частині дна міхура вона утворена щільно упакованими тоненькими слабоеозинофільними волокнами. І лише іноді, можна бачити в цій оболонці невеликі проміжки в яких знаходяться тонкостінні судинні елементи. Характерно, що ця компактна зовнішня оболонка на периферії дна міхура різко розволокнується. Також важливо зазначити, що її волокна набувають прямої, а місцями і звивистої ходи. Зовнішня поверхня стінки дна жовчного міхура виглядає гладенькою і практично рівною. Стосовно тіла жовчного міхура, в першу чергу, потрібно відмітити, що рельєф внутрішньої поверхні його стінки виглядає досить рівним. Протилежні стінки в ділянці тіла міхура мають деякі відмінності будови. Стінка міхура звернена до печінки виглядає більш тонкою порівняно з протилежною. Слизова оболонка даної стінки тіла на своїй поверхні майже позбавлена складок слизової, а ті незначні підвищення її рельєфу, що спостерігаються, важко визнати за справжні складки. Власна

пластинка слизової оболонки побудована з тонких звивистих волокон пухкої сполучної тканини, що проходять паралельно стінці тіла. На більшості поверхні стінки такі волокна розташовані компактно, але в деяких ділянках, особливо на периферії спостерігається незначне розволокнення власної пластинки. Середня оболонка стінки тіла, як і в ділянці дна, містить поодинокі гладком'язові волокна, серед яких розташовано багато волокнистих елементів сполучної тканини. Волокнисті структури даної оболонки розташовані досить компактно. Серед волокон середньої оболонки досить рідко зустрічаються судинні елементи мікроциркуляторного русла.

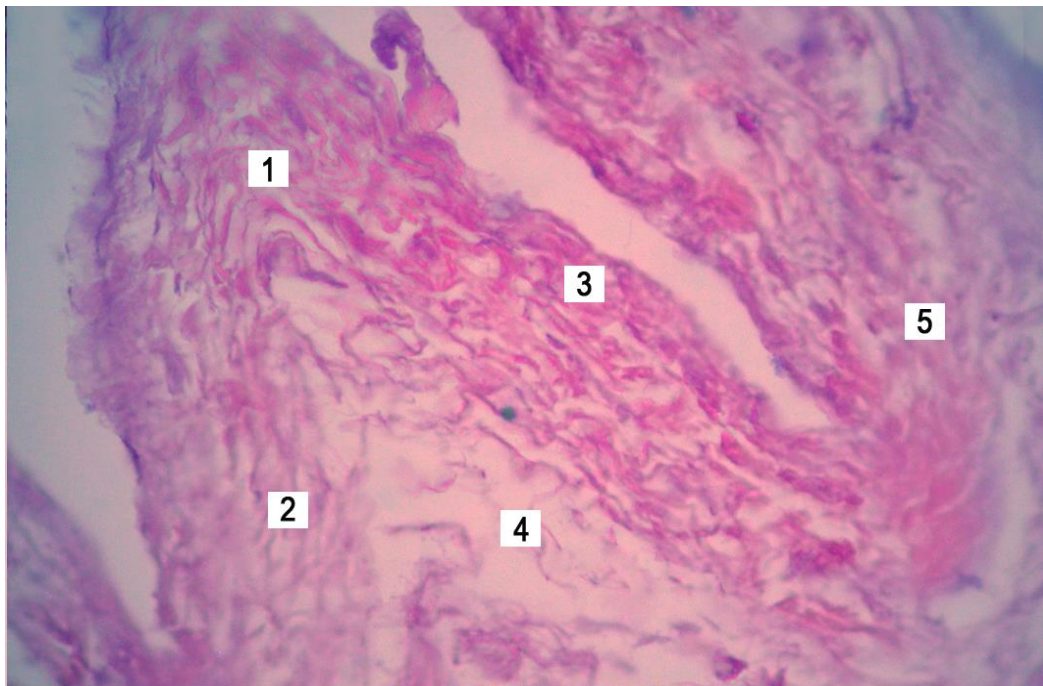


Рис. 4 Верхівка дна жовчного міхура щуки. Мікрофото. Заб.:

гематоксилін-еозин. Зб.: x 400: 1 – складки слизової оболонки; 2 – волокнисті структури власної пластинки слизової оболонки; 3 – потовщення волокнистих структур; 4 – набряк центральної частини складки слизової оболонки; 5 – власна пластинка слизової оболонки.

Адвентиційна оболонка представлена щільною сполучною тканиною, що містить потовщені еозинофільні волокна. Внутрішня частина цієї оболонки виглядає досить компактною і між сполучнотканинними волокнами спостерігаються невеликі проміжки, а на периферії дана оболонка розволокнюється (рис. 5).

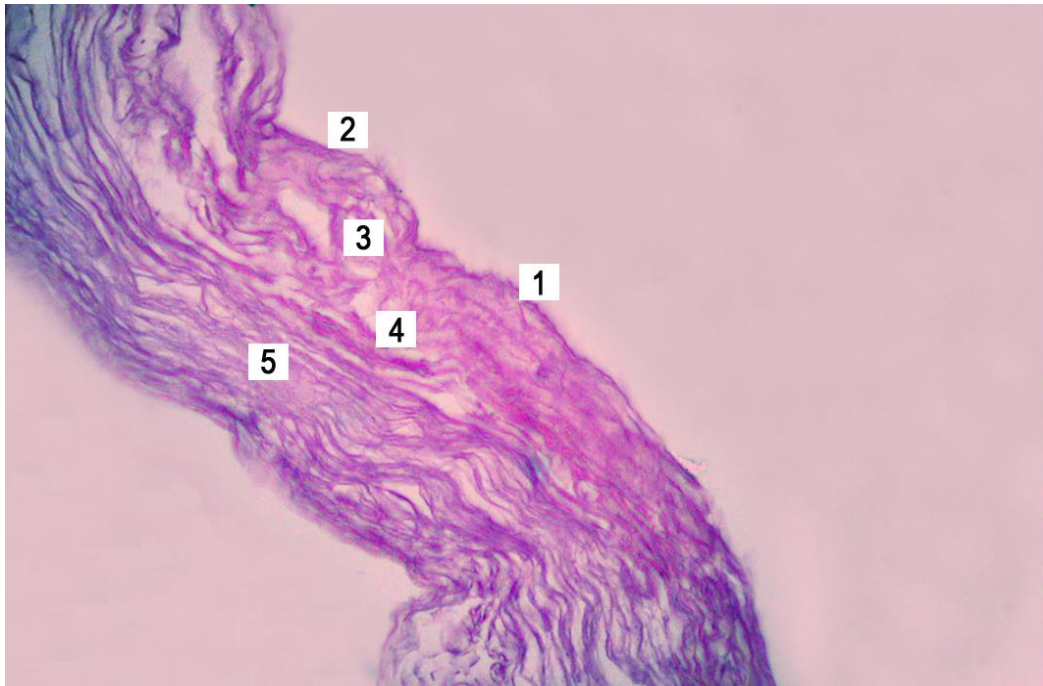


Рис. 5. Стінка тіла жовчного міхура щуки. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1 – рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки; 2 – складки слизової оболонки; 3 – аморфна речовина власної пластинки слизової оболонки; 4 – колагенові волокна; 5 – м'язова оболонка.

Протилежна, тобто вільна, стінка тіла жовчного міхура, по всій довжині, виглядає потовщеною та більш складно побудованою. Рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки містить незначні підвищення. В деяких місцях, на поверхні слизової оболонки можна бачити поодинокі, невисокі складки. Такі складки слизової мають заокруглену верхівку і широку основу. Поряд з невисокими складками тут зустрічаються і поодинокі заглиблення. Пухка сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки містить багато еластичних волокон, які розгалужуються і сполучаються між собою. Між волокнистими структурами власної пластинки спостерігаються значні проміжки. Таким чином, власна пластинка вільної стінки тіла містить значні розволокнення і виглядає більш пухкою, порівняно з протилежною стінкою. В середній, тобто м'язовій оболонці, серед невеликої кількості гладком'язових волокон, спостерігаються звивисті потовщені колагенові волокна. При цьому, проміжки між окремими волокнами досягають великих розмірів, що дозволяє говорити про значне розволокнення середньої оболонки даної стінки тіла. Зовнішня оболонка цієї стінки складається з компактно розташованих тоненьких волокон сполучної тканини. На периферії дана оболонка значно розволокнюється. В осередках розволокнення, серед волокнистих структур знаходяться ділянки жирової тканини. Адипоцити останньої, дуже різноманітні не тільки за розмірами, але й за формою. Серед жирових клітин знаходяться

елементи мікроциркуляторного русла. Це, переважно, артеріоли і венули, які на поперечних перерізах відрізняються, відповідно, будовою стінки та розмірами. Між згаданими кровоносними судинами часто розташовані дрібні лімфатичні судини. Разом з цимиструктурними елементами, іноді, добре видно різнокаліберні нервові стовбурці. В даному випадку мова йде про наявність судинно-нервових пучків. На наш погляд, така будова гістоструктур цієї стінки зумовлена функціональною активністю в ній всіх елементів. В першу чергу, це пояснюється активною дегідратацією вмісту жовчного міхура.

Оскільки шийка є продовженням тіла жовчного міхура, то будова її стінки дуже подібна до будови стінки тіла. Але уважний аналіз гістологічних препаратів дозволив нам виявити і індивідуальні особливості будови стінки шийки. Внутрішня поверхня слизової оболонки на всій ділянці шийки має незначні підвищення рельєфу. Поряд з поодинокими, невисокими складками слизової можна бачити і нечисленні заглиблення на цій поверхні. Майже всі такі складки мають широку основу та заокруглені верхівки (рис. 6).

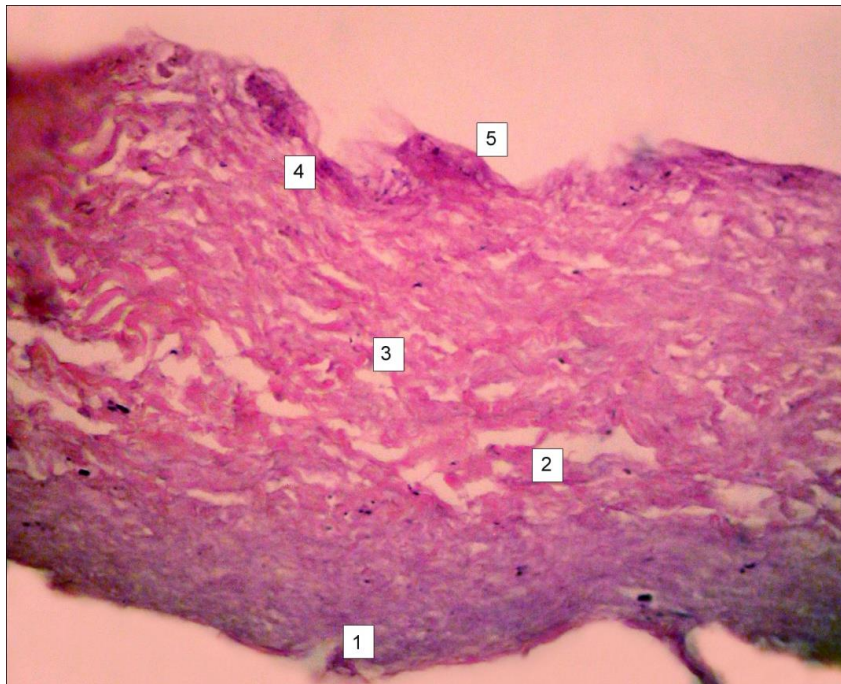


Рис. 6. Стінка шийки жовчного міхура щуки. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 – м'язова оболонка; 2 – аморфна речовина сполучної тканини; 3 – колагенові волокна; 4 – власна пластинка слизової оболонки; 5 – невисокі складки слизової оболонки.

Власна пластинка слизової оболонки побудована з пухкої сполучної тканини, яка містить багато товстих звивистих волокон. В ділянках, що наближені до поверхні слизової оболонки, сполучнотканинні волокна власної

пластинки розташовані досить щільно і, лише іноді, містять щілиноподібні проміжки. А чим ближче до периферії власної пластинки, тим більші проміжки утворюються між волокнистими структурами і спостерігається її значне розволокнення. На поперечних зрізах шийки добре видно також, розволокнення середньої оболонки стінки. Середня, тобто м'язова оболонка, як і в стінці дна та тіла міхура, побудована з поодинокі розташованих гладком'язових волокон між якими знаходиться пухка сполучна тканина. При цьому видно, що пучки звивистих сполучнотканинних волокон розділені невеликими проміжками.

Характерно, що більш виражене розволокнення м'язової оболонки спостерігається в ділянках, які межують з власною пластинкою слизової оболонки, а в периферичних її ділянках волокнисті структури розташовуються більш компактно. Зовнішня оболонка стінки жовчного міхура утворена щільною сполучною тканиною, яка містить тонкі розгалужені еластичні волокна та інші волокнисті структури. В ділянках розволокнення зовнішньої оболонки містяться елементи жирової тканини, а також поодинокі структури мікроциркуляторного русла та окремі дрібні нервові пучки. Характерно, що лімфатичні мікросудини тут практично майже відсутні. Дану оболонку в стінці шийки жовчного міхура можна вважати продовженням цієї оболонки в ділянці тіла. Але зменшення кількості судинних елементів в стінці шийки, говорить про зміну (зниження) функціональної активності її елементів.

Таким чином наші дослідження довели, що у щуки стінка жовчного міхура побудована з трьох оболонок (слизова, м'язова, адвентиційна) в усіх ділянках (дно, тіло, шийка). Проведені морфометричні вимірювання товщини стінки жовчного міхура показали, що найменшу товщину має внутрішня (слизова) оболонка - від $18,25 \pm 0,2$ мкм в ділянці дна, до $15,30 \pm 0,2$ мкм в ділянці шийки, а середня (м'язова) та зовнішня (адвентиційна) оболонки у всіх ділянках виражені близькими значеннями. Характерно, що рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки стінки, майже у всіх відділах жовчного міхура має незначні підвищення. В ділянці дна, практично у всіх випадках, зустрічаються доволі високі, але поодинокі випинання стінки в порожнину міхура, що мають трикутну форму. Якщо уявити наявність епітелію, то ці випинання утворюють, не що інше, як складки слизової оболонки. В інших ділянках стінки міхура складки слизової утворюються досить рідко і мають незначну висоту. Власна пластинка слизової оболонки утворена комплексом тонких звивистих волокон. Останні, в ділянці дна розташовані компактно, а в інших ділянках міхура спостерігається їх розволокнення різного ступеню. Стінка жовчного міхура звернена до печінки має більш компактну будову. Протилежна, тобто, вільна стінка жовчного міхура більш розволокнена і виглядає пухкою. Крім цього до

неї примикає доволі широка смужка пухкої сполучної тканини. В її складі містяться ділянки жирової тканини, а також різнокаліберні судинні елементи гемомікроциркуляторного руслу і велика кількість дрібних різноспрямованих лімфатичних судин (рис. 7).

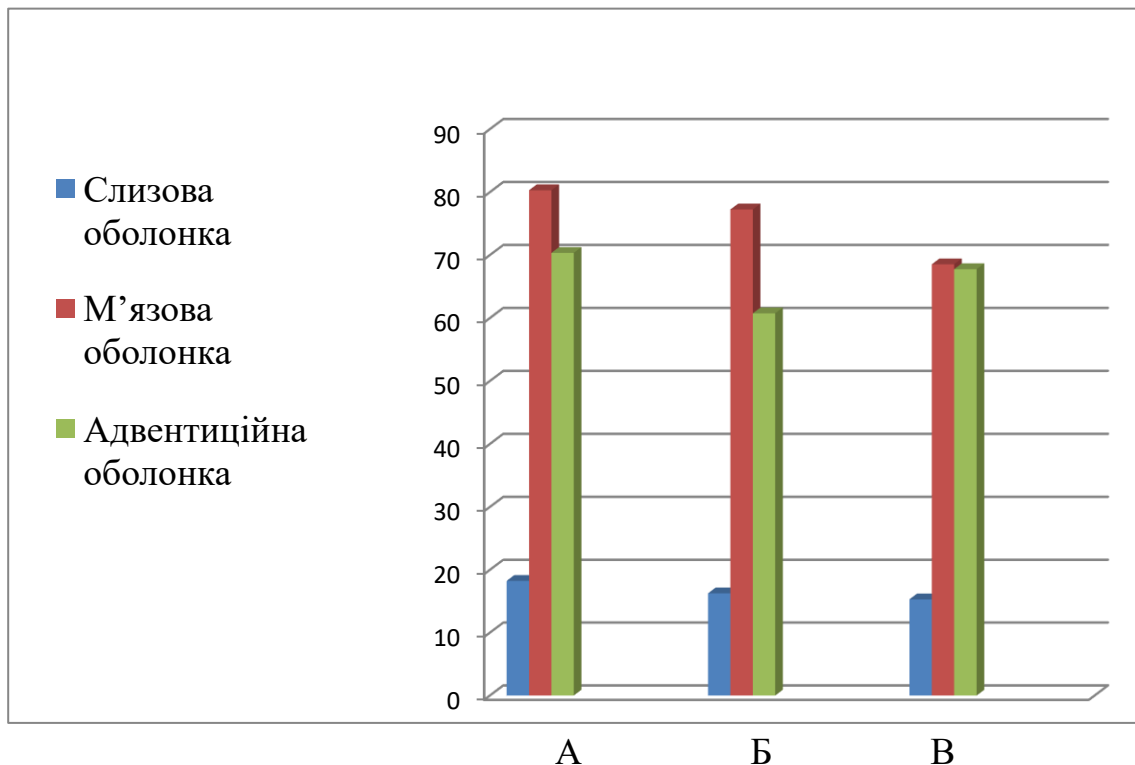


Рис. 7. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура хижих риб: А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Товстолоб (*Hyporhthalmichthys*) належить до прісноводних риб, які живляться рослинною їжею. Дослідження показали, що стінка жовчного міхура товстолоба, як і хижих риб складається з внутрішньої (слизової), середньої (м'язової) та зовнішньої (адвентиційної) оболонок. Але у будові стінки жовчного міхура даного виду риб спостерігаються і певні відмінності, порівняно з хижими рибами.

В ділянці дна жовчного міхура визначаються деякі індивідуальні особливості. Рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки у верхівці дна не містить значних підвищень і виглядає досить рівним. В периферичних ділянках дна міхура зустрічаються поодинокі, невисокі але широкі складки слизової оболонки. Основа таких складок має трикутну форму. З боків основи таких складок слизової знаходяться невеликі заглиблення внутрішньої оболонки. Власна пластинка слизової оболонки виглядає неоднорідною. Її внутрішній шар складається із щільно розташованих звивистих волокон сполучної тканини. А

при наближенні до периферії власної пластинки спостерігається її значне розволокнення. Зовнішня частина власної пластинки дуже розволокнена і виглядає пухкою. Досить часто, між волокнистими структурами зустрічаються дрібні, тонкостінні судинні елементи, які за будовою стінки та відсутністю в них просвіту, нагадують лімфатичні капіляри. Характерно, що напрямком цих капілярів найчастіше поздовжній відносно осі жовчного міхура. Середня (м'язова) оболонка в ділянці дна міхура теж містить значні розволокнення. Вона складається з тонких пучків гладком'язових волокон між якими знаходиться велика кількість пухкої сполучної тканини. В ділянках розволокнень даної оболонки спостерігаються тонкостінні судинні елементи мікроциркуляторного русла. Характерно, що судини розташовані ближче до власної пластинки слизової оболонки проходять перпендикулярно відносно стінки міхура, а більш віддалені від власної пластинки мають косий напрямок. Зовнішня (адвентиційна) оболонка стінки даної ділянки виглядає досить широкою. Вона побудована з пухкої сполучної тканини, що містить товсті еластичні волокна. В цій оболонці розташовані судинні елементи гемомікроциркуляторного русла у вигляді дрібних артеріол та венул, а також містяться розширені лімфосудини. При цьому, на поперечних перерізах стінки дна жовчного міхура переважають поперечні перерізи гемосудин, а лімфосудини розташовані або навкіс, або поздовжньо (рис. 8).



Рис. 8. Стінка дна жовчного міхура товстолоба. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: х 100: 1 - слизова оболонка; 2 - фрагменти десквамованого епітелію; 3 - власна пластинка слизової оболонки; 4 – тонкостінні судини; 5 -адвентиційна оболонка.

Стінка тіла жовчного міхура є продовженням стінки дна міхура і тому різкої межі між ними не спостерігається, але в стінці тіла визначаються деякі структурні особливості. Одна з стінок тіла міхура прилягає до печінки, а інша вільна, звернена до черевної порожнини.

При вивченні поздовжніх зрізів вільної стінки виявили, що рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки містить добре виражені випинання стінки в просвіт тіла жовчного міхура. Такі випинання, тобто складки слизової оболонки, мають шпилькоподібну форму і приблизно однакові розміри. На деяких ділянках вони розташовані поодиноці, в межах поля зору мікроскопа на малому збільшенні. В інших ділянках стінки, такі однакові за формою та розмірами складки слизової розташовуються на однаковій відстані одна від одної, в кількості по 6-7 штук в полі зору мікроскопа на малому збільшенні. Основа таких складок слизової оболонки виглядає пухкою. Характерно, що в центральній частині шпилькоподібних складок часто можна бачити, округлої форми перерізи тонкостінних судинних елементів мікроциркуляторного русла (рис. 9).

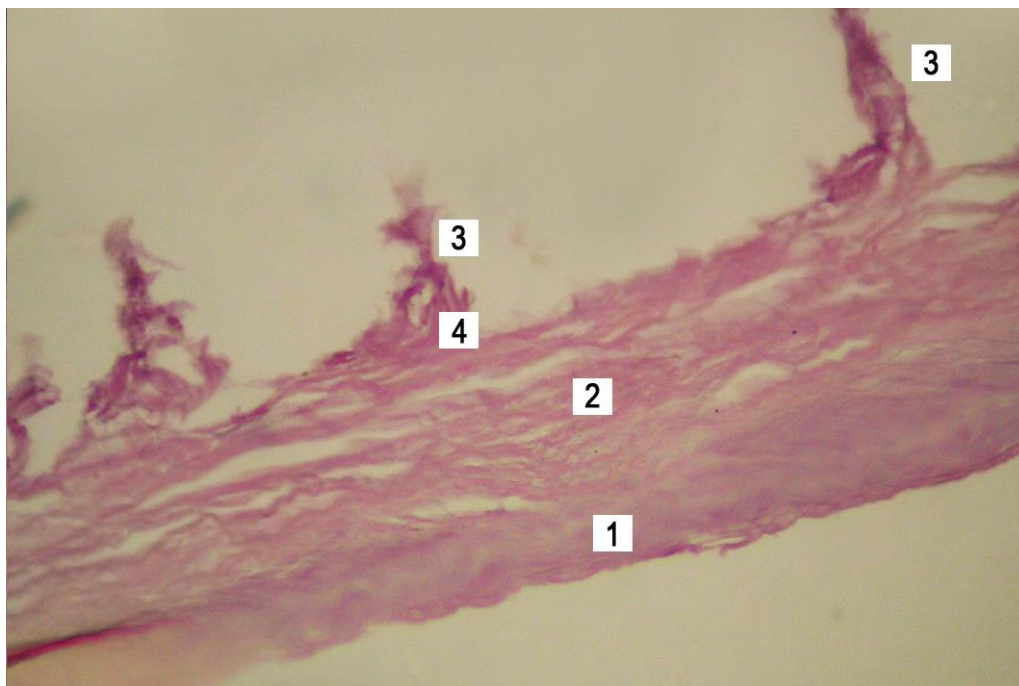


Рис. 9. Стінка тіла жовчного міхура товстолоба. Мікрофото. Заб.:

гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1 - м'язова оболонка; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3 - шпилькоподібні складки слизової оболонки; 4 - тонкостінні судини.

Власна пластинка слизової оболонки складається з пучків тонких звивистих волокон які розташовані компактно і щільно прилягають одне до одного і лише місцями можна побачити між ними поодинокі проміжки, які

заповненні поздовжньо, або косо спрямованими дрібними тонкостінними судинними елементами. І лише в ділянках де розташовані основи шпилькоподібних складок слизової спостерігається значне розволокнення власної пластинки. В ділянках таких розволокнень спостерігаються дрібні гомо- та лімфосудини. М'язова оболонка в ділянці тіла міхура виглядає більш компактною, порівняно з ділянкою дна. Вона містить тонкі пучки поздовжніх гладком'язових волокон, які розділені волокнистими структурами сполучної тканини серед яких знаходяться різноспрямовані тонкостінні судинні елементи. До зовнішньої поверхні м'язової оболонки стінки прилягає доволі пухка сполучнотканинна (адвентиційна) оболонка. Вона побудована з волокнистої сполучної тканини яка містить різноспрямовані тонкі еластичні та колагенові волокна, В ділянках розволокнення адвентиційної оболонки знаходяться різнокаліберні елементи мікроциркуляторного русла, як кровоносні так і лімфатичні судини. Таким чином, основною особливістю стінки тіла жовчного міхура товстолоба, слід вважати утворення на внутрішній поверхні слизової оболонки шпилькоподібних складок, які збільшують поверхню взаємодії даної оболонки з жовчю. Протилежна стінка тіла жовчного міхура, тобто стінка що прилягає до печінки, в основному має подібну будову, але спостерігаються деякі відмінності в будові слизової оболонки. Внутрішня поверхня слизової оболонки не містить складок і має гладенький, рівний рельєф.

Шийка жовчного міхура товстолоба, нагадує лійку. При переході стінки жовчного міхура з ділянки тіла на шийку спостерігаються зміни в будові оболонок стінки. На внутрішній поверхні слизової оболонки відмічається поступове зменшення кількості складок слизової та значне зменшення їх висоти. В розширеній частині шийки такі складки слизової майже зникають. Але дослідження звуженої частини шийки показали, що рельєф внутрішньої поверхні її стінки значно змінюється. На всьому діаметрі шийки слизова оболонка утворює численні складки різної висоти. Всі такі складки слизової мають однакову трикутну форму. При цьому їх верхівки мають вигляд надбудови до зрізаної піраміди і закінчуються загостреннями, які побудовані з тоненьких звивистих волокон. Загострені верхівки звернені в просвіт шийки, а розширена основа являє собою частину стінки шийки жовчного міхура. Біля основи таких трикутних складок, з обох боків утворюються заглиблення слизової оболонки (рис. 10). Якщо уявити, що вся поверхня таких трикутних складок слизової вкрита, характерним для цього органа, стовпчастим епітелієм, то можна бачити звуження просвіту шийки. Власна пластинка слизової оболонки добре виражена, її внутрішній шар складається з компактно розташованих, тонких звивистих сполучнотканинних волокон.

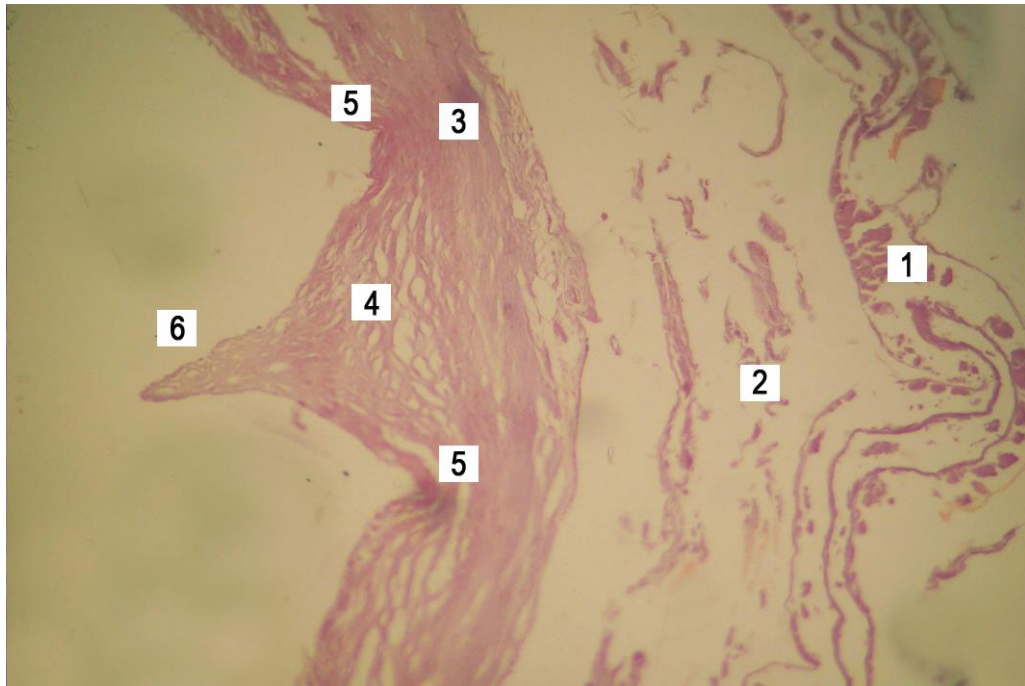


Рис. 10. Стінка шийки жовчного міхура товстолоба. Мікрофото. Заб.:

гематоксилін-еозин. Зб.: х 200: 1 - поздовжні перерізи кровонесних судин; 2 - адвентиційна оболонка; 3 - м'язова оболонка; 4 - власна пластинка слизової оболонки; 5 - заглиблення внутрішньої поверхні слизової оболонки; 6 - складки слизової оболонки.

Необхідно зазначити, що основи трикутних складок слизової оболонки, також побудовані з щільно розташованих звивистих волокон. Привертає увагу відсутність мікросудин у основі складок слизової. У зовнішньому шарі власної пластинки сполучнотканинні волокна розташовуються менш компактно і спостерігається його розволокнення. В ділянках розволокнень іноді зустрічаються дрібні судинні елементи мікроциркуляторного русла. М'язова оболонка стінки шийки звужена і виглядає компактною і тільки на периферії містить незначні розволокнення. Вона утворена невеликою кількістю тонких пучків гладком'язових волокон між якими багато волокон сполучної тканини. При цьому сполучнотканинні волокнисті елементи розташовані досить щільно і часто мають поздовжній напрямок.

Адвентиційна оболонка стінки шийки утворена пухкою сполучною тканиною і виглядає досить широкою. Вона містить значні ділянки розволокнення, в яких можна спостерігати різні елементи мікроциркуляторного русла. Серед цих елементів переважають тонкостінні дрібні лімфатичні судини, напрямок яких найчастіше, дугоподібний. Іншими словами, вони розташовані паралельно стінці шийки жовчного міхура. На відміну від них, судинні елементи гемомікроциркуляторного русла розташовані у поперечному напрямку

відносно лімфатичних. Незважаючи на різний напрямок, територіально ці судинні елементи мають тісний контакт. Зі збільшенням діаметра шийки жовчного міхура, ступінь розволокнення сполучнотканинної оболонки збільшується. При цьому зростає і кількість судинних елементів у цій оболонці. В деяких ділянках адвентиційної оболонки різноспрямовані судини мікроциркуляторного русла розташовуються дуже тісно одна до одної і ніби «нафаршировують» дану оболонку стінки шийки жовчного міхура. Серед них можна диференціювати кровоносні судини типу венул, в просвіті яких зустрічаються форменні елементи крові. Крім того, тут виявляються лімфатичні судини, які можна бачити як на поперечних так і на поздовжніх зрізах і спостерігається дуже близьке взаєморозташування структур гемомікроциркуляторного русла і аналогічних структур лімфатичної системи. Таким чином, стінка шийки жовчного міхура потовщена порівняно зі стінкою тіла, в основному, за рахунок розширення слизової та адвентиційної оболонок. Виконуючи морфометрію елементів стінки жовчного міхура в різних його відділах, отримали показники, які представлені на рисунку 11.

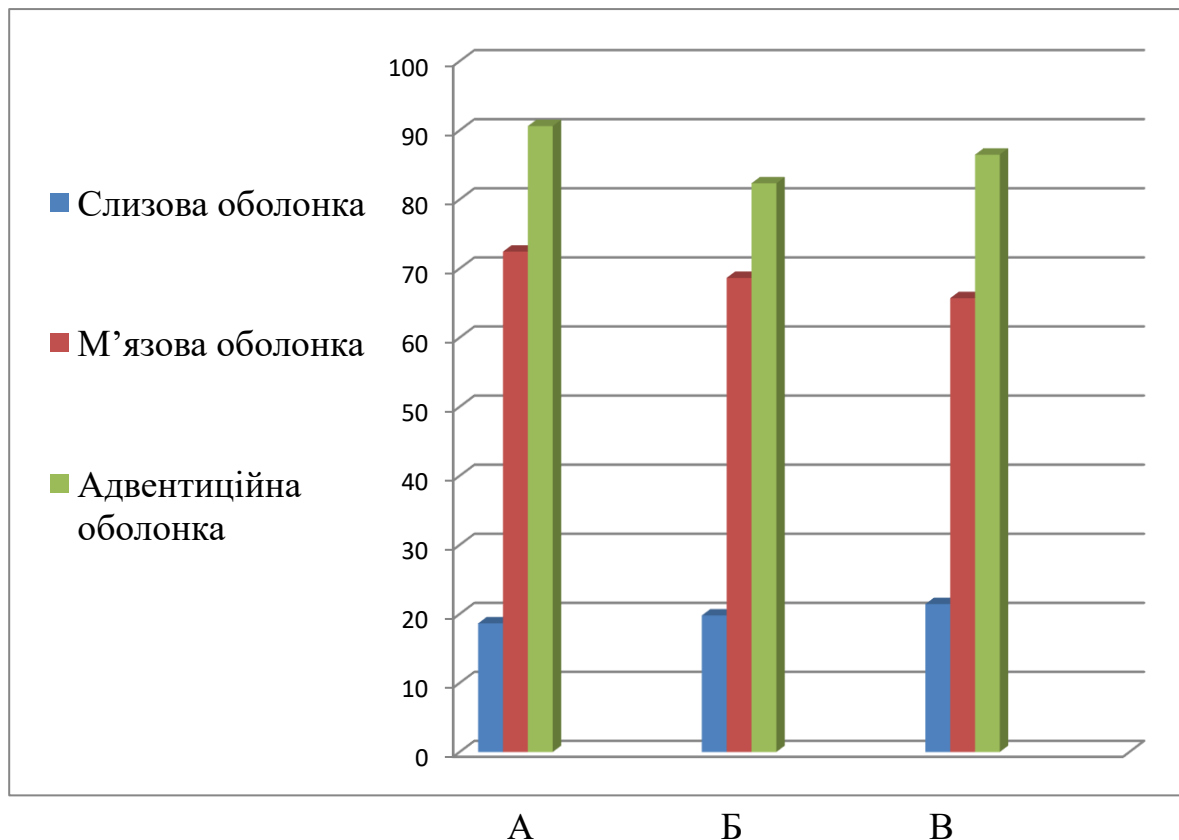


Рис. 11. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура рослиноїдних риб (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Пеленгас (*Liza haematocheilus*) веде придонний спосіб життя, за типом харчування - всеїдний. Відповідно, в зв'язку з цим будова стінки жовчного міхура має свої особливості. Дослідження дна жовчного міхура показало, що для його стінки характерне деяке її потовщення, порівняно з такою ж ділянкою жовчного міхура інших риб. Крім того, відмінності спостерігаються в кожній з оболонок стінки. Внутрішня поверхня слизової оболонки стінки в ділянці дна має звивистий рельєф і утворює на поверхні нечисленні поодинокі складки. Такі складки слизової мають переважно трикутну форму і незначну висоту. Верхівки деяких складок слизової заокруглені, а інші схожі на зрізані піраміди, але основа у всіх складок широка. Характерно, що судинні елементи відсутні в таких складках. Власна пластинка слизової оболонки добре виражена, але в різних ділянках дна вона має різну товщину. Вона побудована з пухкої волокнистої сполучної тканини. У внутрішній частині власної пластинки волокна сполучної тканини розташовані досить компактно і між ними утворюється мало проміжків. А ближче до периферії, в деяких ділянках спостерігається значне розволокнення власної пластинки. Її волокнисті структури набувають звивистої ходи і утворюють різних розмірів щілиноподібні проміжки, в яких знаходяться дрібні судини мікроциркуляторного русла. В інших ділянках власної пластинки, розволокнення відбувається в меншій мірі.

Внутрішня оболонка, поступово без чіткої межі, переходить в середню, тобто м'язову оболонку. Середня оболонка, на всій ділянці дна жовчного міхура, ширша за внутрішню оболонку. Крім цього, особливістю середньої оболонки, слід вважати її будову. Вона містить незначну кількість тоненьких гладком'язових волокон, які не утворюють пучків, а розташовуються поодинокі, а між ними розташовано багато пухкої сполучної тканини. Волокнисті структури сполучної тканини даної оболонки мають звивисту ходу, утворюють вигини і сполучаються з сусідніми такими ж волокнами. Таким чином, в сукупності, ці волокна формують зв'язки, що нагадують риболовецьку сітку. Комірочки цієї сітки різноманітні як за формою, так і за розмірами. Зовнішня або адвентиційна оболонка побудована з компактно розташованих волокнистих структур сполучної тканини. На периферії дана оболонка розволокнюється і містить численні тонкостінні судини мікроциркуляторного русла. Такі судинні елементи, в основному, розташовані паралельно стінці дна жовчного міхура. В деяких ділянках, в просвітах цих судин спостерігається гомогенний вміст, який слабо зафарбовується еозином (рис.12). Стінки тіла жовчного міхура є безпосереднім продовженням стінок дна міхура. Тому різких відмінностей в будові оболонок стінки не спостерігається. Рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки містить незначні підвищення у вигляді невисоких складок

слизової. Такі складки мають трикутну форму і схожі на піраміди зі зрізаною верхівкою.

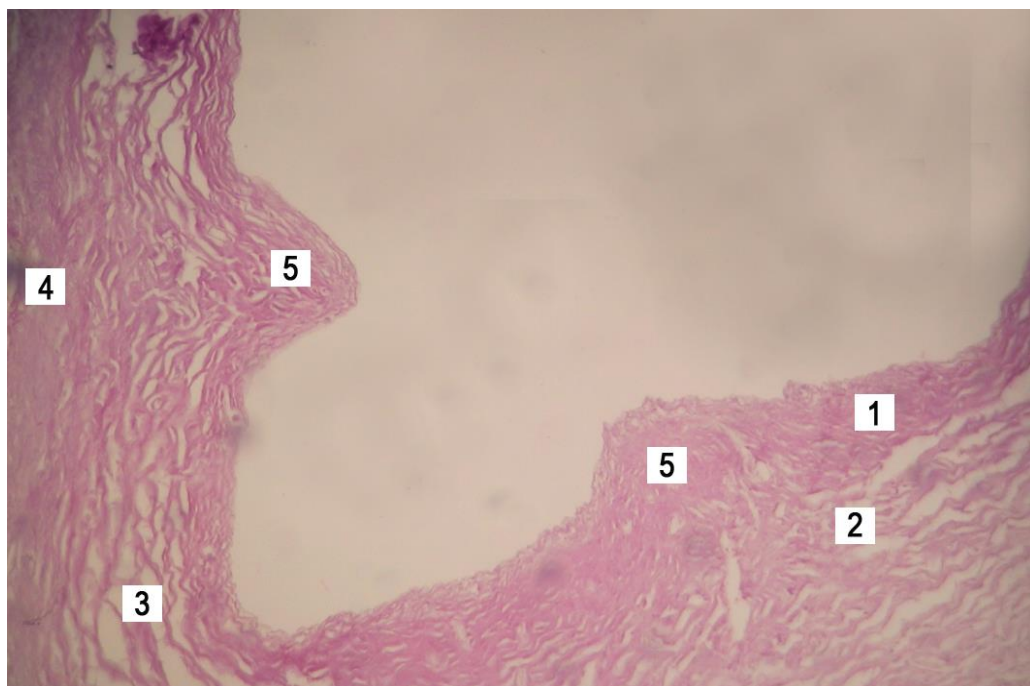


Рис.12. Стінка дна жовчного міхура пеленгаса. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 400: 1- власна пластинка слизової оболонки; 2- колагенові волокна; 3- скупчення тонкостінних судин; 4- м'язова оболонка; 5- складки слизової оболонки.

В ділянці тіла міхура складки слизової оболонки розташовуються не густо, але досить рівномірно по всій поверхні. Характерно, що такі невисокі складки слизової знаходяться, приблизно в однаковій кількості на обох протилежних стінках тіла міхура. Власна пластинка слизової оболонки добре виражена. Вона побудована з пухкої сполучної тканини, волокна якої розташовуються не щільно, а створюють сітчасту структуру. У власній пластинці спостерігаються перерізи тонкостінних судинних елементів мікроциркуляторного русла, найчастіше вони розташовуються безпосередньо в ділянках основи складок слизової оболонки. В стінці тіла міхура м'язова оболонка поступово звужується, порівняно зі стінкою дна і стає більш компактною та щільною. Також, у даній оболонці спостерігається відносне збільшення кількості гладком'язових волокон серед її структур, порівняно з м'язовою оболонкою стінки дна. Особливо це стосується тієї стінки тіла міхура, що не прилягає до печінки (рис.13).

Адвентиційна оболонка в ділянці тіла теж звужується і виглядає більш компактною, порівняно з стінкою дна міхура. Сполучнотканинні волокна даної оболонки розташовуються досить щільно і мають звивисту ходу. В ділянках розволокнення адвентиційної оболонки розташовані судини

мікроциркуляторного русла. Такі судинні елементи мають найчастіше поздовжній напрямок, вони супроводжували стінку міхура і в ділянці дна, але в ділянці тіла їх кількість зменшена.



Рис. 13. Стінка тіла жовчного міхура пеленгаса. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1- м'язова оболонка стінки; 2- власна пластинка слизової оболонки; 3- тонкостінні судини; 4- складки слизової оболонки.

Шийка жовчного міхура за формою нагадує лійку. Дослідження розширеної частини шийки показали, що її стінка є продовженням стінки тіла, і майже не відрізняється від неї за будовою. При переході до звуженої частини шийки спостерігаються деякі особливості у будові стінки. Змінюється рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки. Вона містить невисокі, звужені до верхівки складки слизової. Кількість таких складок, на одиницю площі поверхні збільшена, порівняно з ділянкою тіла міхура. Іноді складки слизової розташовуються групами, щільно прилягаючи одна до одної. Таким чином слизова оболонка стінки в ділянці шийки утворює значно більшу кількість складок ніж в ділянках дна та тіла міхура. Власна пластинка слизової оболонки в більшості ділянок стінки шийки представлена вузькою пластинкою еозинофільних волокон сполучної тканини. Тільки в деяких ділянках, на периферії власної пластинки, спостерігається значне її розволокнення і між волокнами сполучної тканини утворюються різноманітні за формою та розмірами проміжки (рис. 14). М'язова оболонка стінки шийки містить невелику кількість тоненьких м'язових волокон і пухку сполучну тканину, серед

якої багато еластичних волокон. В деяких ділянках цієї оболонки сполучнотканинні волокна щільно прилягають одне до одного, а в інших спостерігається їх значне розволокнення. Адвентиційна (зовнішня) оболонка складається з пухкої сполучної тканини. Вона містить тоненькі звивисті волокна, що розташовуються не щільно і у різних напрямках. Крім того, дана оболонка містить значні скупчення клітин жирової тканини. В зовнішній оболонці звуженої частини шийки розташовано багато дрібних судинних елементів мікроциркуляторного русла. Характерно, що ці судини, в основному спрямовані вздовж стінки жовчного міхура. При цьому, вони можуть займати різне положення. Іноді вони розташовані безпосередньо під зовнішньою оболонкою, іноді в її товщі, і навіть на її поверхні. За типом будови ці судинні елементи належать до капілярів, іноді венул.

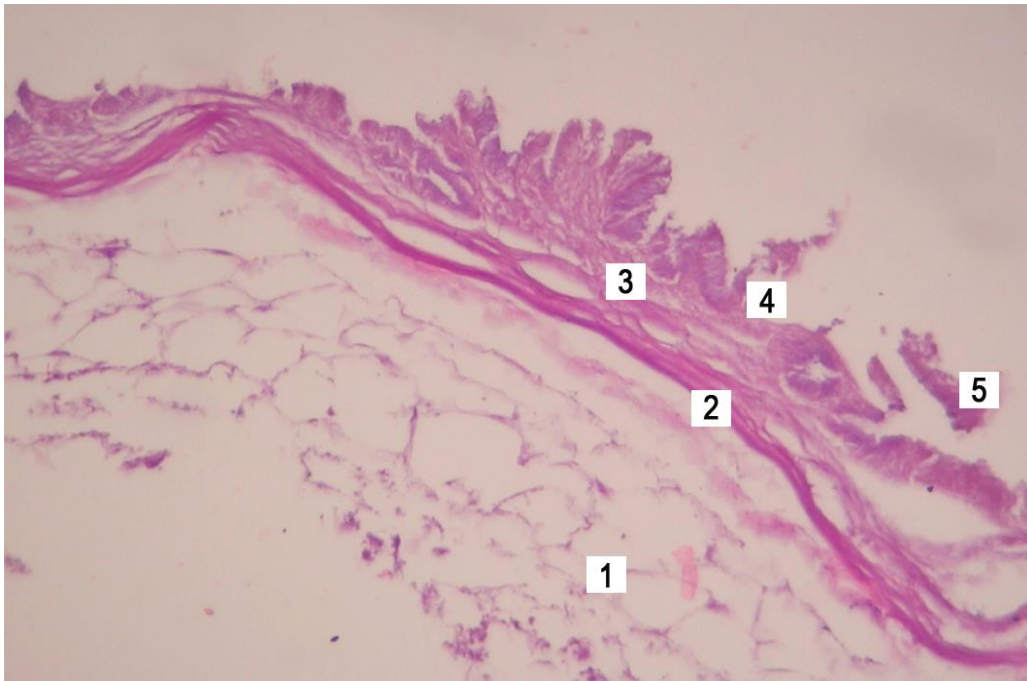


Рис. 14. Стінка шийки жовчного міхура пеленг аса. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- адвентиційна оболонка; 2- м'язова оболонка; 3- власна пластинка слизової оболонки; 4- складки слизової оболонки; 5- десквамований епітелій.

Морфометричні дослідження стінки жовчного міхура пеленгаса показали, що в ділянці дна всі оболонки стінки мають найбільшу товщину, а в ділянці шийки - найменшу, окрім м'язової. М'язова оболонка в ділянці дна найтовща - $74,35 \pm 0,2$ мкм, а найтонша в ділянці тіла міхура - $62,75 \pm 0,2$ мкм відповідно. Найбільш вираженою у всіх ділянках жовчного міхура є адвентиційна оболонка (рис. 15).

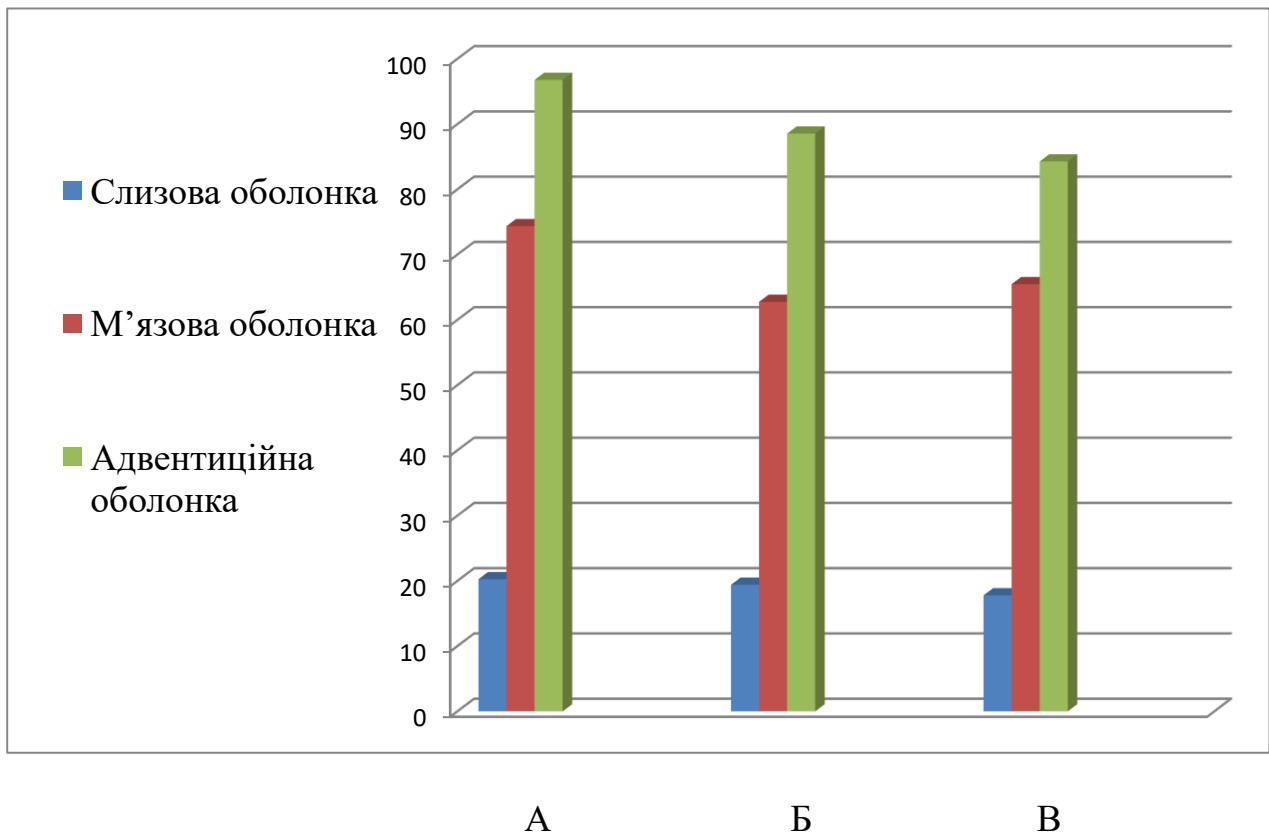


Рис. 15. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура риб зі змішаним типом харчування (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Проведений гістоструктурний аналіз будови жовчного міхура риб з різним типом харчування показав, що всі досліджені представники класу риб мають загально схожу будову стінки. Вона складається з внутрішньої (слизової), середньої (м'язової) та зовнішньої (сполучнотканинної) оболонок. Внутрішня поверхня слизової оболонки стінки жовчного міхура риб утворює невисокі і нечисленні складки слизової. У хижих риб (щука) складки слизової оболонки тільки в верхівці дна мають значну висоту, але розташовані поодинокі і в невеликій кількості. В ділянках тіла та шийки міхура складки слизової мають незначну висоту і зустрічаються рідко. У товстолоба (рослиноїдні риби) слизова оболонка стінки утворює більш високі складки і в значно більшій кількості, порівняно зі щукою, тільки в ділянках тіла і шийки жовчного міхура. Для пеленгаса (змішаний тип харчування) характерна наявність невисоких, схожих на зрізані піраміди, складок слизової в ділянці тіла міхура та більш високих і численних в звуженій частині шийки. При цьому, в ділянці тіла міхура складки слизової розташовуються рівномірно на обох протилежних стінках. Власна пластинка слизової оболонки, в основному, складається з окремих тоненьких сполучнотканинних волоконцець, які сполучаючись одне з одним, утворюють,

ніби комірки риболовецької сітки. Для м'язової оболонки стінки жовчного міхура риб характерна наявність дуже невеликої кількості гладком'язових волокон, які майже не утворюють пучків і розташовуються поодиноці. Тільки у пеленгаса, у даній оболонці стінки тіла міхура спостерігається відносно збільшення кількості гладком'язових волокон серед її структур. Зовнішня оболонка стінки складається з щільної волокнистої сполучної тканини, яка містить багато товстих еозинофільних волокон. Останні зазвичай, щільно прилягають одне до одного. Іноді спостерігається, різного ступеню розволокнення даної оболонки. В ділянках таких розволокнень містяться елементи гемомікроциркуляторного русла та лімфомікросудини.

СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ВІДДІЛІВ СТІНКИ ЖОВЧНОГО МІХУРА ПТАХІВ

Досліджували структурні особливості будови жовчного міхура різних за типом харчування представників класу Птахи. В результаті проведених досліджень встановили, що у яструба жовчний міхур округлий, колбоподібної форми, міхурова протока відходить в центрі рівномірно звуженої шийки, довжина міхура – $18,8 \pm 0,02$ мм, а ширина – $8,8 \pm 0,01$ мм, довжина міхурової протоки складає $7,4 \pm 0,02$ мм (рис.16). У гуски жовчний міхур видовжений, циліндричної форми і має майже однакову ширину по всій довжині, міхурова протока зміщена вбік, його довжина – $37,4 \pm 0,01$ мм, а ширина – $10,3 \pm 0,01$ мм, довжина міхурової протоки - $6,8 \pm 0,01$ мм (рис. 17). У курки жовчний міхур має обернено-грушоподібну форму (звужений в ділянці дна і розширений ближче до ділянки шийки), а міхурова протока відходить від бічної поверхні розширеної частини міхура, його довжина складає $32,8 \pm 0,01$ мм, ширина – $14,2 \pm 0,02$ мм, довжина міхурової протоки - $15,8 \pm 0,01$ мм (рис.18).

Для дослідження відібрали птахів за характером харчування:

- а) хижаки – яструб-перепелятник (*Accipiter nisus*), який живиться тваринною їжею (найчастіше дрібними птахами);
- б) рослиноїдні - гуси (*Anser*) належать до водоплаваючих птахів, що живляться рослинною їжею
- в) всеїдні - домашні кури (*Gallus domesticus*), які живляться як рослинною так і тваринною їжею.

При вивченні будови стінки жовчного міхура птахів нами встановлено, що його стінка утворена оболонками – слизовою (внутрішньою), м'язовою (середньою) та сполучнотканинною (зовнішньою). Як показали результати наших досліджень, будова жовчного міхура хижих птахів, на прикладі представника родини яструбиних (*Accipitridae*) - **яструба-перепелятника**

(*Accipiternis*) виглядає значно спрощеною, порівняно з такою у всеїдних птахів (курка) та рослиноїдних (гуси).



Рис. 16. Жовчний міхур яструба-перепелятника.



Рис. 17. Жовчний міхур гуски.



Рис. 18. Жовчний міхур курки.

При дослідженні дна жовчного міхура привертає увагу, стоншення всієї стінки, порівняно з іншими птахами. Воно відбувається, переважно, за рахунок м'язової оболонки, а також власної пластинки слизової оболонки, але остання, все ж таки добре визначається в даній ділянці жовчного міхура (рис. 19). Найбільш виражені відмінності характерні для рельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки. На ній спостерігається значно менша кількість складок слизової, порівняно з такими ж ділянками стінки міхура інших птахів.

Висота та ширина складок зменшені. Поряд з цим, кількість судин мікроциркуляторного русла у більшості складок слизової оболонки цілком достатня. В деяких складках слизової вони займають центральну частину і розташовуються вздовж осі. Окрім цього, мікросудинні елементи розташовані, в достатній кількості, як у середній так і в зовнішній оболонках стінки дна жовчного міхура. Власна пластинка слизової оболонки виглядає компактною, її звивисті сполучнотканинні волокна розташовані досить щільно і не містять великих проміжків.

М'язова оболонка побудована із щільно розміщених пучків гладком'язових волокон, що утворюють два шари: внутрішній циркулярний та зовнішній поздовжній, між якими знаходяться невеличкі прошарки пухкої сполучної тканини. Зовнішня (сполучнотканинна) оболонка побудована із щільної волокнистої сполучної тканини, має невелику ширину і містить судинні елементи мікроциркуляторного русла різного калібру.

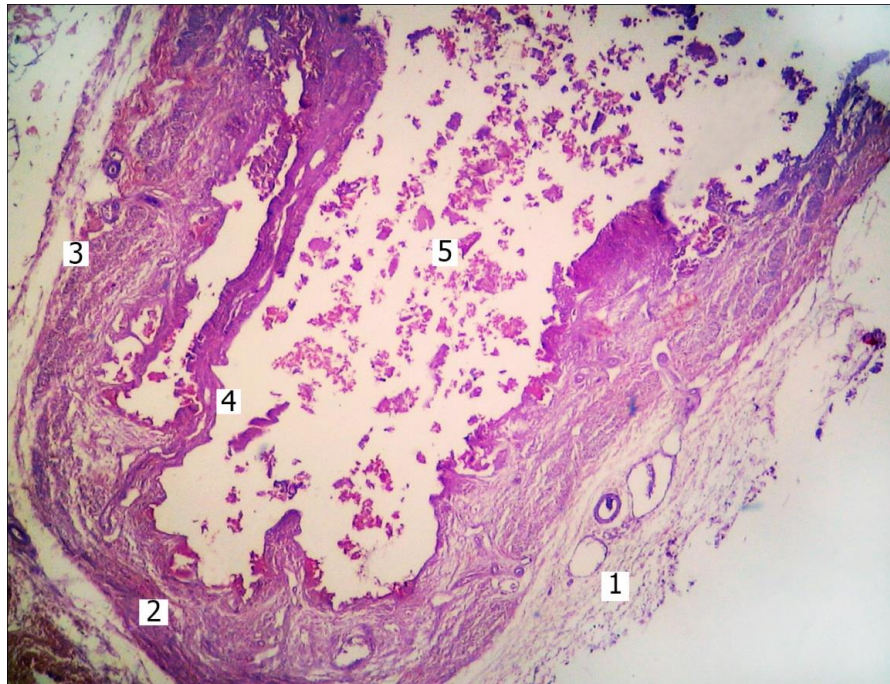


Рис. 19. Стінка дна жовчного міхура яструба-перепелятника. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 - адвентиційна оболонка; 2 - м'язов оболонка; 3 -судини м'язової оболонки; 4 - складки слизової оболонки; 5 - десквамований епітелій.

Досліджуючи стінку тіла жовчного міхура, ми звернули увагу на особливості рельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки. Рельєф даної поверхні значно згладжений, порівняно з відповідними ділянками стінки жовчного міхура інших птахів. В даному випадку, кількість складок слизової оболонки на одиницю площі стінки, поступово зменшується від дна до тіла жовчного міхура. Разом з цим, спостерігається поступове зменшення розмірів та висоти даних складок (рис. 20).

Власна пластинка слизової оболонки в більшості ділянок стінки тіла міхура виглядає ущільненою. І тільки в деяких ділянках спостерігаються різного ступеню її розволокнення. Також компактний вигляд на всій поверхні стінки тіла має і м'язова оболонка. Вона побудова з пучків гладких міоцитів, що мають переважно поздовжній напрямок. Характерно, що в стінці дна і тіла жовчного міхура, дуже рідко зустрічалися лімфатичні вузлики.

Стінка шийки жовчного міхура яструба-перепелятника взагалі має незвичну будову. На внутрішній поверхні слизової оболонки іноді зустрічаються невисокі складки слизової трикутної форми. На значному просторі рельєф стінки виглядає досить рівним та гладеньким (рис. 21).

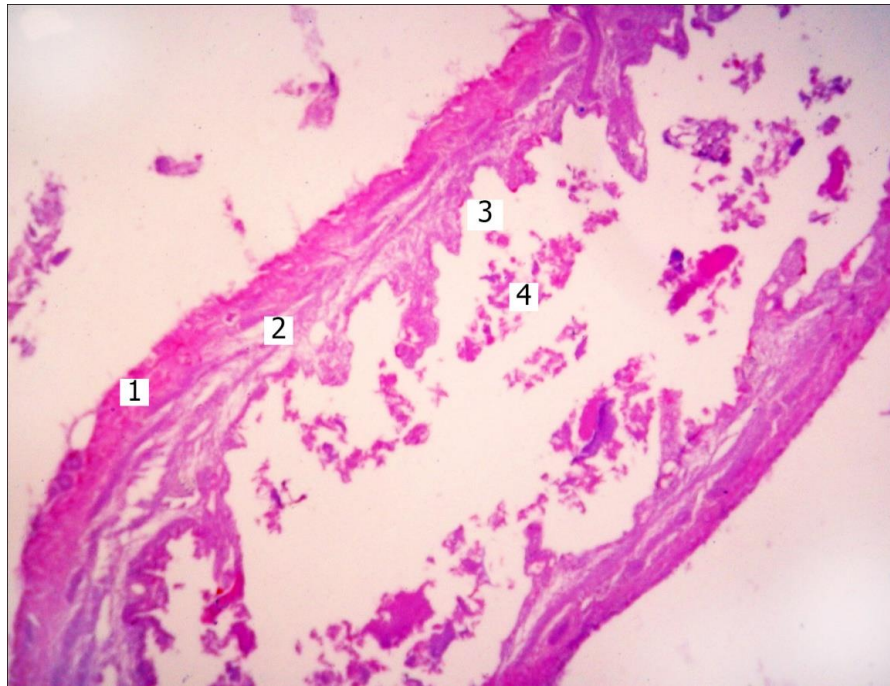


Рис. 20. Стінка тіла жовчного міхура яструба-перепелятника. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1 - м'язова оболонка; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3 - рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки; 4 - залишки десквамованого покривного епітелію.

В основі складок лежить пухка волокниста сполучна тканина власної пластинки слизової оболонки. В деяких складках слизової можна бачити поодинокі дрібні тонкостінні судини. Подібні судинні структури мікроциркуляторного русла зустрічаються і у власній пластинці слизової оболонки та у м'язовій оболонці стінки шийки. М'язова оболонка в ділянці шийки стоншується ($170,75 \pm 0,2$ мкм), порівняно з ділянками дна ($198,25 \pm 0,2$ мкм) та тіла ($175,46 \pm 0,2$ мкм) міхура і виглядає компактною.

Зовнішня оболонка утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною, містить невеликі осередки жирової тканини та судинно-нервові пучки.

При проведенні морфометричних досліджень елементів стінки жовчного міхура хижих птахів в різних його відділах визначили, що найбільш вираженою є м'язова оболонка. Найбільшу ширину вона має в ділянці дна міхура - $198,25 \pm 0,2$ мкм, що характерно і для інших птахів. Крім того, в ділянці дна найбільшу товщину мають і слизова ($21,45 \pm 0,2$ мкм) і адвентиційна оболонки ($22,23 \pm 0,2$ мкм) відповідно. Отримані результати представлені на рисунку 22.

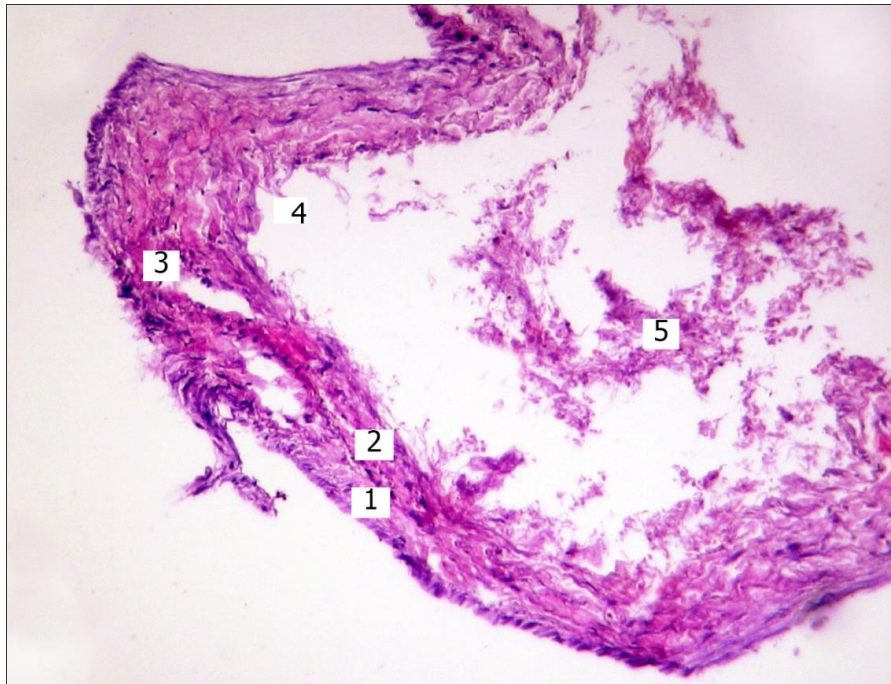


Рис. 21. Стінка шийки жовчного міхура яструба-перепелятника. Мікрофото.

Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1 - м'язова оболонка; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3 - венули; 4 - поодинокі невисокі складки слизової оболонки; 5 - залишки десквамованого епітелію.

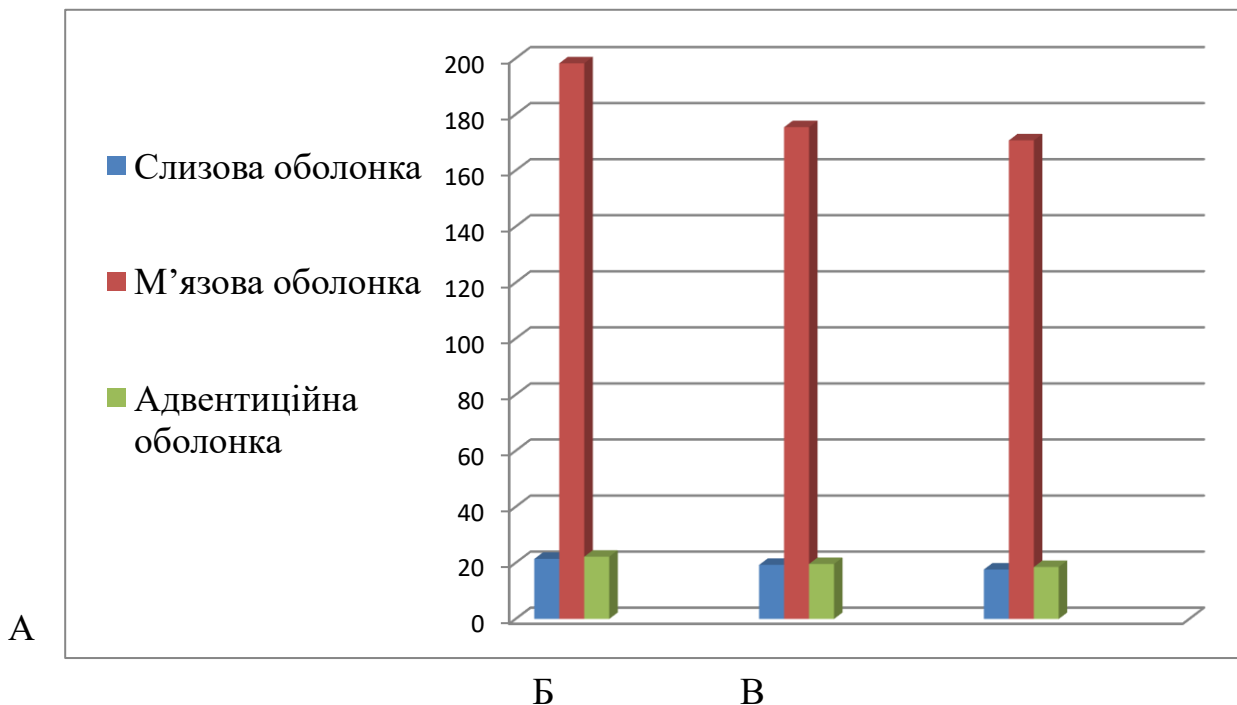


Рис. 22. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура хижих птахів (мкм). А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Гуси (Anser) належать до водоплаваючих птахів, що живляться рослинною їжею, найчастіше травою, зернами злаків, ягодами. Гістологічними дослідженнями жовчного міхура гусей було встановлено, що стінка міхура, як і у інших птахів побудована з трьох оболонок – слизової, м'язової та адвентиційної, але ступінь вираженості кожної з оболонок в різних ділянках міхура індивідуальна.

Дослідження структури стінки дна жовчного міхура виявило різноманітність її будови та рельєфу внутрішньої поверхні. На цій поверхні спостерігається значна кількість складок слизової оболонки на одиницю площі. На деяких препаратах складки слизової розташовані так густо, що між суміжними складками практично відсутні проміжки. Висота складок слизової приблизно однакова, але за шириною вони дуже відрізняються. Особливо, відмінності в ширині, спостерігаються в основі складок. Тому на зрізах, складки слизової мають різну форму, від чіткої трикутної до прямокутної. Прямокутні складки на своїй верхівці, часто мають, різні за розмірами булавоподібні потовщення (рис.23). Характерною особливістю подібних складок слизової є відсутність відростків на бічних поверхнях. Між описаними складками слизової оболонки іноді зустрічаються і шпилькоподібні, з загостреною верхівкою. Остов і тих і інших складок утворений тонкими звивистими еозинофільними волокнами, між якими добре видно проміжки. В більшості випадків, в цих проміжках розташовані вузькі тонкостінні судини, спрямовані в поперечному, а також осьовому напрямку, відносно довжини складки. Ближче до основи складок судинні елементи збільшуються у діаметрі. Особливо великі з них, розташовані у власній пластинці слизової оболонки. Окрім судинних елементів гемомікроциркуляторного русла тут знаходяться, також дрібні лімфатичні судини. В деяких препаратах, на поверхні слизової оболонки дна переважають подовжені складки, і як правило, їх висота значно перевищує ширину. Але кількість таких високих складок слизової, на одиницю площі поверхні стінки, значно зменшена. В проміжках між ними розташовані дрібні шпилькоподібні або трикутної форми складки.

Будова, як великих (високих) так і дрібних складок слизової практично однакова. Але характерно, що в високих складках слизової переважають більш крупні, як поздовжні так і поперечні тонкостінні судинні елементи. Власна пластинка слизової оболонки розширена і місцями містить розволокнення.

У власній пластинці тонкі звивисті волокна розташовуються у вигляді сітки і створюють численні проміжки в яких знаходяться дрібні тонкостінні судини мікроциркуляторного русла. М'язова оболонка стінки дна значно потовщена і малорозволокнена. Вона складається з пучків гладком'язових

волокон, що створюють поздовжні та циркулярні шари між якими мало сполучної тканини. Адвентиційна оболонка побудова з волокнистої сполучної тканини, що містить значну кількість елементів гемоциркуляторного русла, а також лімфосудин.

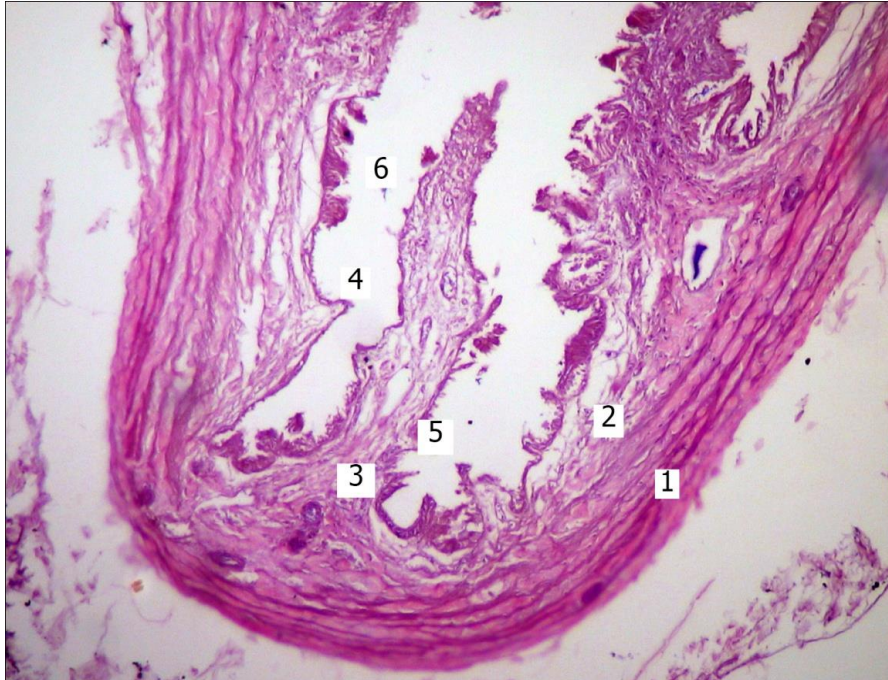


Рис. 23. Стінка дна жовчного міхура гуски. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 - м'язова оболонка; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3 - основа складки слизової оболонки; 4 - різноманітні складки слизової оболонки; 5 - тонкостінні судинні елементи; 6 - залишки покривного епітелію.

Стінка тіла жовчного міхура має деякі відмінності у будові, порівняно зі стінкою дна міхура. В першу чергу, це стосується рельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки. В усіх досліджених випадках на внутрішній поверхні виявлена така кількість складок слизової, що між ними, майже відсутні проміжки. Стосовно розмірів та форми складок, можна зазначити, що вони дуже різноманітні і незвичайні. Так, найбільш розповсюдженими, є прямокутні складки, що мають ширину, яка значно переважає висоту. На другому місці знаходяться вузькі і дуже довгі складки, що завжди нахилені в бік верхівки жовчного міхура. Іноді нахил дуже великий, і це так наближає їх до стінки, що між ними виникають вузькі чисельні зв'язки (рис. 24). Бокові поверхні таких високих складок мають шипувату поверхню. Доволі часто можна бачити анастомози, що виникають між двома або трьома суміжними високими складками слизової оболонки. В результаті цього, під такими з'єднаними

елементами, утворюються різні за формою та розмірами проміжки або тунелі. Важливо зазначити, що в таких складних геометричних комплексах випинань слизової розташована велика кількість відносно крупних судинних елементів. Виходячи з будови стінок цих судин їх можна віднести до дрібних венул та лімфосудин. В більшості, ці судини мають поперечний напрямок відносно осі складок слизової. Іноді спостерігаються також і осьові судинні структури, відносно довжини складок. У власній пластинці слизової оболонки місцями можна бачити, скупчення судинних елементів більшого діаметра. Взагалі, власна пластинка побудована з пухкої сполучної тканини і місцями розволокнена. В ній розташована значна кількість дрібних лімфатичних вузликів. Крім того лімфатичні вузлики знаходяться не тільки у власній пластинці слизової, а й у деяких складках слизової оболонки, безпосередньо під покривним епітелієм, заповнюючи собою майже весь об'єм складки слизової (рис. 25).

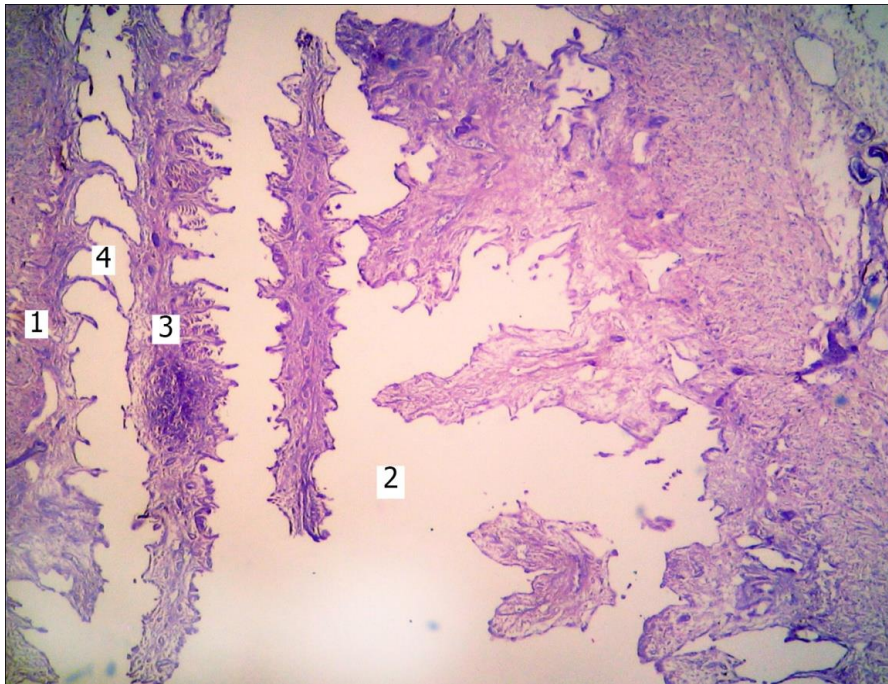


Рис. 24. Стінка тіла жовчного міхура гуски. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1 - стінка жовчного міхура; 2 - просвіт жовчного міхура; 3 - різноманітні складки слизової оболонки; 4 - анастомози між складками слизової оболонки.

М'язова оболонка стінки тіла міхура стоншена, в основному за рахунок зменшення кількості циркулярних м'язових волокон, але виглядає досить компактною і містить незначні розволокнення м'язових пучків. Зовнішня (адвентиційна) оболонка представлена волокнистою сполучною тканиною в якій розташовані структури гемомікроциркуляторного русла та лімфатичні судини, а також, тоненькі нервові стовбурці дрібного калібру. В протилежній

стінці тіла (стінці міхура, що прилягає до поверхні печінки) такі нервово-судинні елементи зустрічаються значно рідше. Крім того в цій стінці розташована значно менша кількість лімфатичних вузликів ніж у нижній (вільній) стінці і зовсім не зустрічаються лімфатичні вузлики безпосередньо у складках слизової оболонки. Таким чином, можна зазначити, що будова двох протилежних стінок тіла жовчного міхура має деякі відмінності.

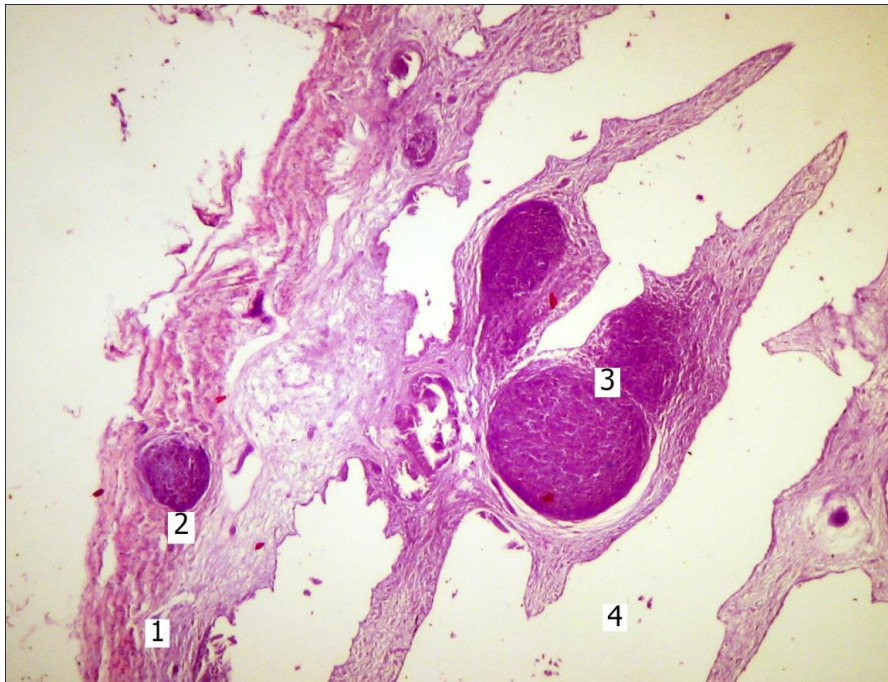


Рис. 25. Лімфатичні вузлики в стінці тіла жовчного міхура гуски. Мікрофото.

Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 - стінка жовчного міхура; 2 - лімфатичні вузлики в стінці жовчного міхура; 3 - лімфатичні вузлики у складках слизової оболонки; 4 - просвіт жовчного міхура.

Подібні структурні відмінності, без сумніву, зумовлені функціональними особливостями. Наявність жовчі в жовчному міхурі, внаслідок гравітації, викликає постійний тиск на нижню стінку. В той же час, верхня стінка має менший контакт з жовчю, особливо в тому випадку, коли жовчний міхур заповнений не повністю, а також на неї не поширюється дія гравітаційних сил. Таким чином, наявність великої кількості складок слизової оболонки на нижній стінці, та їх складна будова, забезпечує більш інтенсивне всмоктування. Цей висновок підтверджує також, наявність великої кількості судинних елементів мікроциркуляторного русла в оболонках цієї стінки, які забезпечують відведення рідини, що всмоктується з жовчі у судинне русло. Будову стінки шийки жовчного міхура теж можна пояснити її функціональними особливостями. Так, у найширшій її частині, практично зберігаються структурні

особливості, характерні для тіла жовчного міхура. На внутрішній поверхні слизової оболонки можна спостерігати різноманітні за довжиною, шириною та формою складки слизової. Крім того зберігаються зв'язки між поряд розташованими високими випинаннями слизової. Але слід зазначити, що кількість лімфатичних вузликів у стінці шийки міхура, а тим більше у складках слизової, значно зменшена. Розміри і кількість лімфо– та гемосудин у власній пластинці слизової оболонки та за її межами, практично зберігаються.

Важливо відмітити потовщення та ущільнення гладком'язової оболонки в цій ділянці шийки жовчного міхура. Але іноді, в деяких ділянках, м'язова оболонка може виглядати і трохи розволонкеною. При наближенні шийки до шийкового каналу її стінка істотно змінюється (рис. 26).

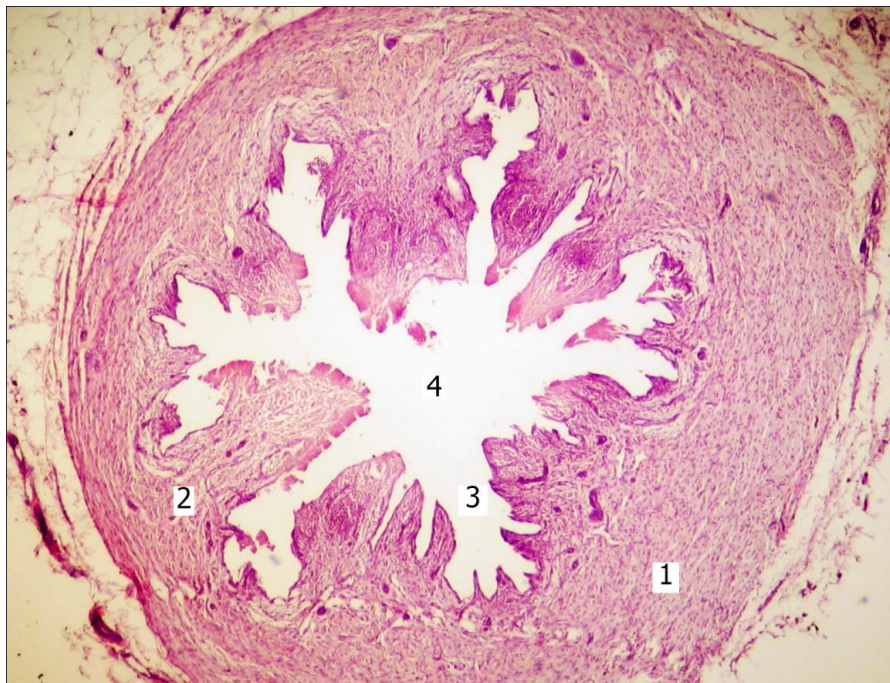


Рис. 26. Стінка шийки жовчного міхура гуски. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 - ущільнена м'язова оболонка; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3 - складки слизової оболонки; 4 - просвіт шийки жовчного міхура.

В першу чергу привертає увагу кількісна і структурна перебудова складок слизової оболонки. Всі вони набувають трикутної форми з широкою основою, зверненою до власної пластинки слизової оболонки. Верхівки таких складок, як правило, загострені. Характерно, що висота таких складок слизової оболонки практично однакова, і тому вони обмежують майже округлий простір у просвіті міхура, яким циркулює жовч. Остов слизових складок утворений тонкими волокнами власної пластинки слизової оболонки, між якими зустрічаються різні за шириною проміжки. В цих проміжках, лише іноді, можна спостерігати дрібні

тонкостінні судинні елементи мікроциркуляторного русла. Ймовірно, в зв'язку з цим, в оболонках стінки цього відділу жовчного міхура, судини зустрічаються рідко.

Слід зазначити, що лімфатичні вузлики тут також спостерігаються досить рідко, і мають дуже дрібні розміри. До особливих відмінностей слід віднести потовщення та ущільнення м'язової оболонки. В цій оболонці, досить чітко, спостерігається два шари. Зовнішній шар товстіший, його волокна спрямовані циркулярно, тобто перпендикулярно осі шийки жовчного міхура.

В деяких місцях під цим шаром можна побачити пучки м'язових волокон, що мають осьовий напрямок відносно довжини шийки жовчного міхура. До м'язової оболонки ззовні прилягає волокниста сполучна тканина адвентиційної оболонки, що містить невелику кількість судин гемомікроциркуляторного русла, лімфосудин та дрібних нервових пучків.

Проведені морфометричні вимірювання стінки жовчного міхура показали, що слизова оболонка найменшу товщину має в ділянці шийки - $35,94 \pm 0,2$ мкм, а найбільшу - $40,76 \pm 0,2$ мкм в ділянці тіла. Найбільш потужною оболонкою стінки усіх ділянок міхура, як і у інших птахів, є м'язова оболонка. Вона має товщину від $320,13 \pm 0,2$ мкм в ділянці тіла міхура, до $328,76 \pm 0,2$ мкм в шийці (рис. 27).

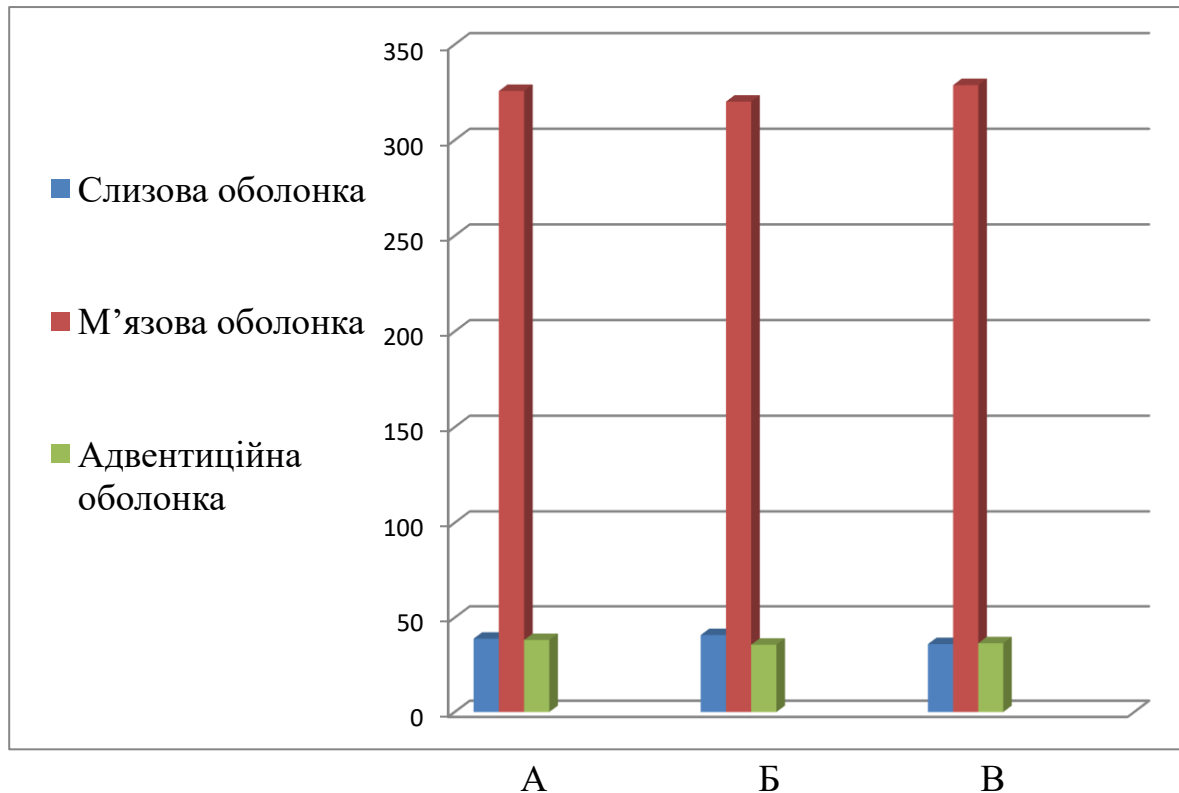


Рис. 27. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура рослиноїдних птахів (мкм). А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Домашні кури (*Gallus domesticus*) - за типом харчування належать до всеїдних птахів. Досліджуючи дно жовчного міхура курки встановили, що стінка має своєрідну будову, її товщина в різних ділянках різна. В деяких зонах можна бачити стоншення стінки, а в інших ділянках вона потовщується. Найчастіше зміна товщини стінки відбувається за рахунок середньої (м'язової) оболонки. В деяких ділянках, потовщення стінки відбувається в результаті різного ступеня розволокнення зовнішньої оболонки. Крім того, необхідно відмітити, звивистість всієї товщі оболонки dna жовчного міхура. Тільки в самій верхівці dna звивистість зникає. Добре видно, що стінка жовчного міхура курки, у всіх відділах, складається з трьох оболонок.

Внутрішня (слизова) оболонка представлена комплексом волокнистих структур, які утворюють рельєф стінки жовчного міхура. Іноді, в цій оболонці, або під нею, зустрічаються добре виражені, різні за розмірами лімфатичні вузлики. Вони, найчастіше, мають круглу форму і оточені ущільненою оболонкою. Внутрішня поверхня слизової оболонки містить різні випинання (тобто складки слизової) в просвіт жовчного міхура (рис. 28). Серед вузьких, шпилькоподібних складок, зустрічаються доволі великі складки, що мають значні розміри, як в ширину, так і в висоту. Крім того, зовнішня поверхня, таких високих складок слизової розщеплюється на окремі пальцеподібні відростки. Ймовірно, що така будова збільшує площу поверхні взаємодії жовчі з епітеліальним шаром слизової оболонки. Основа таких складок слизової складається з тоненьких звивистих волокон, між якими добре видно проміжки. На деяких гістологічних препаратах, можна зустріти дрібні, тонкостінні судини, що розташовані перпендикулярно зрізу. В стінці dna міхура спостерігається наявність добре вираженої м'язової оболонки, яка складається з пучків гладком'язових волокон з переважно поздовжнім напрямком ходи. Але в деяких препаратах зустрічаються також окремі пучки циркулярно розташованих гладком'язових волокон, які утворюють структури подібні до кільцевих м'язів. Зовнішня, сполучнотканинна оболонка місцями значно розволокнена, а в деяких ділянках досить компактна. До її складу входять елементи гемомікроциркуляторного русла, лімфосудини, а також, місцями, скупчення клітин жирової тканини. Крім того, в зовнішній оболонці зустрічаються, переважно, дрібні лімфатичні вузлики. Іноді вони розташовані ізольовано, а іноді утворюють невеликі групи.

Тіло жовчного міхура є продовженням його dna. Відповідно, стінка тіла жовчного міхура, є продовженням стінки dna міхура. Різкої межі між ними не існує, і спостерігається поступовий плавний перехід. Відомо, що одна із стінок тіла міхура прилягає до тканини печінки, а протилежна – вільна, прикрита зовні

листочком очеревини. Такі топографічні особливості стінок відображаються на їх будові.

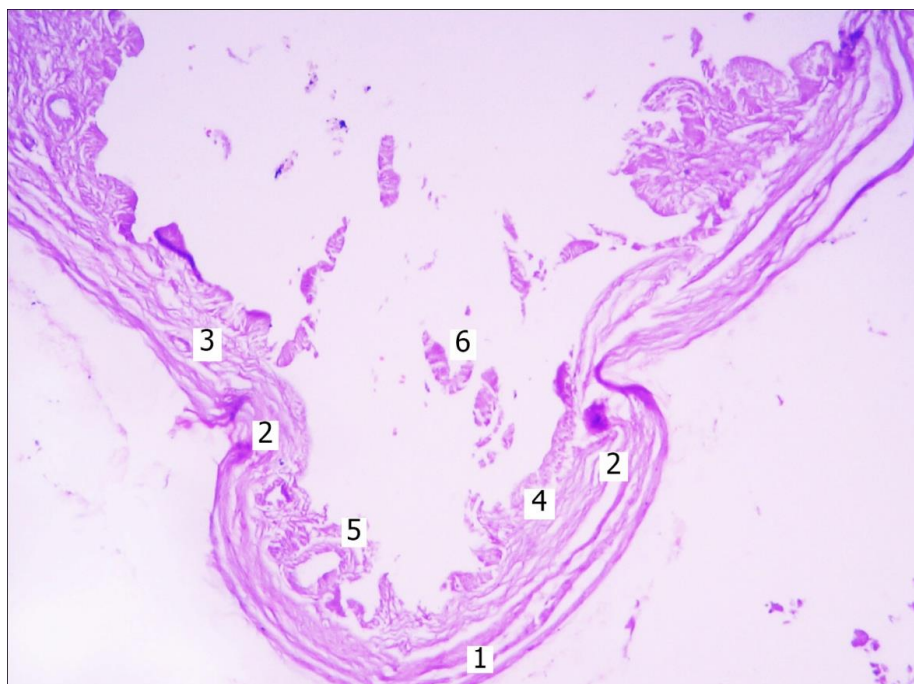


Рис. 28. Стінка дна жовчного міхура курки. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 - м'язова оболонка; 2 - циркулярні м'язові волокна; 3 - слизова оболонка; 4 - власна пластинка слизової оболонки; 5 - різноманітні складки слизової оболонки; 6 - залишки десквамованого епітелію.

Так, стінка, що прилягає до печінки, виглядає більш тонкою, порівняно з протилежною. Але стоншення цієї стінки має осередковий характер. На досить великих ділянках спостерігається незначне стоншення стінки, яке далі переходить у невелике потовщення. Такі зміни відбуваються, переважно, за рахунок коливань товщини середньої оболонки стінки тіла жовчного міхура. Іноді, можна побачити, значне стоншення середньої оболонки, що приводить до максимального зближення слизової та сполучнотканинної оболонок (рис. 29).

Зовнішня, або адвентиційна оболонка цієї стінки утворена щільною сполучною тканиною, яка містить багато тонких сполучнотканинних волокон, що місцями щільно прилягають одне до одного і створюють ефект одного потовщеного колагенового волокна. Але частіше, спостерігається розщеплення цієї оболонки на окремі, різного діаметра, волокнисті структури. Останні, звиваючись супроводжують стінку. М'язова оболонка даної стінки, виглядає компактною і побудована з пучків гладком'язових волокон орієнтованих поздовжньо, між ними розташовується невелика кількість пухкої сполучної

тканини. Внутрішня оболонка стінки, практично, представлена власною пластинкою слизової оболонки, що має вигляд щільної волокнистої структури. Важливо зазначити, що внутрішня поверхня слизової оболонки цієї стінки, майже всюди, має рівний рельєф. Тільки в деяких місцях, зустрічаються поодинокі, невисокі складки слизової оболонки. Характерно, що такі складки мають незначну висоту та невелику ширину (рис. 29). Протилежна стінка тіла жовчного міхура, значно товща, порівняно з попередньою. Потовщення даної стінки відбувається, в першу чергу, за рахунок розширення м'язової оболонки, а також потовщення зовнішньої сполучнотканинної оболонки. Важливо зазначити, що ця оболонка, практично нерозволокнена, і має вигляд компактної пластинки, що складається з тонких колагенових волокон. Ззовні, до адвентиційної оболонки, прилягає широкий шар пухкої сполучної тканини. До складу цього шару входять елементи гемомікроциркуляторного русла, дрібні лімфосудини, та невелика кількість жирової тканини.

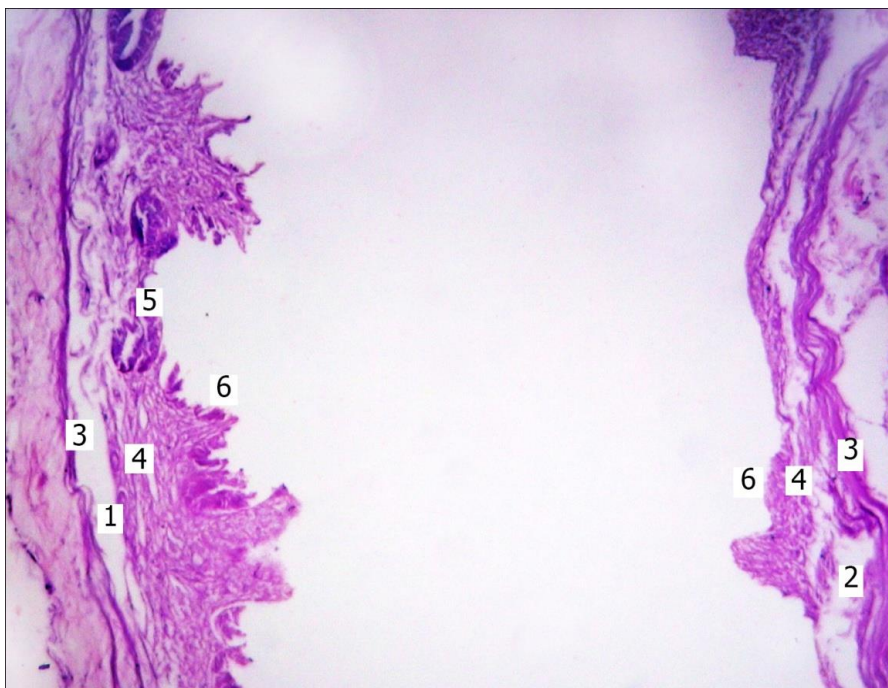


Рис. 29. Стінка тіла жовчного міхура курки. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1 - нижня стінка; 2 - верхня стінка; 3 - м'язова оболонка; 4 – власна пластинка слизової оболонки; 5 - лімфатичні вузлики; 6 – складки слизової оболонки.

На відміну від протилежної стінки, на внутрішній поверхні даної стінки тіла міхура знаходяться численні, густо розміщені складки слизової оболонки. В полі зору, на малому збільшенні мікроскопа, можна побачити 4-5 таких складок. Форма й розміри їх різноманітні. Але найчастіше, вони мають форму

трикутника з широкою основою (рис. 29). Основа таких трикутників утворена тонкими звивистими волокнами, що розташовані щільно. Досить часто, в таких складках слизової, знаходяться дрібні тонкостінні судини. Деякі з них мають поздовжній напрямок, а інші проходять від верхівки до основи трикутників, тобто поперечно. В слизовій оболонці даної стінки тіла жовчного міхура досить часто зустрічаються дрібні лімфатичні вузлики округлої форми.

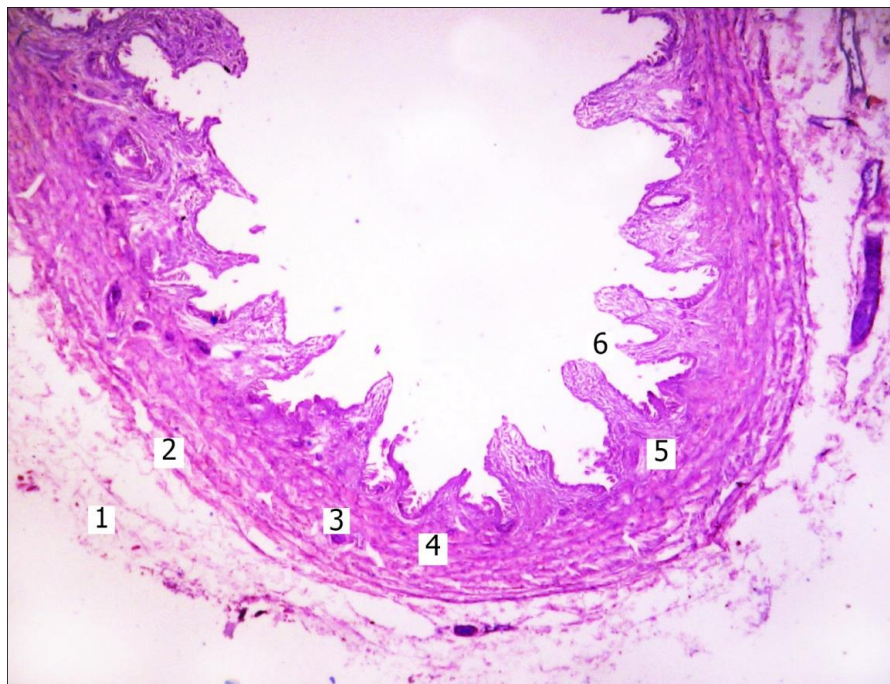


Рис. 30. Стінка шийки жовчного міхура курки. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1 – адвентиційна оболонка; 2 - м'язова оболонка; 3 - дрібні тонкостінні судини; 4 - слизова оболонка; 5 - власна пластинка слизової оболонки; 6 - складки слизової оболонки.

Стінка шийки жовчного міхура є продовженням стінки тіла міхура і має подібну будову. Але при наближенні до звуженої частини шийки міхура, можна відмітити деякі особливості. В першу чергу, ці особливості виявляються в характері рельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки. На внутрішній поверхні, крім вже відомих, широких трикутних складок слизової, з'явилися нові, високі складки шпилькоподібної форми (рис. 30). Вздовж таких високих складок слизової оболонки розташовані чисельні дрібні відростки, що на гістологічних препаратах, робить їх схожими на ялинку. Особливо ця подібність спостерігається при наявності покривного епітелію. Скелет таких складок слизової побудований з тонесеньких сполучнотканинних волокон, між якими є різної ширини проміжки. Крім того, в остов таких високих складок входять дрібні тонкостінні судини. Деякі з цих судин, мають поперечний напрямок,

відносно перерізу складки, а інші проходять від верхівки до основи складок. При цьому, чітко визначається, збільшення діаметра цих судинних елементів в ділянці основи таких високих складок слизової. Надалі, ці судинні елементи продовжуються в товщу середньої оболонки стінки шийки, що надає цій оболонці пухкої консистенції. В деяких випадках можна спостерігати, що такі високі складки слизової оболонки розташовуються одна напроти одної, на протилежних стінках шийки жовчного міхура, що викликає звуження просвіту шийки. М'язова оболонка утворена пучками гладком'язових волокон, що місцями не щільно прилягають одне до одного і містять проміжки в яких розташовані дрібні судинні елементи. Зовнішня, тобто адвентиційна оболонка стінки шийки побудована з волокнистої сполучної тканини, яка містить багато тонких еластичних волокон. Сполучнотканинні волокна даної оболонки розташовані досить компактно, але при цьому між ними знаходиться значна кількість невеликих щілиноподібних проміжків. На периферичних ділянках адвентиції, розміри таких проміжків між волокнами збільшуються. В таких ділянках розволоknення розташовані численні судинні елементи гемомікроциркуляторного русла, лімфосудини, нервові стовбурці та невеликі скупчення клітин жирової тканини.

Морфометричні показники елементів стінки жовчного міхура курей в різних його відділах, представлені на рисунку 31.

Таким чином будова стінки жовчного міхура птахів значно відрізняється від будови стінки жовчного міхура досліджених риб. По-перше – стінка жовчного міхура птахів виглядає досить компактною у всіх ділянках. Випинання внутрішньої оболонки, які з упевненістю можна назвати складками слизової оболонки, постійно зустрічаються на всіх ділянках стінки (дно, тіло, шийка), тобто вони являють собою постійні структури з різноманітною будовою. По-друге - в стінці жовчного міхура спостерігається наявність значно вираженої м'язової оболонки, яка складається з кількох шарів гладком'язових волокон з переважно поздовжнім напрямком ходи. Але в деяких випадках зустрічаються також і пучки циркулярно розташованих гладком'язових волокон, які утворюють, так би мовити, кільцеві м'язи. Подібної будови м'язові структури розміщуються в області дна жовчного міхура деяких тварин. Наявність таких циркулярних м'язових структур відображає функціональні скорочувальні особливості стінки дна жовчного міхура птахів. Крім цього, на відміну від жовчного міхура риб, у птахів в стінці жовчного міхура можна відмітити наявність лімфатичних вузликів. Останні, на гістологічних препаратах мають вигляд утворень округлої форми, які складаються з маси лімфоцитів, оточених слабо вираженою капсулою.

Аналізуючи результати дослідження жовчного міхура птахів слід зазначити, що спостерігається значне ускладнення структури стінки жовчного міхура у всіх його відділах в порівнянні з представниками класу Риби. Важливо, що ускладнення відмічено у всіх оболонках стінки жовчного міхура рослиноїдних та всеїдних птахів і в меншій мірі це стосується хижих птахів. Слизова оболонка дна жовчного міхура курки утворює велику кількість складок слизової різної форми. Ці складки мають різну висоту та ширину, їх остов утворений волокнистими структурами власної пластинки слизової оболонки. В останній можна спостерігати невеликі лімфатичні вузлики, але судинні елементи зустрічаються у невеликій кількості. В цій частині жовчного міхура добре виражена гладком'язова оболонка, яка місцями розволокнюється. Але навіть в ділянках розволокнення відсутні крупні елементи гемомікроциркуляторного і лімфатичного русла. Така структурна конструкція стінки дна жовчного міхура, без сумнівів свідчить, про зниження концентраційної функції.

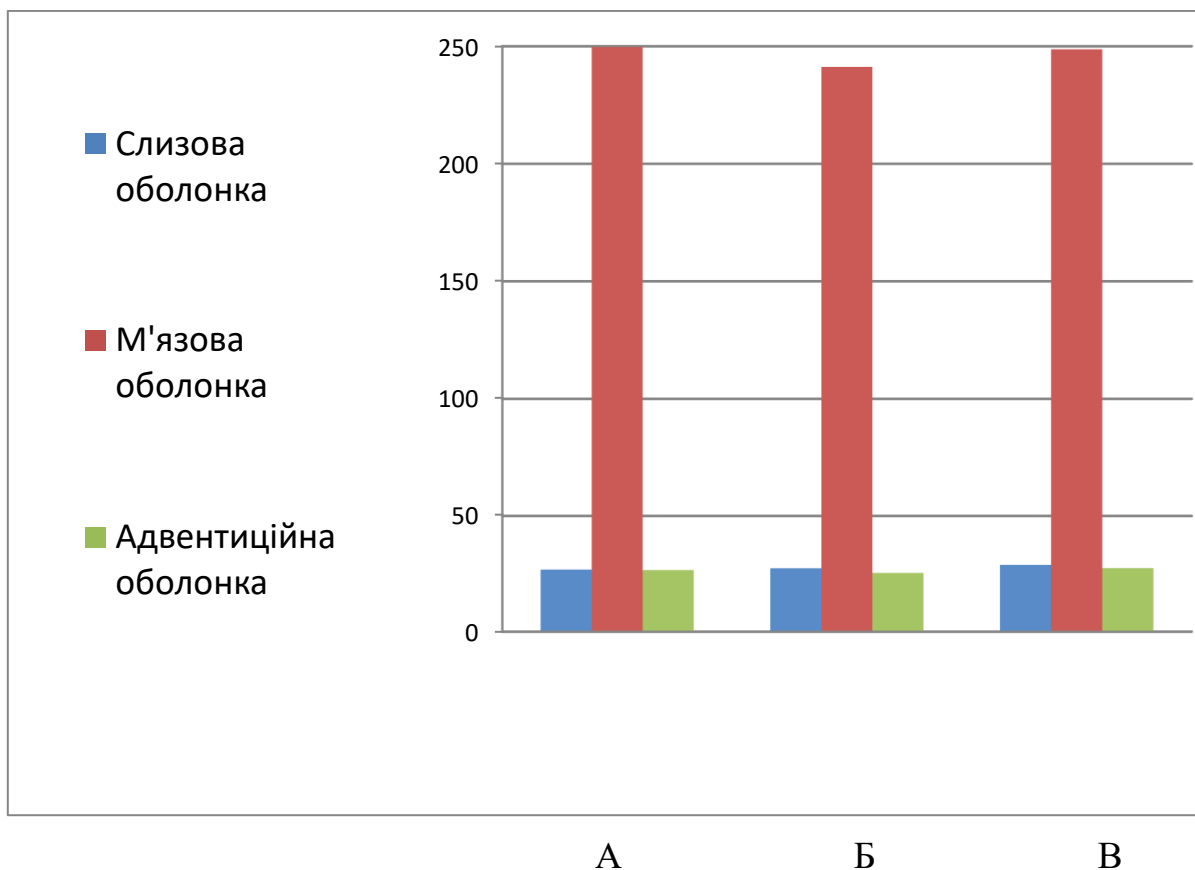


Рис. 31. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура птахів зі змішаним типом харчування (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

В той же час, рельєф слизової оболонки дна жовчного міхура гуски, виглядає дещо інакше. В першу чергу тут спостерігаються багаточисельні невисокі складки слизової різноманітної форми, сформовані за рахунок розширеної власної пластинки слизової оболонки. Остання, має значне розволокнення, і містить численні гемо- та лімфосудини. В деяких випадках, в центральній частині дна жовчного міхура можна спостерігати вузьку, але дуже високу складку слизової, що закінчується загостреною верхівкою. Серед волокнистої основи такої складки, як правило, знаходяться судинні елементи різного діаметра, що мають поперечний напрямок. Подібні судинні елементи можна спостерігати також у власній пластинці слизової оболонки.

М'язова оболонка дна жовчного міхура виглядає значно потовщеною і нерозволокненою. Це можна пояснити тим, що відведення залишків рідини, в даному випадку, здійснюється судинами складок слизової, а також судинами власної пластинки слизової оболонки. В результаті такої структури м'язова оболонка повноцінно скорочується і сприяє зміщенню жовчі в порожнині жовчного міхура.

Стосовно стінки тіла жовчного міхура курки, слід відмітити, що існують істотні відмінності у будові верхньої, тобто зверненої до печінки, і нижньої, вільної поверхні стінки. На внутрішній поверхні слизової оболонки нижньої стінки добре виражені невисокі численні складки. Для них характерна різноманітна форма та шипоподібна поверхня. Власна пластинка слизової оболонки добре виражена. В ній розташовані групи дрібних лімфатичних вузликів. Це свідчить про те, що в стінці тіла жовчного міхура відбувається імунологічний аналіз вмісту жовчного міхура. М'язова оболонка даної стінки потовщена, порівняно з протилежною стінкою. На протилежній стінці тіла складки слизової менших, розмірів і зустрічаються в значно меншій кількості.

Будова стінок тіла жовчного міхура гусей має деякі відмінності від будови попередньої стінки. В першу чергу, спостерігається наявність великої кількості складок слизової оболонки, на внутрішній поверхні стінки. Характерно, що в деяких випадках, виявляються такі високі складки на обох стінках, що вони майже перекривають просвіт тіла жовчного міхура. Напевне, що наявність потужної м'язової оболонки в ділянці дна забезпечує, при її скороченні переміщення жовчі в напрямку шийки міхура. А наявність великої кількості складок слизової, без сумніву, сприяє більш повній дегідратації жовчі (більшому згущенню).

В ділянці шийки жовчного міхура курей і гусей не спостерігається особливих відмінностей у будові. Як в першому, так і в другому випадку, внутрішня поверхня містить численні невисокі, але широкі складки слизової

оболонки, що пронизані великою кількістю судинних елементів мікроциркуляторного русла через які здійснюється відведення фільтрату жовчі. Результатом цього є ущільнення власної пластинки слизової оболонки, та м'язової оболонки, волокна якої мають циркулярний напрямок.

Будова стінок жовчного міхура хижих птахів має істотні відмінності, порівняно з будовою стінок рослиноїдних та всеїдних птахів. Всі елементи гістологічної будови стінок жовчного міхура хижих птахів виглядають атрофованими. Це проявляється в тому, що стінка міхура на всіх ділянках виглядає значно ущільненою та стоншеною, це стосується як слизової так і м'язової оболонок. Кількість і розміри складок слизової оболонки значно зменшені, порівняно з такими у попередніх птахів. Поряд з вказаними особливостями стінки жовчного міхура хижих птахів, слід зазначити значне зменшення кількості присутніх у зрізах лімфатичних вузликів, які, у даному випадку, локалізуються в слабо вираженій власній пластинці слизової оболонки. У складках слизової оболонки лімфатичні вузлики в наших матеріалах не виявлені.

Таким чином, при дослідженні стінки жовчного міхура птахів з різним типом харчування ми виявили, що найбільш складна будова структурних елементів стінки спостерігається у рослиноїдних птахів (гуси). Особливо про це свідчить будова слизової та м'язової оболонок стінки жовчного міхура. Поверхня слизової оболонки на всіх ділянках стінки міхура містить велику кількість складок слизової, що мають різну висоту, ширину та форму. Між особливо високими суміжними складками слизової виникають анастомози, що формують численні канали, якими циркулює жовч. Такі структури слизової оболонки збільшують площу взаємодії жовчі з покривним епітелієм і підвищують ефективність процесів реабсорбції у жовчному міхурі. М'язова оболонка в стінці жовчного міхура рослиноїдних птахів добре розвинена, а особливо потовщена в ділянці дна та шийки міхура. Вона побудована із щільно розташованих пучків гладком'язових волокон, що утворюють два шари – циркулярний та поздовжній, скорочення яких сприяє більш повній евакуації жовчі з жовчного міхура. Крім того, в стінці жовчного міхура трав'яїдних птахів зустрічається і найбільша кількість лімфатичних вузликів, порівняно з іншими птахами. А найбільш спрощену будову, серед птахів, має стінка жовчного міхура хижих птахів.

Наявність великої кількості лімфатичних вузликів у власній пластинці слизової оболонки, а також у товщі складок слизової оболонки стінки жовчного міхура птахів, без сумніву, свідчить про ускладнення будови стінки жовчного міхура птахів порівняно з рибами і про утворення в стінці жовчного міхура

птахів периферичних елементів імунної системи. При великому збільшенні мікроскопа, можна бачити, що дані вузлики складаються із скупчень дрібних лімфоцитів, що відмежовані від оточуючих тканин, в першу чергу від покривного епітелію, ущільненими волокнистими структурами, що утворюють сполучнотканинну капсулу. Можна зазначити, що лімфатичні вузлики в стінці жовчного міхура птахів є джерелом В-лімфоцитів.

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АНАЛІЗ БУДОВИ ЖОВЧНОГО МІХУРА ДЕЯКИХ ССАВЦІВ

В якості об'єктів дослідження використовувалися жовчні міхури таких представників класу Ссавці, як вівці, свині та лисиці, які значно відрізняються за характером харчування. Так вівці живляться тільки рослинною їжею. В харчовому раціоні свиней зустрічається їжа як рослинного так і тваринного походження, тому їх відносять до всеїдних тварин. Лисиця є типовим представником хижаків. В зв'язку з цим структурно-функціональна організація травної системи, в тому числі і жовчного міхура повинна мати видові відмінності.



Рис. 32. Жовчний міхур лисиці.

Жовчний міхур ссавців – це порожнистий тонкостінний орган овальної, грушоподібної або колбоподібної форми у якому розрізняють дно, тіло та

шийку. Жовчний міхур є резервуаром для накопичення та концентрації жовчі. Стінка жовчного міхура складається з слизової (внутрішньої), м'язової (середньої) та адвентиційної (зовнішньої) оболонок.



Рис. 33. Жовчний міхур вівці.



Рис. 34. Жовчний міхур свині.

В результаті проведених досліджень було встановлено, що у лисиці форма жовчного міхура ближча до колбоподібної, його довжина складає $34,6 \pm 0,01$ мм, ширина – $18,0 \pm 0,01$ мм, міхурова протока розташована по центру рівномірно звуженої шийки міхура, її довжина - $19,4 \pm 0,01$ мм (рис. 32). У вівці жовчний міхур має правильну грушоподібну форму, його довжина складає $66,0 \pm 0,02$ мм, ширина – $33,8 \pm 0,01$ мм, міхурова протока відходить від рівномірно звуженої центральної частини шийки, її довжина - $22,6 \pm 0,02$ мм (рис.33). У свині - жовчний міхур овально-грушоподібної форми, його довжина складає $87,0 \pm 0,01$ мм, ширина – $44,6 \pm 0,02$ мм, міхурова протока відходить в центрі рівномірно звуженої шийкової ділянки, її довжина - $37,0 \pm 0,01$ мм (рис.34).

Серед хижаків, тобто м'ясоїдних тварин для дослідження будови жовчного міхура обрали **лисицю звичайну (або лисиця руда – *Vulpes vulpes*)**. Вцілому, стінка жовчного міхура лисиці побудована за загальним планом, притаманним всім досліджуваним тваринам. В ній можна чітко виділити три основних оболонки: слизову, м'язову та сполучнотканинну. Однак, як свідчать наші дослідження, ступінь вираженості структур та взаємовідносини між зазначеними оболонками мають індивідуальні відмінності. Необхідно зазначити, що певні відмінності в будові спостерігаються як у ділянці дна жовчного міхура так і в ділянках тіла та шийки.

Внутрішня, тобто слизова оболонка дна жовчного міхура лисиці на поперечних зрізах стінки має вигляд вузької, порівняно щільної смужки, ширина якої змінюється незначно. Її внутрішня поверхня, що звернена в порожнину жовчного міхура, утворює різноманітні складки, які місцями щільно прилягають одна до одної. Більшість складок слизової оболонки мають широку основу і невелику висоту. Але серед подібних широких складок іноді зустрічаються високі і тонкі складки слизової. Характерно, що основу, як широких так і високих складок слизової, утворюють щільно розташовані волокнисті структури. Між ними зустрічаються нечисленні вузькі щілиноподібні проміжки. Ці проміжки орієнтовані вдовж складок слизової і спрямовані до власної пластинки слизової оболонки. Власна пластинка побудована з окремих товстих колагенових волокон сполучної тканини. Між пучками таких волокон знаходяться щілиноподібні проміжки різної ширини, які не мають вираженої власної стінки. Такі щілиноподібні проміжки розташовуються паралельно відносно м'язової та слизової оболонок. Слід зазначити, що вказані щілиноподібні канали мають безпосередній зв'язок з

подібними утвореннями, що проходять у складках слизової оболонки. Ширина власної пластинки слизової оболонки може значно змінюватися (рис. 35). Так, у апікальній частині дна жовчного міхура вона значно стоншується, і практично важко розпізнається. В інших ділянках власна пластинка значно розширюється. В розширених ділянках чітко спостерігаються дрібні судини гемомікроциркуляційного русла: артеріоли і венули. Поряд з цими судинами з'являються дрібні судинні елементи, що схожі на початкові відділи лімфатичних капілярів. Характерно, що на поперечних зрізах стінки кровоносні мікросудини, як правило мають циркулярний напрямок. А лімфатичні судини розташовані на межі між власною пластинкою слизової оболонки та м'язовою оболонкою і мають поздовжній напрямок відносно цих оболонок.

М'язова оболонка дна жовчного міхура добре помітна і представлена пучками гладком'язових волокон, які в деяких ділянках розволокнені, але в апікальній частині дна розташовуються компактно. В цій частині спостерігається потовщення м'язової оболонки, порівняно з периферією дна жовчного міхура. Це потовщення в апікальній ділянці створюють циркулярні м'язові пучки. За межами апікальної частини дна жовчного міхура м'язові пучки мають тільки поздовжній напрямок.

Адвентиційна оболонка в ділянці дна міхура складається з пухкої волокнистої сполучної тканини. Серед волокон переважають тонкі колагенові волокна, тому на зрізах дна оболонка виглядає більш світлою. На тлі цієї оболонки добре контурують більш інтенсивно забарвлені перерізи кровоносних судин, як артеріол так і венул. В даній оболонці доволі часто зустрічаються дрібні лімфатичні судини. Вони розташовуються найчастіше поздовжньо, тому їх можна спостерігати на значній відстані в полі зору мікроскопа.

Ідентифікацію лімфатичних судин проводять на основі аналізу деяких морфологічних ознак. А саме: просвіти лімфатичних судинних елементів мають почергові звуження та розширення, їх стінки утворені шаром значно видовжених ендотеліальних клітин. На поздовжніх зрізах часто можна спостерігати клапанний апарат.

Стінка тіла жовчного міхура має свої структурні особливості. Так внутрішня поверхня слизової оболонки стінки тіла має неоднорідний рельєф. При дослідженні гістологічних зрізів скелетованої, тобто диєпітелізованої слизової оболонки добре помітні вузькі, але досить високі складки слизової. Вони розташовані на різній відстані одна від одної. В центральній частині тіла міхура такі складки місцями мають досить значну висоту і займають положення паралельне стінці. При цьому, іноді спостерігається сполучення цих високих складок з більш короткими. В інших ділянках, такі подовжені складки слизової

можуть розщеплюватися і вступати в контакт з аналогічними складками, утворюючи широкопетельні сітки (рис. 36).

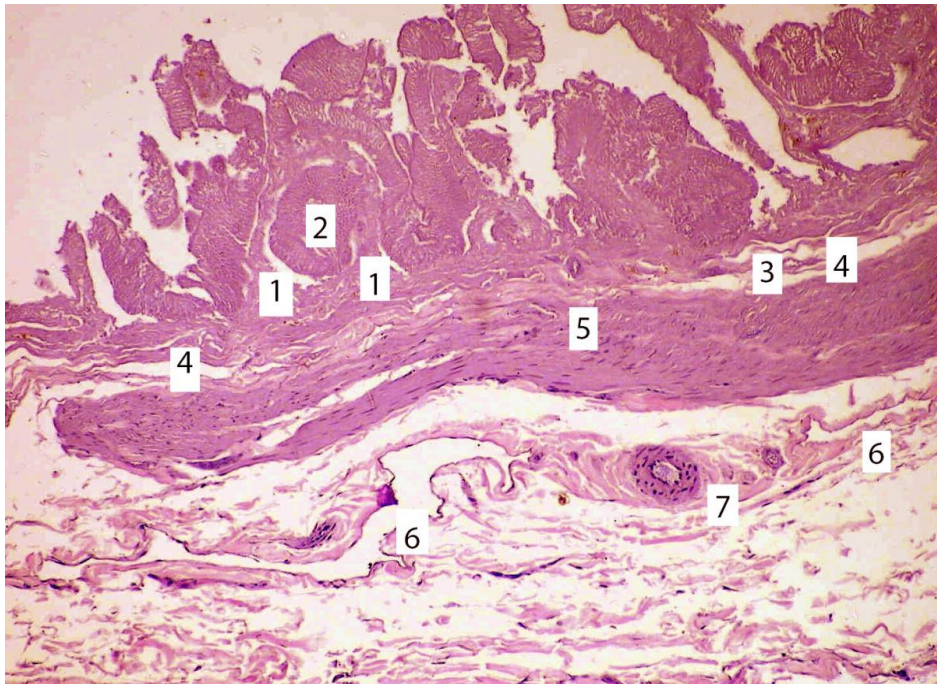


Рис. 35. Стінка дна жовчного міхура лисиці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1- складки слизової оболонки; 2- сполучнотканинна основа складки; 3- власна пластинка слизової оболонки; 4- лімфатичні капіляри; 5- м'язова оболонка; 6- вени адвентиційної оболонки; 7- артеріола.

Характерною особливістю зазначених високих складок слизової є наявність в них дрібних осьових каналців. Останні пронизують складки від верхівки до основи, де і впадають в товщу власної пластинки слизової оболонки. В тих випадках, коли покривний епітелій слизової оболонки зберігається, то такі високі складки, а також їх сполучення між собою, також вкриті епітелієм. Епітеліоцити представлені високими стовпчастими клітинами зі світлою цитоплазмою і зміщеним до базального полюсу округлим ядром. Стовпчатість цих клітин достовірно підтверджується на поперечних зрізах епітеліального шару. Такі зрізи нагадують бджолині соти. Характерно, що базальний полюс епітеліоцитів тісно контактує з каналами, що проходять через вісь високих складок слизової оболонки.

Така структурна організація елементів слизової оболонки жовчного міхура забезпечує високу здатність до всмоктування рідини з жовчі з подальшим виведенням її за межі слизової оболонки і далі. За допомогою такого механізму досягається певна концентрація жовчі з метою забезпечення її основних функцій в процесах травлення в тонкому кишечнику. Таким чином

можна зробити висновок про залежність дегідратації жовчі від висоти та кількості складок слизової оболонки.

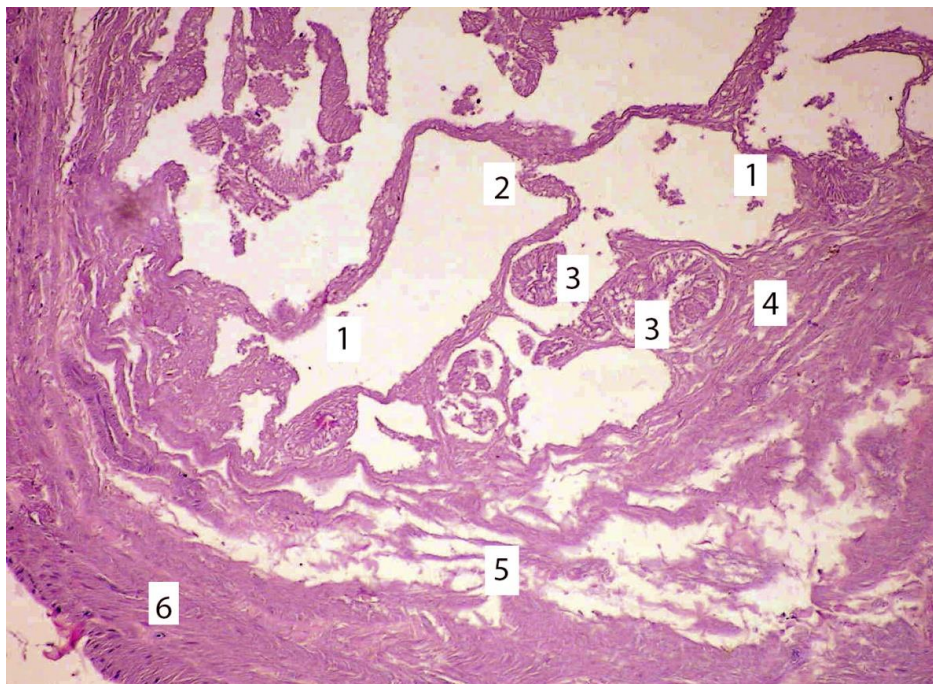


Рис. 36. Стінка тіла жовчного міхура лисиці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1- складки слизової оболонки; 2- анастомоз між складками слизової оболонки; 3- залишки десквамованого епітелію; 4- власна пластинка слизової оболонки; 5- лімфатичні судини; 6- м'язова оболонка.

Власна пластинка слизової оболонки на всій поверхні стінки тіла жовчного міхура побудована з колагенових волокон середнього калібру. Між волокнами знаходяться щілиноподібні проміжки, що утворенні внаслідок розволокнення даної пластинки. В різних ділянках стінки тіла жовчного міхура товщина власної пластинки змінюється. В деяких місцях можна бачити різке звуження щілиноподібних проміжків і тоді товщина власної пластинки значно зменшена. В інших ділянках проміжки між волокнами значно розширені. В цих ділянках можна спостерігати дрібні судини гемомікроциркуляторного русла. Крім цих судинних елементів спостерігаються початкові структури лімфатичного русла у вигляді сліпо замкнених тонкостінних судинних елементів з характерним нерівномірним діаметром просвітів вздовж судин. Також, у товщі власної пластинки слизової зустрічаються поодинокі залозисті структури. Залози, найчастіше розташовуються на межі між слизовою та м'язовою оболонками і більша їх кількість зустрічається ближче до шийкової частини жовчного міхура (рис. 37).

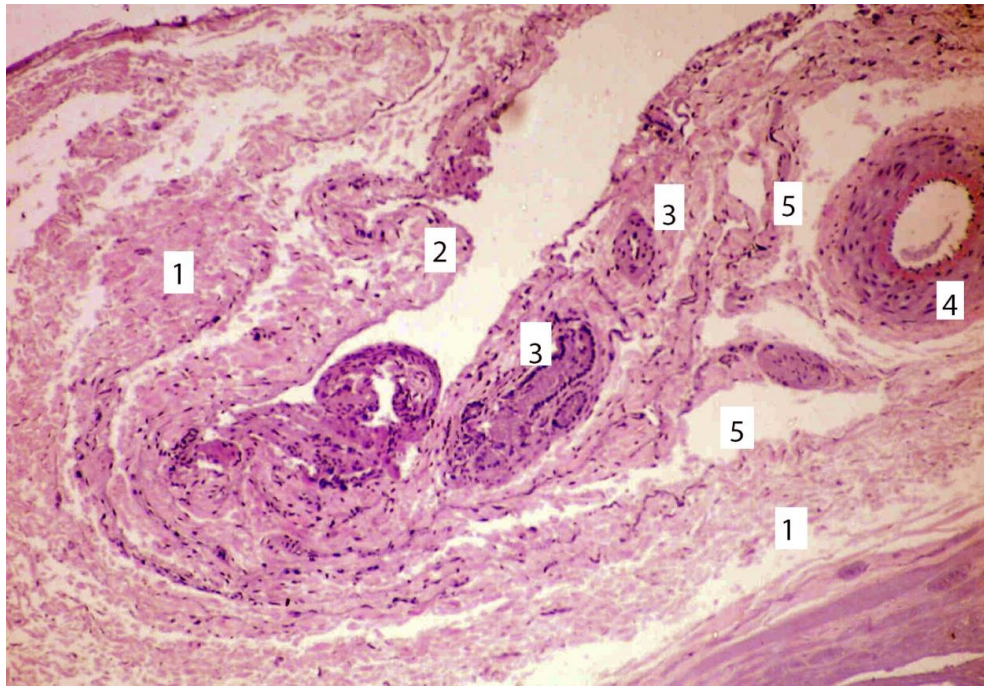


Рис. 37. Залози в стінці шийки жовчного міхура лисиці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: х 200: 1- м'язова оболонка; 2- власна пластинка слизової оболонки; 3- залози; 4- артерія; 5- вени.

М'язова оболонка тіла жовчного міхура побудована з поздовжньо спрямованих пучків гладком'язових волокон. Характерно, що загалом ці пучки розташовані досить компактно, тому дана оболонка виглядає стоншеною. Поряд з цим є ділянки з її потовщенням внаслідок досить значного розволокнення. Подібне розволокнення спостерігається, тому що в цій ділянці м'язову оболонку пронизують лімфатичні та кровоносні судини. На гістологічних препаратах ці судинні елементи можуть мати, як поздовжні так і поперечні перерізи. Можна передбачити, що скорочення м'язової оболонки, окрім своєї основної функції забезпечує також, переміщення лімфи у необхідному напрямку.

Адвентиційна оболонка є найбільш широкою протягом усієї стінки тіла жовчного міхура. Вона виглядає пухкою, але не набряклою. В товщі цієї оболонки розташовані, більш менш рівномірно, кровоносні судини, що мають як поздовжній так і поперечний напрямок відносно стінки жовчного міхура. Лімфатичні судини розташовуються ближче до периферії адвентиції і мають, як правило, поздовжній напрямок і тому спостерігаються на великих відстанях.

Чіткої межі між тілом і шийкою жовчного міхура на мікроскопічному рівні не спостерігається. При переході однієї частини в іншу відбувається поступове зменшення висоти складок слизової оболонки, разом з цим повністю зникають зв'язки між окремими складками слизової. В дистальних відділах

шийки жовчного міхура внутрішня поверхня слизової оболонки стає майже рівною, або трохи горбкуватою. Це свідчить про те, що складчастість слизової оболонки в цій ділянці шийки зникає. Паралельно з цим, власна пластинка слизової оболонки поступово стоншується, але в ній можна спостерігати поодинокі дрібні залози (рис. 38).

Можна відмітити характерні зміни м'язової оболонки. Майже на всій ділянці стінки шийки міхура вона складається з поздовжньо розташованих пучків гладком'язових волокон, які є продовженням таких пучків м'язової оболонки тіла жовчного міхура. Однак, при наближенні шийки міхура до шийкового каналу у м'язовій оболонці поступово збільшується кількість циркулярних м'язових пучків. Найчастіше вони розташовуються на зовнішній поверхні м'язової оболонки і дуже рідко між поздовжніми гладком'язовими пучками.

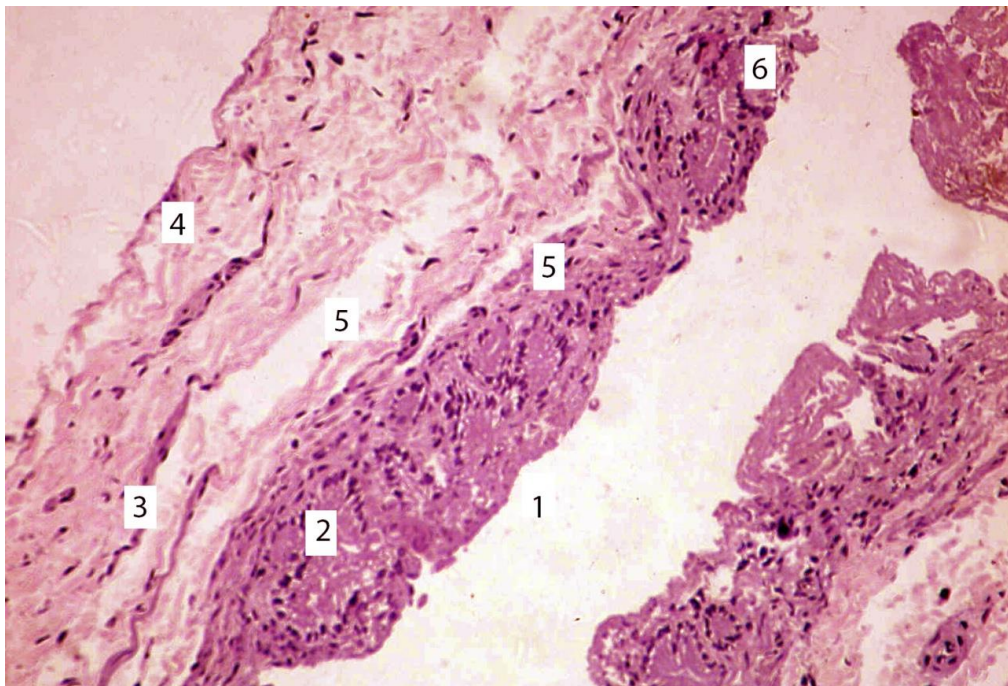


Рис. 38. Стінка шийки жовчного міхура лисиці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- згладжена поверхня слизової оболонки; 2- власна пластинка слизової оболонки; 3- м'язова оболонка; 4- адвентиційна оболонка; 5- лімфатичні судини; 6- залози.

Адвентиційна оболонка стінки шийки мало чим відрізняється від такої ж оболонки в стінці тіла жовчного міхура. В ній розташовуються дрібні кровоносні судини, але лімфатичні судини зустрічаються дуже рідко. Характерним для даної оболонки шийки є наявність осередків жирової тканини, що розташовуються переважно в периферичних ділянках оболонки. Зазначені структурні особливості стінки шийки жовчного міхура, що відрізняють її від

інших відділів жовчного міхура, свідчать про значне зниження концентраційної здатності даної ділянки.

Виконуючи морфометрію елементів стінки жовчного міхура лисиці, отримали показники, представлені на рисунку 39.

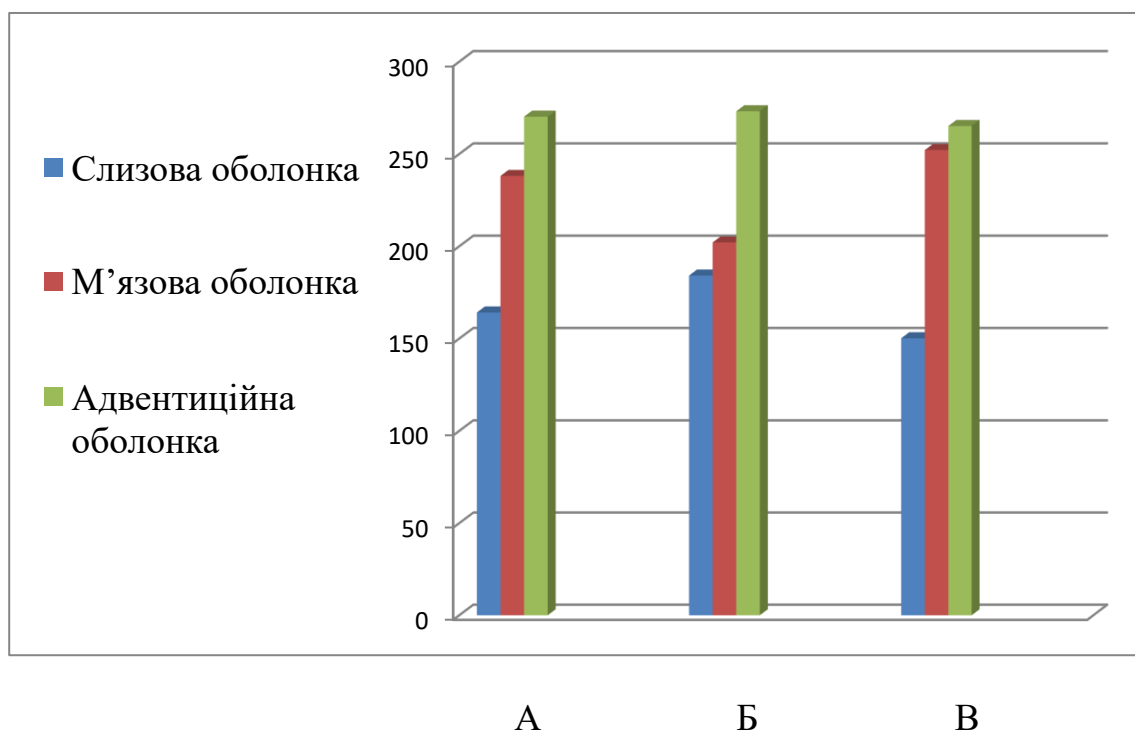


Рис. 39. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура хижих ссавців (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

При дослідженні будови дна жовчного міхура **овець (Ovis aries)** встановили, що в його стінці добре розрізняються три оболонки: слизова, м'язова та сполучнотканинна. Внутрішня, або слизова оболонка містить значну кількість випинань (тобто складок слизової) спрямованих у порожнину жовчного міхура. Всі вони представлені вузькими підвищеннями, які практично постійно контактують одне з одним. На бічних поверхнях суміжних складок утворюються численні анастомози. В результаті утворення таких сполучень між сусідніми складками формуються багаточисельні проміжки різного діаметра, які видно на гістологічних зрізах. Якщо реконструювати такі проміжки, то можна отримати різної довжини канали або тунелі, що вистелені покривним епітелієм. Цими каналами циркулює жовч, омиваючи вільну поверхню слизової оболонки. Досить часто, такі тунелі розташовані в 2-3 яруси. Поряд зі складками такої будови необхідно відмітити наявність поодиноких складок, що мають вид невисоких вузьких стовпчиків і не утворюють анастомозів з

суміжними складками. Характерним для структури випинань слизової оболонки цієї частини жовчного міхура є невелика кількість сформованих судинних елементів. Крім того, на поздовжніх зрізах можна бачити, що в основі складок слизової, волокнисті структури розташовуються у вигляді сітки.

Власна пластинка слизової оболонки дна жовчного міхура не на всіх ділянках виражена однаково. В деяких місцях вона має вигляд вузької компактної смужки, а в інших ділянках власна пластинка має значні розширення. Основу власної пластинки складає щільна волокниста сполучна тканина, що тісно прилягає до внутрішнього шару м'язової оболонки стінки. В розширеній частині власної пластинки розташовані різноманітні структурні елементи. Серед них вирізняються залозисті комплекси та судинні структури мікроциркуляторного русла (рис. 40).

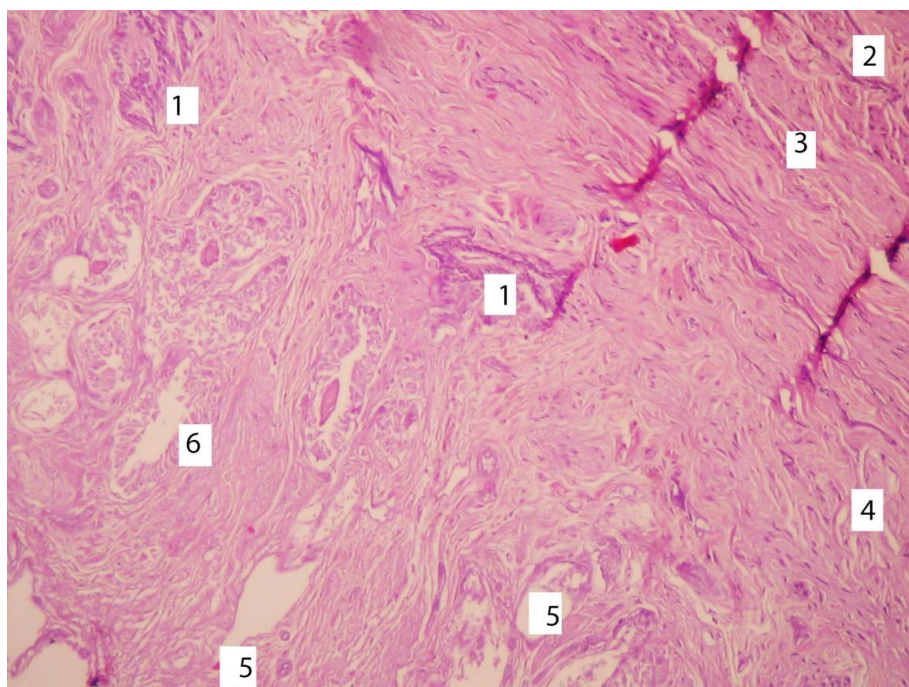


Рис. 40. Стінка дна жовчного міхура вівці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин.

Зб.: x 200: 1 - залози; 2 - адвентиційна оболонка; 3 - циркулярні м'язові пучки; 4 - поздовжні і косі пучки м'язових волокон; 5 - власна пластинка слизової оболонки; 6 - кровоносна судина.

Серед останніх переважають дрібні кровоносні судини у вигляді артеріол і венул. В їх розташуванні не спостерігається будь-якої системної впорядкованості. Крім того, у власній пластинці спостерігаються типові лімфатичні капіляри і дрібні лімфосудини. В стінках останніх, часто можна бачити сформовані клапани. Залози, у власній пластинці дна жовчного міхура, розташовані поодинокі, або утворюють комплекси. Характерно, що залози або залозисті комплекси часто розташовані у безпосередній близькості до слизової

оболонки. Спостерігається, також оточення капсули залози окремими невеликими пучками гладком'язових волокон. Можна передбачити, що скорочення цих м'язових пучків викликає зменшення об'єму залози і її випорожнення. При цьому секрети, що виділяють залози, виливаються в порожнину жовчного міхура, тобто в жовч, виконуючи в ній певну функцію.

Зовні від власної пластинки розташована доволі потужна м'язова оболонка. Характерно, що ця оболонка має неоднорідну структуру. В ній можна спостерігати, як мінімум, два шари. Зовнішній шар представлений щільно упакованими пучками гладком'язових волокон, що мають циркулярний напрямок. Внутрішній шар м'язової оболонки містить окремі групи м'язових волокон, що мають перпендикулярний або косий напрямок відносно зовнішнього шару.

Зовнішня, або адвентиційна оболонка цієї частини стінки жовчного міхура має вигляд досить вузької смужки, що з одного боку, щільно прилягає до м'язової оболонки, а з протилежного переходить у серозну оболонку. Вона побудована з грубоволокнистої сполучної тканини. В цій оболонці розташовані численні кровоносні судини. Серед них можна розрізнити артеріоли і венули різного калібру. Напрямок ці судинні елементи теж мають різний: як поздовжній, так і поперечний. Дрібні лімфатичні судини цієї оболонки, найчастіше розташовані у єдиному комплексі з гемосудинами.

Стінка тіла жовчного міхура вівці, за своєю будовою, на перший погляд, мало відрізняється від стінки дна. Але при ретельному дослідженні можна виявити деякі особливості, характер яких змінюється від дна до шийки жовчного міхура. Так, у слизовій оболонці відбувається поступове зменшення висоти складок слизової в ділянці тіла. Крім цього спостерігається поступове зменшення числа анастомозів між суміжними складками, і відповідно, зменшується кількість каналів і тунелів, якими циркулює жовч. Такі канали практично зникають при переході тіла жовчного міхура в шийку. Структура основи складок слизової в гістологічних зрізах залишається такою ж сітчастою. Власна пластинка слизової оболонки в різних ділянках стінки тіла жовчного міхура має різну товщину. В ділянках де вона розширюється, містяться численні залози. Вони розташовані поодиноці, у вигляді ланцюжка, ближче до поверхні слизової оболонки. В ділянках зрізу можна спостерігати залози, що розташовані безпосередньо під слизовою оболонкою. Крім цього у власній пластинці слизової оболонки зустрічаються досить крупні лімфатичні вузлики, що розташовані в безпосередній близькості до просвіту жовчного міхура. Власна пластинка слизової оболонки виглядає пухкою. Такий вигляд вона має тому, що

містить велику кількість дрібних кровоносних та лімфатичних судин мікроциркуляторного русла (рис. 41).

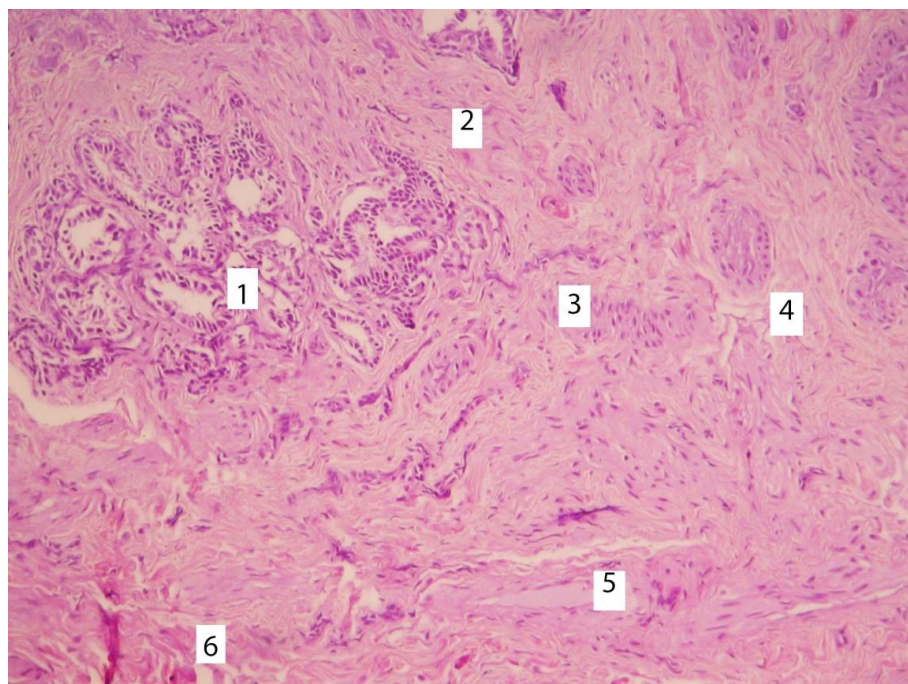


Рис. 41. Стінка тіла жовчного міхура вівці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- залози; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3- протоки залоз; 4- тонкостінні дрібні судинні елементи; 5- артерія; 6- циркулярний шар м'язової оболонки.

М'язова оболонка добре виражена. В ній можна чітко розрізнити два шари. Основу м'язової оболонки складають компактно розташовані циркулярні гладком'язові пучки. В деяких ділянках ці пучки розшаровуються. В утворених проміжках знаходяться зрізи поздовжніх м'язових структур. Характерно, що в ділянках розшарування м'язових пучків постійно можна спостерігати елементи гемомікроциркуляторного русла, що оточені сполучнотканинними волокнами. Адвентиційна оболонка виражена досить добре. На забарвлених гістологічних зрізах, вона виглядає більш світлою, порівняно з м'язовою оболонкою. Ця оболонка складається з пухкої сполучної тканини, серед волокон якої розташована велика кількість дрібних кровоносних і лімфатичних судин та дрібні нервові стовбурці.

При переході тіла жовчного міхура в шийку добре помітні зміни в структурі стінки. Рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки набуває більш рівного вигляду. Складки слизової оболонки поступово зменшуються у розмірах (як у висоту так і в ширину), а також зменшується їх кількість. У

дистальних відділах шийки складки слизової оболонки майже зовсім зникають, і її рельєф стає гладеньким. Тільки іноді зустрічаються невисокі поодинокі складки. Все це свідчить про поступове, а в подальшому, і повне зникнення складок слизової оболонки в даній частині жовчного міхура (рис. 42).

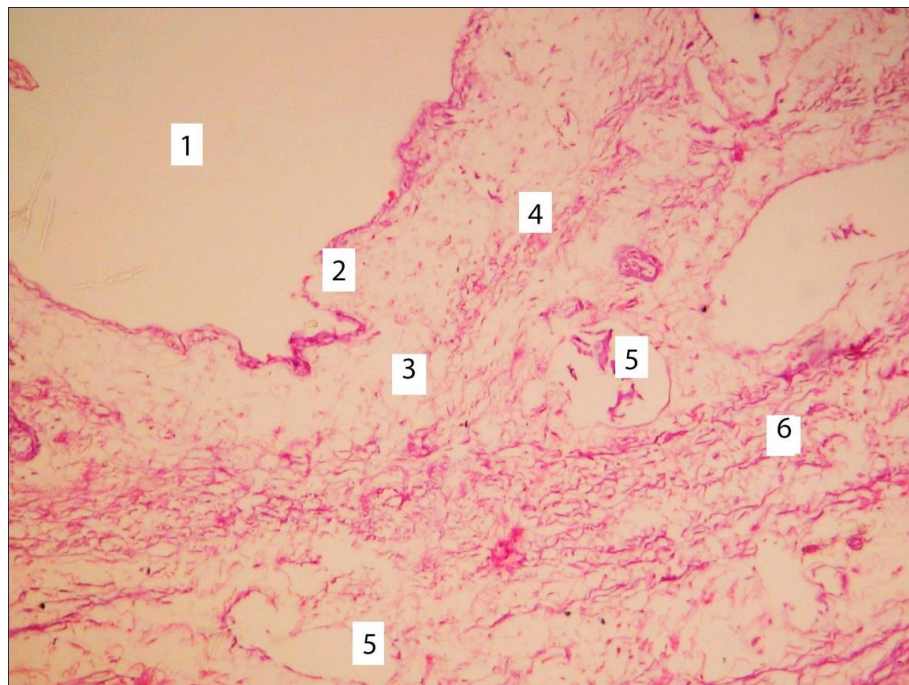


Рис. 42. Стінка шийки жовчного міхура вівці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: х 200: 1 - просвіт жовчного міхура; 2 - рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки; 3 - прошарок жирової клітковини; 4 - власна пластинка слизової оболонки; 5 - вени власної пластинки слизової оболонки; 6 - пухка волокниста сполучна тканина.

Власна пластинка слизової оболонки виглядає досить широкою. Вона побудована з пухкої волокнистої сполучної тканини. Серед волокон якої, іноді зустрічаються невеликі скупчення жирової тканини. Характерною є наявність великої кількості лімфатичних вузликів, розташованих переважно в центральній ділянці власної пластинки, і практично не зустрічаються безпосередньо під слизовою оболонкою. Власна пластинка слизової оболонки має незначне кровопостачання, в ній розташовано мало структур мікроциркуляторного русла.

М'язова оболонка досить добре виражена і складається з циркулярно розташованих пучків гладком'язових волокон. Адвентиційна оболонка цієї частини стінки побудована з щільної волокнистої сполучної тканини і містить багато товстих еластичних волокон, а також дрібні кровоносні і лімфатичні судини (рис. 43).

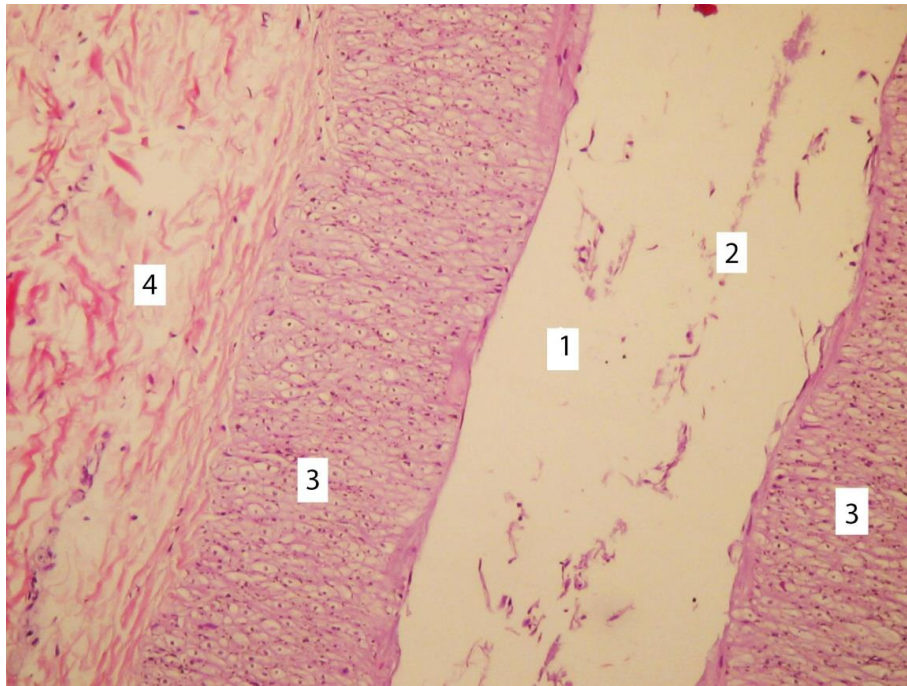


Рис. 43. Стінка шийки жовчного міхура вівці. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- просвіт жовчного міхура; 2- фрагменти десквамованого покривного епітелію; 3- м'язова оболонка (сфінктер); 4- адвентиційна оболонка.

При звуженні шийки і переході її в шийковий канал, м'язова оболонка різко потовщується. Вона виглядає щільною і складається з компактно розташованих гладком'язових волокон, які утворюють структуру подібну досфінктера. Характерно, що слизова оболонка в даній ділянці шийки стоншується і має практично гладеньку поверхню з боку порожнини шийкового каналу.

Морфометричні дослідження стінки жовчного міхура рослиноїдних ссавців показали, що найбільш вираженою оболонкою стінки у всіх ділянках є м'язова оболонка. Найбільшу товщину вона має в ділянці шийки міхура - $380,31 \pm 0,2$ мкм, а найменшу в ділянці тіла - $344,25 \pm 0,2$ мкм. Слизова оболонка найбільше виражена в ділянці дна - $188,14 \pm 0,2$ мкм і найменше в шийці міхура - $156,26 \pm 0,2$ мкм (рис. 44).

Будова стінки жовчного міхура **свині (*Sus domestica*)** має свої особливості. В ділянці дна жовчного міхура внутрішня поверхня слизової оболонки створює характерний рельєф. В центральній частині дна спостерігаються складки слизової, що мають різноманітну ширину та висоту. Серед них зустрічаються вузькі і відносно високі складки, але основну масу складають широкі і низькі, які на зрізах нагадують дзвін, основа якого звернена до власної пластинки слизової оболонки. Слід звернути увагу на верхівки цих дзвоноподібних складок слизової. У більшості низьких складок вона

заокруглена, а із збільшенням висоти складок верхівка поступово подовжується і формує заокруглений вузький пік. В ділянці такого піку, під епітеліальним покривом можна спостерігати тонкостінні дрібні судинні структури.

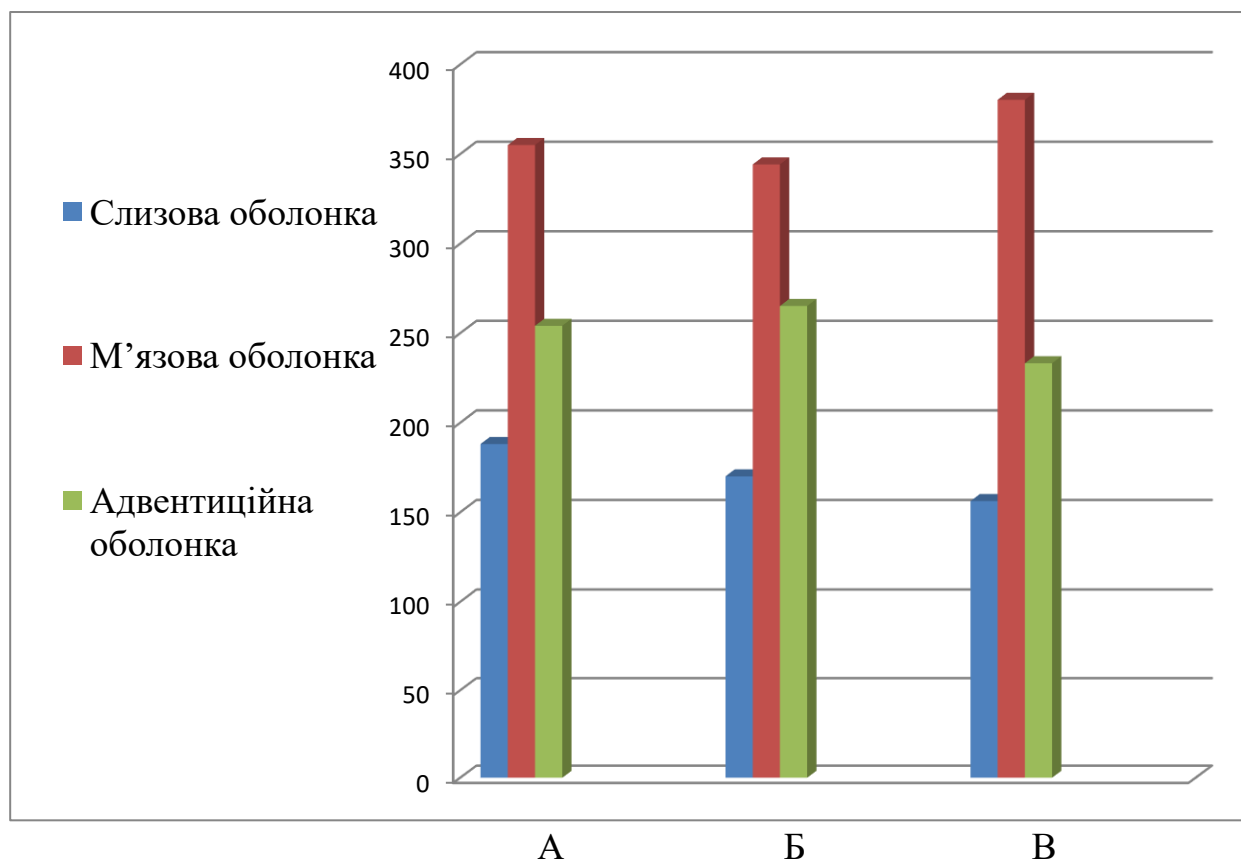


Рис. 44. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура рослиноїдних ссавців (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Поперечні перерізи таких судин свідчать про те, що ці тонкостінні судинні елементи розташовані по всій довжині складок слизової оболонки. Завдяки наявності таких судинних елементів у товщі складок слизової відбувається відтік ультрафільтрату жовчі (рис. 45). На зрізах доволі чітко видно деталі компонентів, якими здійснюється цей процес. На рисунку спостерігається тісний зв'язок судинних елементів верхівки складок з розташованими у власній пластинці слизової оболонки судинами мікроциркуляторного русла.

Дослідження на великому збільшенні мікроскопа дозволяє відстежити характер змін стінки цього судинного русла. Якщо в ділянці верхівки складки його стінка виглядає стоншеною і висланою всередині ендотелієм, то при переході до основи складки стінка поступово потовщується і набуває характерної для вени будови. Важливо зазначити, що вздовж даної судини

змінюються і розміри ендотеліоцитів. Якщо на початку шляху до вени ядра ендотеліальних клітин визначаються на великій відстані, тобто між ними можна бачити великі проміжки, то при наближенні до вени ці проміжки поступово скорочуються.

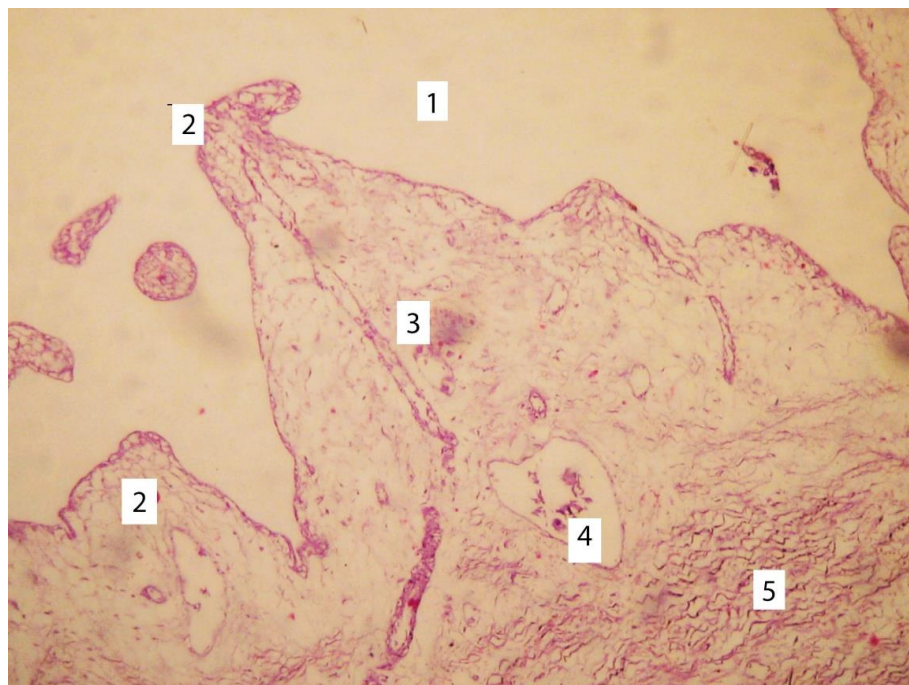


Рис. 45. Стінка дна жовчного міхура свині. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- просвіт жовчного міхура; 2- складки слизової оболонки; 3- осьова судина (венула) від верхівки складки до судин власної пластинки; 4- вена; 5- власна пластинка слизової оболонки.

Власна пластинка слизової оболонки дна жовчного міхура свині доволі широка і відносно щільна, вона складається із звивистих волокон сполучної тканини. У власній пластинці розташовані численні дрібні лімфатичні вузлики. Форма цих вузликів найчастіше неправильно овальна, іноді зустрічаються кулястої форми вузлики. Характерно, що лімфоїдна тканина, у вигляді згаданих вузликів, розташована безпосередньо під слизовою оболонкою. В товщі власної пластинки розкидані поодинокі судини гемомікроциркуляторного русла.

Місцями можна спостерігати дрібні лімфатичні судини, що мають характерну тонку стінку і нерівномірні просвіти. Периферичний шар власної пластинки, що контактує безпосередньо з м'язовою оболонкою, представлений грубоволокнистою сполучною тканиною, яка побудована з товстих звивистих колагенових волокон або їх груп. Таким чином, якщо внутрішній шар власної пластинки слизової оболонки, за рахунок тоненьких звивистих сполучнотканинних волокон, в цілому, на зрізах має вигляд дрібнокоміркової

сітки, то в зовнішньому шарі між волокнами або їх пучками утворюються щілиноподібні проміжки (рис. 46).

М'язова оболонка дна жовчного міхура виглядає досить компактною і складається з щільно розташованих гладком'язових волокон, що мають переважно циркулярний напрямок. Необхідно зазначити, що місцями ця оболонка виглядає звивистою. В деяких ділянках вона потовщується, а в інших звужується. Іноді спостерігається незначне розволокнення даної оболонки. Зовнішня оболонка цієї частини жовчного міхура складається з пухкої сполучної тканини, що містить тонкі звивисті волокна, які часто мають циркулярний напрямок. Привертає увагу значне зниження кількості кровоносних і лімфатичних судин в цій оболонці, порівняно з власною пластинкою слизової оболонки.

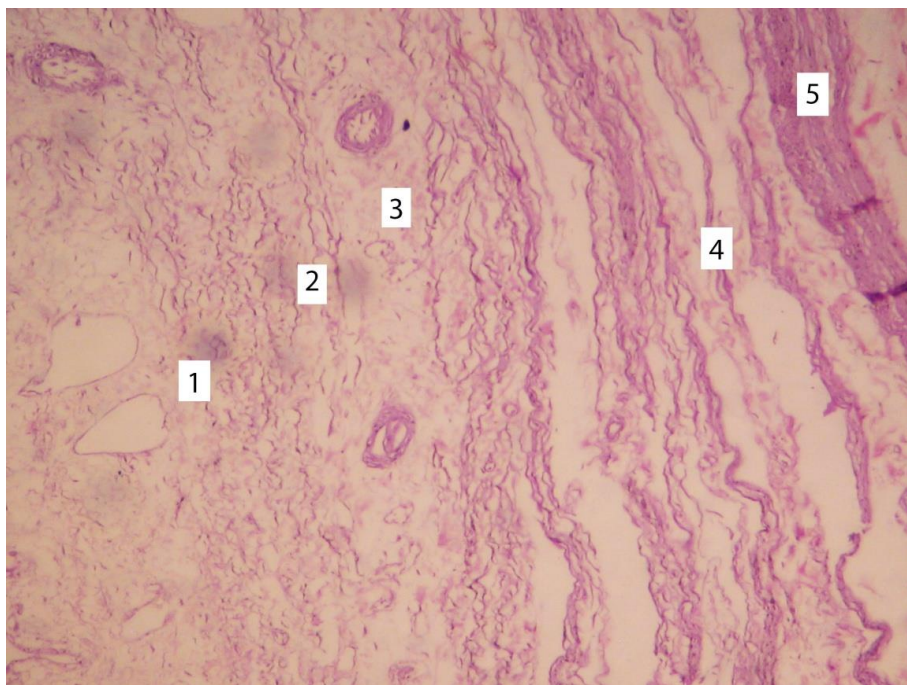


Рис. 46. Стінка дна жовчного міхура свині. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: х 400: 1- вени слизової оболонки; 2 - власна пластинка слизової оболонки; 3- артерії; 4 - розшарування сполучної тканини власної пластинки; 5 - м'язова оболонка.

При переході стінки з дна жовчного міхура на тіло, можна спостерігати деякі зміни рельєфу внутрішньої поверхні слизової оболонки. В ділянці тіла жовчного міхура, серед складок слизової переважають дзвоноподібні, що мають різну висоту і розміри. Поряд з цим зустрічаються також неширокі, але подовжені складки, в яких досить часто зберігаються судинні елементи, що пронизують складки від верхівки до основи. Це свідчить про те, що процеси концентрації жовчі продовжуються у слизовій оболонці тіла жовчного міхура

свині, за рахунок відведення рідини численними судинними структурами (рис.47).

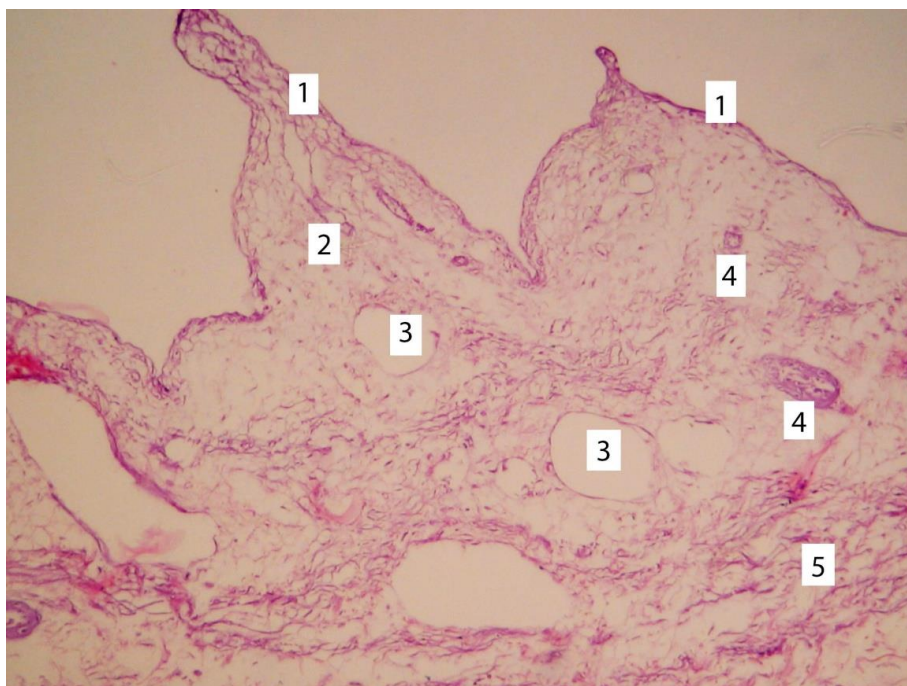


Рис. 47. Стінка тіла жовчного міхура свині. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- складки слизової оболонки; 2- основа складок слизової оболонки; 3- вени; 4- артерії слизової оболонки; 5- пухка волокниста сполучна тканина власної пластинки.

Особливої уваги заслуговують, знайдені в товщі дзвоноподібних складок слизової оболонки, лімфоїдні утворення. Вони мають кулясту форму, досить великі розміри і розташовуються безпосередньо під покривним епітелієм. Незважаючи на те, що таке лімфоїдне утворення займає майже всю площу складки слизової оболонки, верхівки складок зберігаються практично не зміненими. У верхівках зберігаються добре помітні на поперечних зрізах різнокаліберні судинні структури мікроциркуляторного русла.

При дослідженні серійних зрізів вдалося віднайти багато деталей будови лімфатичних вузликів. Доволі чітко спостерігаються ворота вузлика. В ділянці воріт знаходяться кровоносні та лімфатичні судини. Крім цього, на периферії такого лімфатичного утворення, добре виражена лімфатична судина, яка оточує вузлик. На зрізі, дещо ексцентрично, розташовані зрілі малі лімфоцити, а в середині лімфобласти. Всі вказані структурні елементи лімфатичного утворення дають змогу однозначно трактувати їх як інтрамуральні лімфатичні вузлики. Поряд з такими інтрамуральними лімфатичними вузликами, у власній пластині слизової оболонки розосереджені дрібні овальні або округлі лімфатичні вузлики, клітинні елементи яких піддаються лізису одразу після смерті (рис. 48).

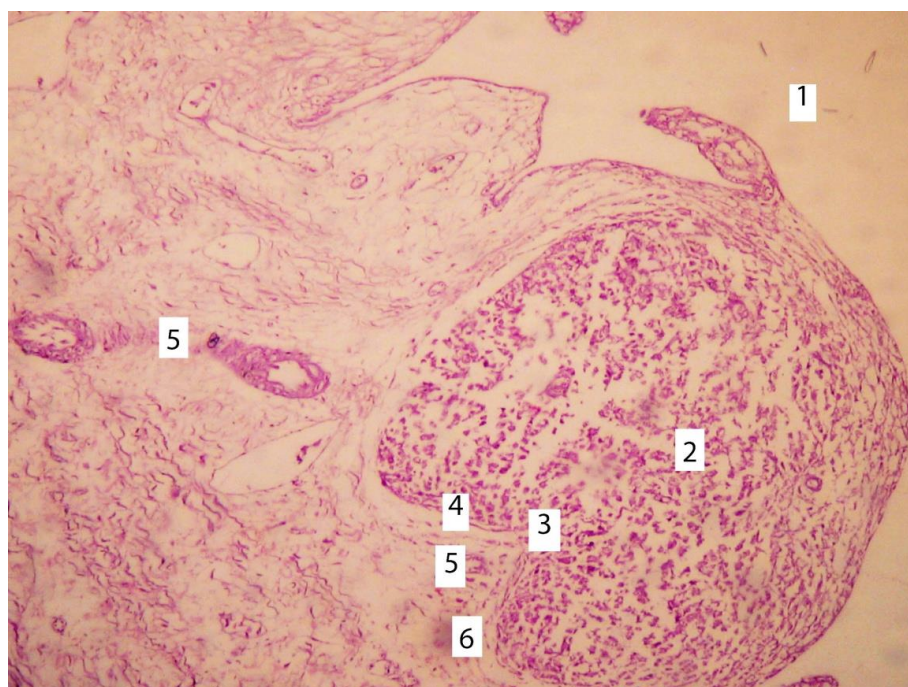


Рис. 48. Стінка тіла жовчного міхура свині. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- просвіт жовчного міхура; 2- лімфатичний вузлик; 3- ворота лімфатичного вузлика; 4-лімфатичні судини; 5-кровоносні судини; 6- капсула лімфатичного вузлика.

Зберігається лише її оболонка в порожнині якої іноді спостерігається деяка кількість клітинних елементів, що знаходяться на різних стадіях некрозу і ступенях лізису. Важливо відмітити, що подібні лімфатичні вузлики займають центральні ділянки власної пластинки слизової оболонки. Паралельно з лімфатичними вузликами, у власній пластинці слизової оболонки, зустрічаються численні судини мікроциркуляторного русла. Серед них спостерігаються дрібні венули і артеріоли, а за кількістю переважають перші. Поряд з кровоносними судинами розташовані капіляри і дрібні лімфосудини. Останні, найчастіше розташовані безпосередньо біля лімфатичних вузликів.

М'язова оболонка тіла жовчного міхура добре виражена і виглядає більш широкою, порівняно з такою ж оболонкою в ділянці дна. Вона складається з пучків гладком'язових волокон, що мають циркулярний напрямок. В деяких ділянках цієї оболонки спостерігається звивистість волокон. Зовнішній шар м'язової оболонки складається із щільно розташованих м'язових волокон. На поверхні цього компактного шару іноді з'являються поперечні перетяжки, які, очевидно, перешкоджають розволокненню м'язових пучків. Такі перетяжки утворилися як наслідок локального потовщення перимізію. Перетяжки, зазвичай, розташовуються рівномірно, вздовж м'язового пучка. Внутрішній шар

м'язової оболонки містить значні ділянки розволокнень. В таких ділянках спостерігається розщеплення цієї оболонки на м'язові пучки або окремі гладком'язові волокна. В такій структурі м'язової оболонки перимізіальні перетяжки зникають.

Зовнішня сполучнотканинна оболонка (адвентиція) містить осередкові, яскраво виражені, розволокнення. Її ширина в стінці тіла жовчного міхура змінюється. Поряд з потовщеннями, в яких досить часто спостерігаються відносно крупні судини мікроциркуляторного русла, розташовуються більш тонкі ділянки, в яких згадані судинні структури, як правило, відсутні. Найчастіше судинні елементи даної оболонки розташовані компактно, у вигляді пучків, що містять дрібні кровоносні та лімфатичні судини.

При переході тіла жовчного міхура в шийку спостерігаються зміни в будові структурних елементів стінки. Рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки поступово стає більш гладеньким через вкорочення складок слизової.

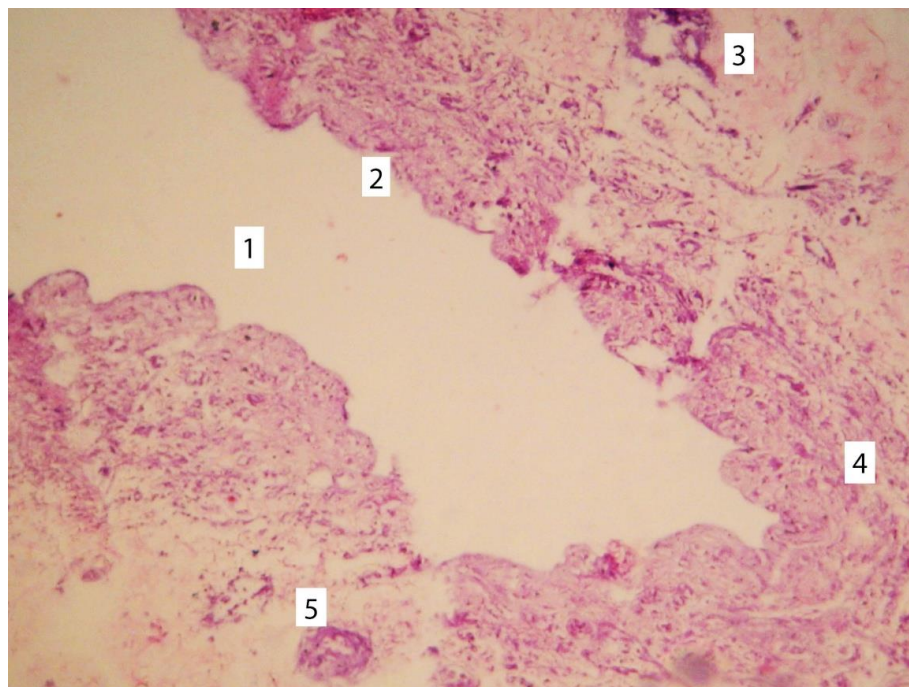


Рис. 49. Стінка шийки жовчного міхура свині. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 400: 1- просвіт жовчного міхура; 2- рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки; 3- залози; 4- власна пластинка слизової оболонки; 5- артеріола.

Вони стають широкими і низькими. Власна пластинка слизової оболонки поступово стає тоншою і більш компактною. В ній спостерігаються численні дрібні судинні елементи, як гемомікроциркуляторного русла, так і лімфосудини. Поряд із стоншенням власної пластинки слизової оболонки відмічається

потовщення м'язової оболонки. Крім поступового потовщення, м'язова оболонка набуває компактного вигляду. У її складі можна побачити як циркулярні, так і косі пучки м'язових волокон. Сполучнотканинна оболонка або адвентиція побудована із щільної волокнистої сполучної тканини і виглядає широкою і компактною. Місцями в цій оболонці розосереджені дрібні кровоносні та лімфатичні судини. Особливістю даної оболонки слід вважати присутність дрібних залозистих елементів (рис. 49).

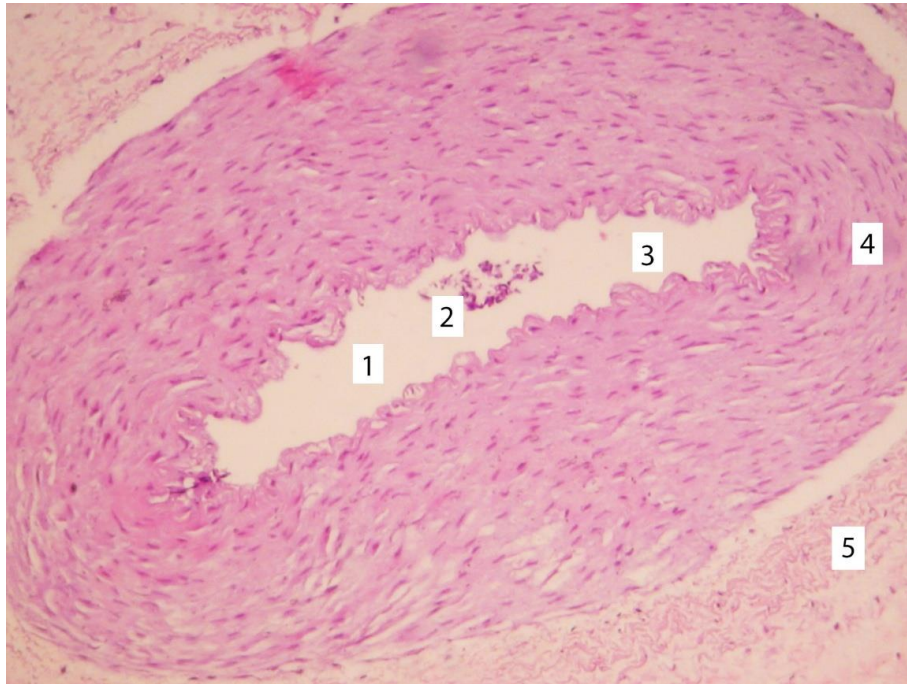


Рис. 50. Дистальна ділянка шийки жовчного міхура свині. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 400: 1- просвіт жовчного міхура; 2- залишки покривного епітелію; 3- рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки; 4- м'язова оболонка; 5- адвентиційна оболонка.

В дистальних ділянках шийка жовчного міхура переходить в шийковий канал. Його стінка різко відрізняється від стінки попередніх відділів. Основна відмінність полягає в тому, що рельєф слизової оболонки майже повністю згладжений. Лише в окремих місцях залишаються невисокі складки слизової. Власна пластинка слизової оболонки в даній ділянці дуже тонша. Основу стінки шийкового каналу складає добре виражена м'язова оболонка. Вона складається з кількох шарів щільно розташованих пучків гладком'язових волокон. Внутрішній шар м'язової оболонки утворений циркулярними волокнами, а в периферичній зоні містяться гладком'язові волокна, що мають

косий напрямок. При цьому, циркулярні волокна розташовані дуже компактно і утворюють добре розвинений сфінктер (рис. 50).

. Адвентиційна оболонка доволі широка, побудована із пухкої волокнистої сполучної тканини. На гістологічних зрізах, в цій оболонці можна бачити локально розташовані судинні пучки, у складі яких визначаються різного калібру гемосудини і рідко лімфатичні судини. Такі судинні пучки розташовані безпосередньо біля м'язової оболонки. Таким чином, формування навколо м'язової оболонки густої сітки, в першу чергу, різнокаліберних артеріальних та венозних гемосудин, зумовлене необхідністю забезпечення достатньої трофіки такого потовщення м'язової оболонки, тобто сфінктера.

Результати проведених морфометричних досліджень стінки жовчного міхура ссавців зі змішаним типом харчування показали, що найбільшу товщину у всіх ділянках має адвентиційна оболонка - від $478,51 \pm 0,2$ мкм в ділянці шийки, до $572,16 \pm 0,2$ мкм в ділянці дна міхура.

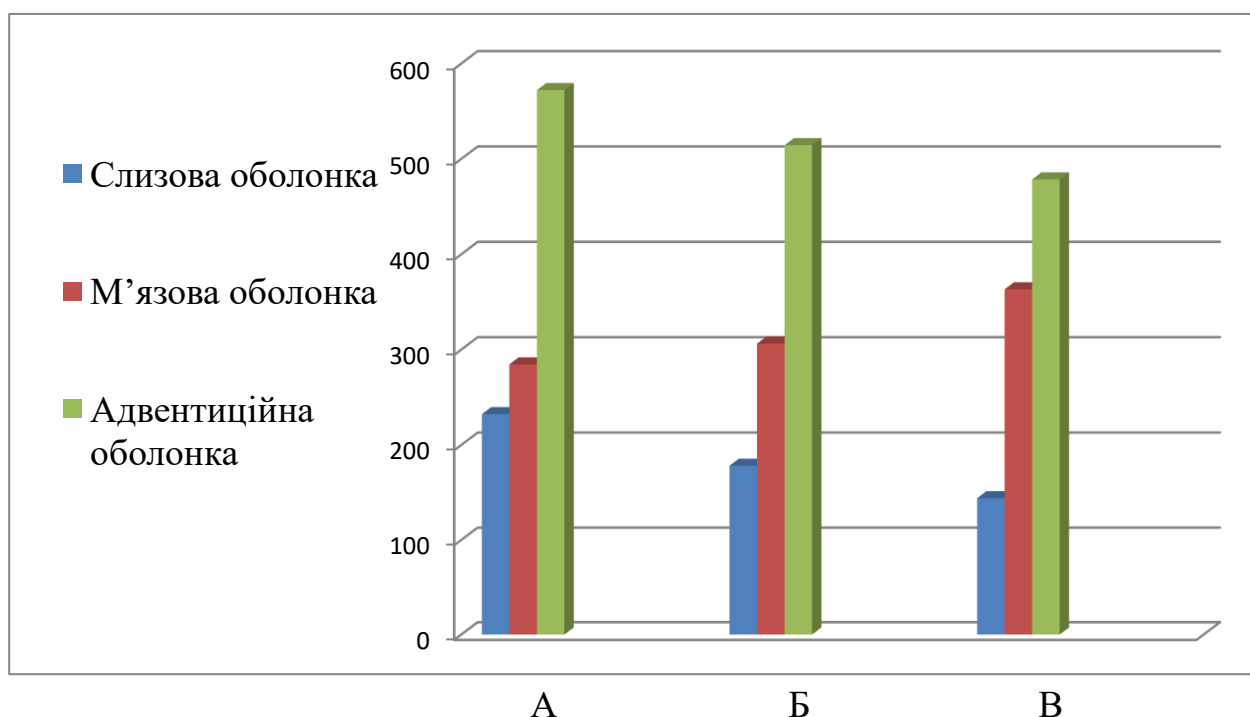


Рис. 51. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура ссавців зі змішаним типом харчування (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Представлений детальний аналіз структурної організації стінки жовчного міхура лисиць, овець та свиней дозволяє зробити деякі узагальнюючі висновки та співставлення для кожного виду вказаних тварин. В цілому, структура стінки різних відділів жовчного міхура ссавців має загальний план будови і багато спільних рис, але очевидною є і наявність значних індивідуальних

особливостей будови. Так, слизова оболонка стінки жовчного міхура вівці утворює складки, більшість яких має вигляд вузьких стовпчиків різної висоти із заокругленою верхівкою. Найбільш високі з них утворюють анастомози з суміжними складками слизової. Подібні анастомози зустрічаються не тільки по всій висоті складок, але і в ділянках їх верхівок. За допомогою таких анастомозів відмежовуються округлі або овальні канали. Якщо врахувати, що поверхня слизової оболонки, а також утворені канали, за звичайних умов, вкриті покривним епітелієм, то стає очевидним, що за допомогою каналів збільшується контакт жовчі з епітелієм. Іншими словами, в невеликому об'ємі вміщується велика площа покривного епітелію. Слід зазначити, що на внутрішній поверхні стінки міхура, від дна до шийки кількість складок слизової на одиницю площі, і їх висота поступово зменшуються. Така структурна перебудова свідчить про поступове зниження реабсорбційної функції слизової оболонки, яка збільшує густину жовчі в жовчному міхурі. Важливо зазначити, що власна пластинка слизової оболонки жовчного міхура вівці представлена широкою компактною пластинкою, що сформована з волокнистої сполучної тканини. В ній міститься велика кількість різнокаліберних лімфатичних судин, а також поодинокі дрібні лімфатичні вузлики. Крім того, в ній розташовані різноманітні кровоносні судини та поодинокі залози, або їх невеликі скупчення. Залози розташовуються приблизно рівномірно в стінці дна і тіла жовчного міхура. В ділянці шийки залозисті структури не виявлені. Замість цього, в ділянці шийки жовчного міхура, відмічається збільшення кількості і розмірів лімфатичних вузликів, що розташовані, зазвичай в центральній частині слизової оболонки.

М'язова оболонка стінки жовчного міхура, в різних його відділах, має не однакову будову. В ділянці дна і початкових відділах тіла міхура вона виглядає, найчастіше, двохшаровою. Поряд з циркулярними групами гладком'язових волокон, що складають основну масу оболонки, присутні окремі пучки волокон, що мають поздовжній або косий напрямок. Утворення додаткового шару в зазначених зонах стінки жовчного міхура, ймовірно за все, викликане необхідністю збільшення зусиль для переміщення жовчі численними каналами, що утворені складками слизової оболонки. В адвентиційній оболонці присутні численні різнокаліберні кровоносні судини. Найбільш крупні з них розташовані в даній оболонці, переважно, навколо сфінктера шийки жовчного міхура. Це зумовлено необхідністю додаткової трофіки потовщеної м'язової оболонки шийки.

У свині рельєф слизової оболонки жовчного міхура має свої особливості, що й відрізняє його від такого ж у вівці. Як показали наші дослідження рельєф

слизової оболонки жовчного міхура свині більш згладжений. Це зумовлене тим, що складки слизової оболонки мають незначну висоту, але дуже широку основу. У більшості випадків, на поперечних зрізах, такі складки нагадують дзвін, а їх верхівки закінчуються сосочкоподібним виростом. В таких складках зосереджені скупчення тонкостінних судин, що мають поздовжній напрямок за ходом складки слизової оболонки. На гістологічних зрізах простежується безпосередній зв'язок цих судин з венозними колекторами, що розташовані у власній пластинці слизової оболонки. На цій підставі можна говорити про шляхи відтоку рідини в процесі реабсорбції елементів жовчі у жовчному міхурі.

Наступна особливість в будові жовчного міхура свині полягає в тому, що в слизовій оболонці виявлені численні лімфатичні утворення, які за морфологічними ознаками належать до лімфатичних вузликів. Розташовані такі лімфатичні вузлики поодиночі, або невеликими групами вздовж всієї стінки жовчного міхура. Часто вони лежать дуже близько до епітеліального покриву, виступаючи над поверхнею у вигляді горбиків. Слід зазначити, що у власній пластинці слизової оболонки всіх відділів стінки жовчного міхура свині виявлені численні юні лімфатичні вузлики округлої або овальної форми, а також дрібні кровоносні судини. Для юних лімфатичних вузликів характерний швидкий посмертний лізис клітинних елементів. У зв'язку з цим на зрізах іноді можна бачити лише капсулу та залишки клітин. Наявність великої кількості різноманітних лімфатичних вузликів в оболонках стінки жовчного міхура свині забезпечує посилений імунний нагляд. Таке підвищення локального імунного захисту, напевне пов'язане з тим, що свині належать до тварин зі змішаним типом харчування, тобто їх раціон містить не тільки рослинну їжу, але й деяку кількість тваринної їжі, у тому числі і жири. На відміну від овець, адвентиційна оболонка стінки жовчного міхура свиней, значно ширша і часто виглядає розпушеною, внаслідок розволокнення. М'язова оболонка виглядає стоншеною і одношаровою. Переважаючий напрямок гладком'язових пучків стінки жовчного міхура – циркулярний. Така будова м'язової оболонки, на наш погляд, здатна забезпечити ефективну евакуацію жовчі з жовчного міхура. Цей процес значно полегшується відносно рівною поверхнею слизової оболонки, оскільки її складки мають незначну висоту, а також не утворюють каналів, на відміну від слизової оболонки жовчного міхура овець.

Стінка жовчного міхура хижаків (лисиця), порівняно з травоїдними (вівця), та всеїдними (свиня) характеризується притаманними тільки для них структурними особливостями. Як довели наші дослідження, слизова оболонка утворює дуже вузькі але високі складки. Їх висота значно зменшена в ділянці дна та шийки жовчного міхура. В ділянці тіла міхура між такими складками

слизової часто утворюються анастомози. Такі складки слизової оболонки пронизані щілиноподібними каналами, які спрямовані від верхівки до основи складок. Покривний епітелій представлений високими стовпчастими епітеліоцитами. Цитоплазма таких клітин виглядає прозорою, а на базальному полюсі знаходиться округлої форми ядро. При цьому, базальний полюс цих клітин тісно контактує з щілиноподібними каналами складок слизової оболонки. Таким чином, даними структурами здійснюється всмоктування і переміщення рідкої частини жовчі в більш глибокі шари стінки. Власна пластинка слизової оболонки в ділянках дна і шийки стоншена і ущільнена. В ділянці тіла міхура власна пластинка розширена і місцями містить значні розволокнення. Іноді в них спостерігаються початкові відділи лімфатичних судин.

М'язова оболонка у всіх ділянках стінки жовчного міхура складається з поздовжньо розташованих пучків гладком'язових волокон. В ділянці дна м'язова оболонка потовщена, а в ділянці шийки в ній також з'являються циркулярні, а іноді і косі пучки м'язових волокон.

Адвентиційна оболонка за товщиною перевищує всі попередні оболонки. Вона побудована із пухкої волокнистої сполучної тканини і містить різноманітні структурні елементи. Так в ній розташовані різні судинні структури. З гемосудин переважають різного діаметру артеріоли. В їхніх стінках характерно потовщена м'язова оболонка. Привертає увагу дуже мала кількість веноулярних кровоносних судин. Але поряд з цим необхідно зазначити наявність відносно великої кількості лімфосудин. Найбільш крупні з них розташовані на периферії даної оболонки. Наявність у складках слизової оболонки щілиноподібних каналів та велика кількість відносно крупних лімфатичних судин у всіх оболонках стінки жовчного міхура свідчить, що у даного виду тварин відтік ультрафільтрату жовчі відбувається переважно лімфатичними шляхами. Про це свідчить, також невелика кількість веноулярного компонента гемомікроциркуляції. У стінці жовчного міхура лисиці відсутні сформовані структури лімфоїдної системи у вигляді лімфатичних вузликів. Лімфатичні вузлики, як зазначалося раніше, були виявлені в стінках жовчного міхура овець та свиней. Крім того, в стінці жовчного міхура лисиці спостерігалися поодинокі залозисті елементи розташовані переважно в ділянках тіла та шийки міхура.

Таким чином, порівнюючи будову стінки жовчного міхура досліджуваних тварин, можна зробити висновок про корелятивний зв'язок між характером харчування і будовою стінки жовчного міхура.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА СТІНКИ ЖОВЧНОГО МІХУРА ЛЮДИНИ

Жовчний міхур забезпечує накопичення та концентрацію жовчі, пасаж жовчі до дванадцятипалої кишки завдяки ритмічним скороченням, регуляцію тиску в магістральних жовчовивідних протоках та слугує буферним резервуаром жовчі. При утрудненні переміщення жовчі жовчовивідними шляхами жовчний міхур здатний до пасивного розширення і тому значного розширення жовчовивідних проток не відбувається.

У жовчному міхурі людини розрізняють дно (*fundus vesicae biliaris*), тіло (*corpus vesicae biliaris*) та шийку (*collum vesicae biliaris*). Дно це – найбільш широка частина, звернена до переду, яка доходить до переднього краю печінки, а іноді і виступає за нього, тіло – середня частина, яка розміщується між дном і шийкою, шийка – звужена частина жовчного міхура, яка спрямована назад і звужуючись переходить у міхурову протоку (*ductus cysticus*).

При дослідженні макропрепаратів жовчних міхурів людини встановили, що довжина жовчного міхура, в середньому, складає 75,2 мм, ширина – 41,2 мм, довжина міхурової протоки – 20,6 мм. Жовчний міхур людини може мати різну форму. Літературні джерела свідчать, що найчастіше зустрічається грушоподібна форма жовчного міхура - 63%, а також циліндрична форма - 32%. Крім того, зустрічаються овальна, колбоподібна, мішкоподібна та інші форми жовчного міхура (загалом близько 5%) [2, 103, 138, 153, 172]. В наших дослідженнях всі об'єкти мали грушоподібну форму, або дуже близьку до неї (рис. 52).



Рис. 52. Жовчний міхур людини.

Стінка жовчного міхура складається з трьох оболонок: слизової, м'язової та адвентиційної. Дослідження мікропрепаратів різних ділянок стінки жовчного міхура людини дозволило виявити деякі особливості у будові структурних елементів стінки в ділянках дна, тіла, та шийки жовчного міхура.

В ділянці дна внутрішня поверхня стінки жовчного міхура містить числені і досить високі складки слизової оболонки. Складки побудовані таким чином, що мають широку основу а при переході до верхівки вони поступово звужуються. Висота таких складок слизової значно відрізняється. Більш високі складки утворюють на бічних поверхнях відростки, які сполучаючись з такими ж відростками сусідніх складок, формують різнокаліберні канали або тунелі, якими відбувається циркуляція жовчі. Крім того, деякі складки слизової оболонки мають вільні відростки, що не приймають участі в утворенні сполучень між сусідніми складками (рис. 53). Деякі складки слизової, в основному невисокі, зовсім не утворюють відростків. Слід зазначити, що між окремими суміжними складками слизової оболонки виникають потовщені сполучення.

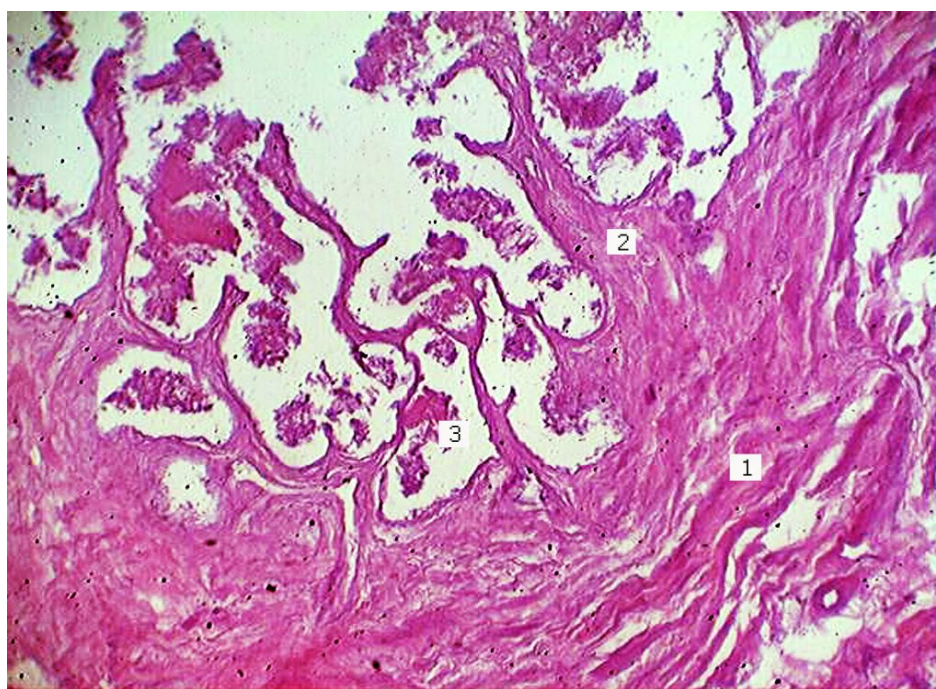


Рис. 53. Стінка дна жовчного міхура людини. Мікрофото. Заб.: за Ван Гізоном + за Хартом. Зб.: x 100: 1- м'язова оболонка; 2- власна пластинка слизової оболонки; 3- сполучення між окремими складками слизової оболонки.

Такі потовщені сполучення містять числені дрібні тонкостінні судинні елементи мікроциркуляторного русла, але в них не спостерігаються відносно крупні гемосудини. Дрібні судинні структури утворюють велику кількість анастомозів з аналогічними елементами гемомікроциркуляторного русла, що

розташовані у власній пластинці слизової оболонки. Серед особливостей будови структурних елементів стінки можна зазначити наявність численних вростань слизової оболонки стінки, що вкриті одношаровим стовпчастим епітелієм. В таких вростаннях клітини епітелію мають прозору тонку цитоплазму та овальної форми ядра, що знаходяться на базальному полюсі клітини. Сполучнотканинні волокна власної пластинки слизової оболонки в більшості ділянок дна міхура розташовуються досить компактно. Серед них зустрічається багато потовщених звивистих колагенових волокон. В деяких ділянках власна пластинка слизової оболонки виглядає потовщеною. В таких потовщеннях власної пластинки на деяких мікропрепаратах спостерігали, окрім вростань епітелію слизової оболонки, також компактно розміщені залозисті елементи. Найчастіше вони розташовуються невеликими групами і оточені волокнистими структурами, які утворюють сполучнотканинну капсулу. Крім того, в такій капсулі знаходяться різного діаметру, поодинокі нервові стовбурці. В окремих ділянках стінки дна міхура, на гістологічних препаратах, крім вищезазначених структур, ми спостерігали комплекси судинних елементів різного діаметру спрямованих у поздовжньому напрямку. Такий судинний комплекс містить найчастіше 4-5 судин, які за особливостями будови стінки та характером просвіту належать до артеріол. На мікропрепаратах, судинні комплекси розташовані, безпосередньо біля згаданих вище нервових стовбурців різного калібру і тому можна говорити про утворення судинно-нервових мікропучків. На деяких препаратах у власній пластинці слизової оболонки спостерігалися невеликі скупчення дрібних лімфатичних вузликів. Найчастіше такі вузлики мали округлу форму і розташовувалися у товщі власної пластинки, або на межі між власною пластинкою і м'язовою оболонкою. М'язова оболонка складається з пучків гладком'язових волокон, що утворюють два шари. Внутрішній шар м'язової оболонки представлений поздовжніми пучками гладком'язових волокон, які розташовуються не щільно і утворюють проміжки. Зовнішній шар м'язової оболонки містить компактно розташовані циркулярні пучки м'язових волокон. Адвентиційна оболонка побудована з волокнистої сполучної тканини і містить багато еластичних волокон. У внутрішній частині цієї оболонки волокнисті структури розташовуються досить щільно і утворюють невеликі проміжки, а ближче до периферичної ділянки спостерігається їх значне розволокнення.

Рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки стінки тіла жовчного міхура нагадує такий в ділянці дна міхура. Слизова оболонка містить численні досить високі складки. Можна зазначити, що в ділянці тіла складки слизової оболонки більш рівномірні за висотою і містять більшу кількість вільних

відростків. Дослідження мікропрепаратів стінки в різних ділянках тіла жовчного міхура привернуло нашу увагу до ускладнення мікросудинної системи слизової оболонки. В деяких складках слизової оболонки цих ділянок спостерігаються відносно крупні тонкостінні судини. Найчастіше такі судини розташовуються у верхівках складок слизової, але іноді зустрічаються і в середній частині складок (рис. 54).

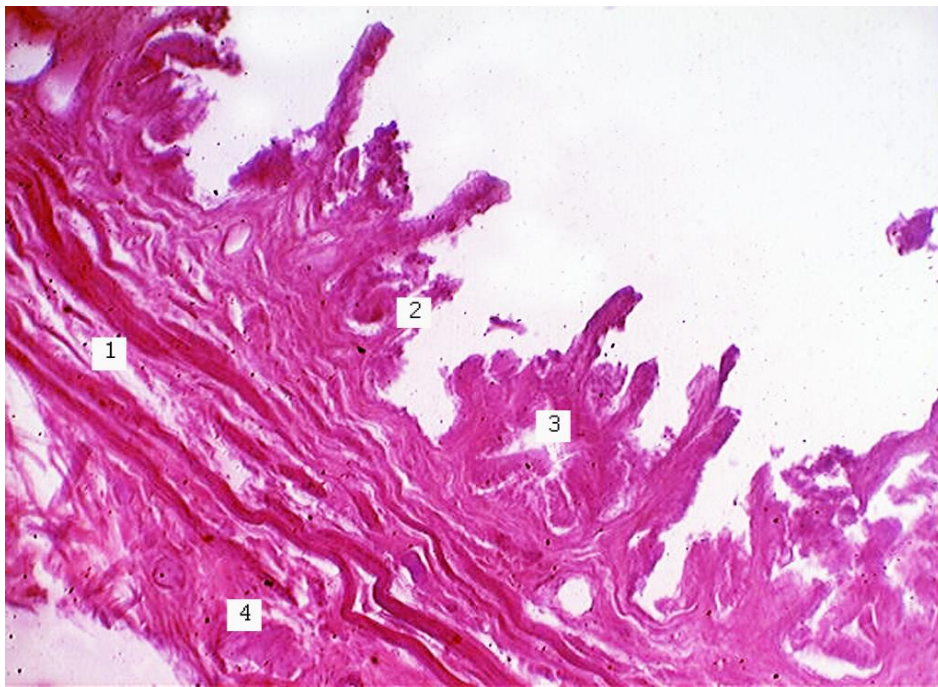


Рис. 54. Стінка тіла жовчного міхура людини. Мікрофото. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб.: x 200: 1- двoshарова м'язова оболонка; 2- сполучення між складками слизової оболонки; 3- власна пластинка слизової оболонки; 4- кровоносні судини.

Зазвичай такі судинні елементи мають перерізи овальної форми. Характерно, що всі складки слизової оболонки тіла жовчного міхура містять поздовжньо спрямовані численні більш дрібні судинні елементи. Але на наших препаратах ми не зустріли мікросудин, які б пронизували складки слизової оболонки від верхівки до основи. Такі зміни в структурі мікроциркуляторного судинного русла ведуть до деякого стоншення та ущільнення власної пластинки слизової оболонки стінки тіла жовчного міхура. При цьому, відмічається незначне потовщення м'язової оболонки, переважно за рахунок розширення циркулярного шару м'язових волокон в стінці тіла жовчного міхура. Адвентиційна оболонка представлена щільною волокнистою сполучною тканиною, в ділянках розволокнення якої спостерігається невелика кількість судин гемомікроциркуляторного русла. В периферичних ділянках адвентиційної

оболонки, серед волокнистих структур спостерігаються невеликі осередки жирової тканини.

В ділянці шийки жовчного міхура рельєф внутрішньої поверхні слизової оболонки майже не відрізняється від рельєфу стінки тіла міхура. Складки слизової оболонки досить високі, мають широку основу, але значно звужені до верхівки. Кількість складок слизової значна і розташовуються вони досить щільно. Можна відзначити також, деяке збільшення діаметру судин у верхівках складок слизової оболонки. На деяких мікропрепаратах можна спостерігати ділянки поверхні слизової оболонки шийки, які нагадують слизову оболонку в ділянці дна жовчного міхура. Про це свідчить збереження численних сполучень між суміжними складками слизової оболонки та утворених ними каналів або тунелів слизової оболонки (рис. 55).

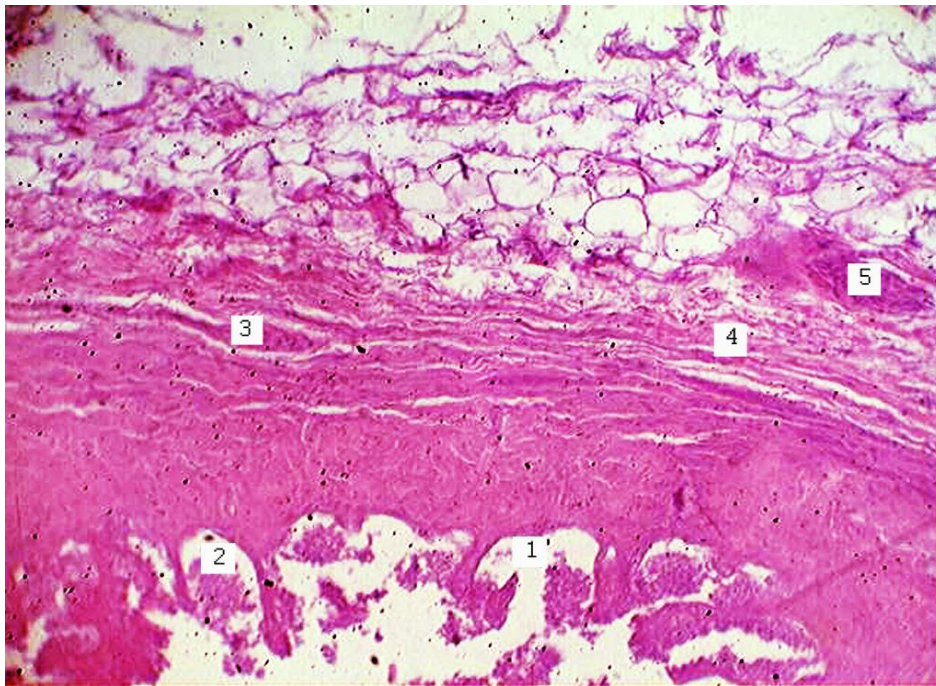


Рис. 55. Стінка шийки жовчного міхура людини. Мікрофото. Заб.:

гематоксилін-еозин. Зб.: x 100: 1- анастомози між складками слизової оболонки; 2- проміжки між складками слизової оболонки (тунелі); 3- кровоносні судини м'язової оболонки; 4- пучки м'язових волокон; 5- судини адвентиційної оболонки.

Власна пластинка слизової виглядає досить компактною. Волокнисті структури сполучної тканини, в ній розташовуються щільно і містять невеликі щілиноподібні проміжки. Для власної пластинки слизової оболонки характерне значне зменшення кількості та діаметра судин мікроциркуляторного русла. Але спостерігається збільшення кількості та діаметра судинних елементів у складках

слизової оболонки. М'язова оболонка стінки шийки потовщується і спостерігається її більш чітке розмежування на два шари. В адвентиційній оболонці, серед сполучнотканинних волокон, спостерігається збільшення кількості жирової тканини, порівняно з такою ж оболонкою в ділянці тіла міхура. Тому дана оболонка в ділянці шийки міхура виглядає пухкою. В таких осередках жирової тканини розташовуються нервово-судинні пучки.

Будова стінки міхурової протоки, в основному, зберігає риси будови шийкової ділянки жовчного міхура. Поверхня слизової оболонки має досить різноманітний рельєф. В даній ділянці стінки зустрічаються, як невисокі складки слизової оболонки, так і видовжені складки схожі на складки шийкової ділянки міхура, але тут вони не утворюють сполучень між суміжними складками. Привертає увагу зменшення кількості гемосудин, що пронизують складки слизової оболонки у поздовжньому напрямку, а також відсутність судинних елементів під власною пластинкою складок. Власна пластинка слизової оболонки в даній ділянці стінки виглядає стоншеною та ущільненою. Серед сполучнотканинних волокон, з яких вона побудована, спостерігаються товсті звивисті колагенові волокна. Зменшення кількості та калібру судинних елементів у стінці міхурової протоки, свідчить про зниження всмоктувальної здатності даної ділянки стінки (рис. 56).

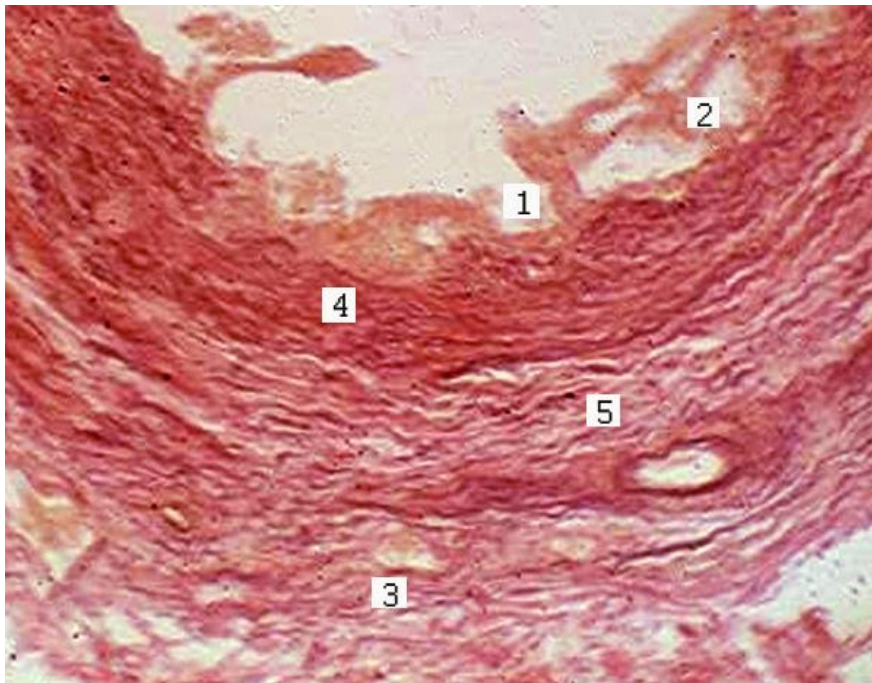


Рис. 56. Стінка міхурової протоки людини. Мікрофото. Заб.: заХартом + за Ван-Гізоном. Зб.: x 100: 1- проміжки між складками слизової оболонки; 2- анастомози між складками слизової оболонки; 3- адвентиційна оболонка; 4- власна пластинка слизової оболонки; 5- циркулярний шар м'язової оболонки.

При вивченні гістологічних препаратів різних ділянок стінки жовчного міхура нам вдалося спостерігати залишки покривного епітелію слизової оболонки, а також взаємозв'язок між епітелієм та прилеглими тканинами стінки. При дослідженні, в поле зору мікроскопа, потрапляли різні стадії процесів десквамації та некрозу покривного епітелію складок слизової оболонки. В деяких ділянках слизової оболонки спостерігаються різного ступеню відокремлення покривного епітелію від підлеглих структур, в інших ділянках, навпаки, епітелій тісно контактує з ними. Крім того, зустрічаються значні ділянки де покривний епітелій складок слизової оболонки повністю десквамований. А поряд можна бачити некроз десквамованого епітелію на стадії початкового лізису.

Жовч, як агресивне середовище, призводить до лізису епітеліальних клітин, що втратили взаємозв'язок з власною пластинкою слизової оболонки. Процес десквамації покривного епітелію з його наступним лізисом в різних ділянках слизової оболонки відбувається не одночасно. На деяких ділянках спостерігаються набряк, некроз, відокремлення епітелію, тобто початкові стадії процесу. В той же час на інших ділянках відбувається десквамація та лізис епітеліального шару.

Привертає увагу особливість будови таких структурних компонентів стінки міхура, як вростання слизової оболонки. Покривний епітелій таких вростань тісно зв'язаний з підлеглими структурами і знаходиться в інактивованому стані. На нашу думку епітеліальні клітини у вростаннях слизової оболонки утворюють камбіальну ділянку (ростову зону), яка виконує функцію регенерації епітеліального шару слизової оболонки.

Морфометричні дослідження стінки жовчного міхура людини показали, що найбільш вираженою оболонкою стінки у всіх ділянках є адвентиційна оболонка. Найбільшу товщину вона має в ділянці дна міхура - $667,31 \pm 0,2$ мкм, а найменшу в ділянці шийки - $589,34 \pm 0,2$ мкм. М'язова оболонка, навпаки, найбільші показники має в ділянці шийки - $221,46 \pm 0,2$ мкм і найменші в ділянці дна жовчного міхура - $211,54 \pm 0,2$ мкм. Для слизової оболонки характерна найбільша вираженість в ділянці шийки міхура, відповідно - $129,12 \pm 0,2$ мкм і найменші показники в ділянці дна - $116,25 \pm 0,2$ мкм. Таким чином, в ділянці тіла міхура всі показники структурних елементів стінки мають проміжне значення (рис. 57).

Узагальнюючи результати наших досліджень можна зазначити, що структурна організація стінки жовчного міхура людини відповідає функціональним потребам і у повній мірі забезпечує виконання його функцій. Особливе значення має мікроциркуляторне русло складок слизової оболонки у

всіх ділянках жовчного міхура, так як процеси концентрації жовчі безпосередньо пов'язані з всмоктуванням та відведенням рідини судинною системою. Міуросудинна система слизової оболонки представлена густою сіткою тонкостінних судинних елементів. При цьому, в апікальних ділянках складок слизової оболонки знаходяться мікросудини більшого калібру, а під власною пластинкою розташовуються поздовжньо спрямовані численні дрібні судинні елементи.

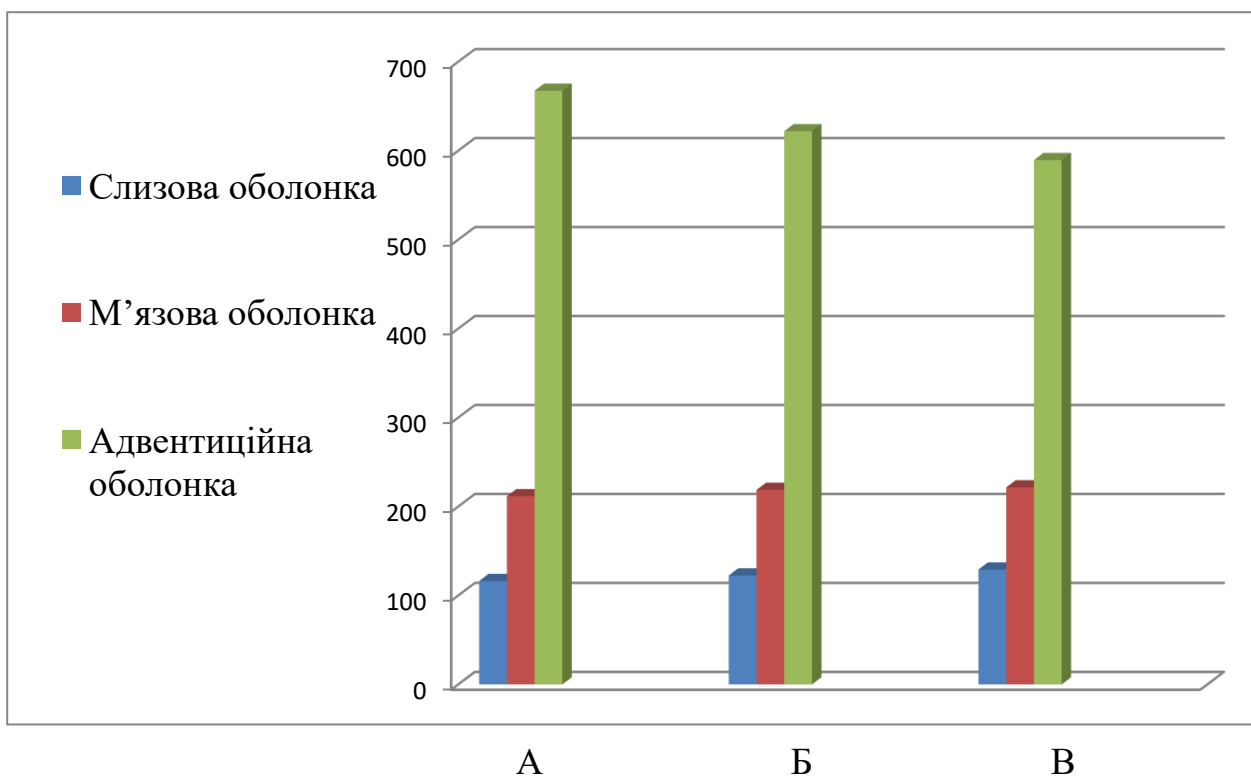


Рис. 57. Морфометричні показники будови стінки жовчного міхура людини (мкм): А – дно жовчного міхура; Б – тіло жовчного міхура; В – шийка жовчного міхура.

Вважаємо, що більш ефективному дренажу жовчного міхура сприяє також, наявність великої кількості анастомозів між судинними елементами складок слизової оболонки та мікросудинами власної пластинки слизової оболонки. Крім того процесам реабсорбції води та ряду інших компонентів жовчі сприяють структурні особливості рельєфу поверхні слизової оболонки.

Як показують дослідження, слизова оболонка у всіх ділянках жовчного міхура людини утворює різної висоти та ширини складки слизової. Часто між сусідніми складками слизової оболонки утворюються численні сполучення, завдяки чому формується ціла система різнокаліберних тунелів якими циркулює жовч. Оскільки всі складки та їх сполучення вкриті покривним епітелієм, то відповідно, значно збільшується площа поверхні, що безпосередньо контактує з

жовчу. Таким чином, завдяки структурним особливостям будови слизової оболонки досягається значне збільшення площі покривного епітелію, і як наслідок, збільшується ефективність процесу концентрації жовчі. Значне функціональне навантаження, яке несе покривний епітелій викликає його досить швидко зношувальність і десквамацію. Відновлення втрачених ділянок епітеліального покриву досягається завдяки наявності таких структур, як вrostання слизової оболонки. Епітелій таких вrostань і слугує джерелом нових епітеліальних клітин для процесів регенерації у слизовій оболонці жовчного міхура.

Жовчний міхур в системі жовчовивідних шляхів забезпечує виконання декількох функцій: він є буферним резервуаром для накопичення жовчі, здійснює концентрацію жовчі шляхом всмоктування води та інших компонентів, завдяки ритмічним скороченням забезпечує евакуацію жовчі до дванадцятипалої кишки та регулює тиск в жовчовивідній системі.

Проведеними дослідженнями макропрепаратів жовчних міхурів різних представників тваринного світу встановили, що зустрічається різна форма жовчного міхура, але найбільш поширеною є грушоподібна форма. Так у хижих риб (щука) жовчний міхур правильної грушоподібної форми, його довжина - $31,6 \pm 0,01$ мм, ширина - $13,8 \pm 0,01$ мм. У товстолоба (рослиноїдні) довжина міхура - $39,2 \pm 0,02$ мм, ширина - $23,1 \pm 0,01$ мм, у пеленгаса (всеїдні) відповідно - $34,0 \pm 0,01$ мм та $18,4 \pm 0,01$ мм, їх жовчні міхури – колбоподібної форми. У всеїдних птахів (курка) жовчний міхур має обернено-грушоподібну форму (звужений в ділянці дна і розширений в ділянці шийки), його довжина - $32,8 \pm 0,01$ мм, а ширина - $14,2 \pm 0,01$ мм. Для гусей (рослиноїдні) характерна циліндрична форма міхура, його довжина - $37,4 \pm 0,01$ мм, ширина - $10,3 \pm 0,01$ мм. У яструба (хижі) жовчний міхур округлий, колбоподібної форми, має довжину - $18,8 \pm 0,01$ мм, ширину - $8,8 \pm 0,01$ мм. Для рослиноїдних (вівця) та всеїдних (свиня) ссавців характерна правильна грушоподібна форма жовчного міхура. У вівці довжина міхура складає - $66,0 \pm 0,01$ мм, а ширина - $38,8 \pm 0,01$ мм, у свині відповідно - $87,0 \pm 0,01$ мм та - $44,6 \pm 0,01$ мм. У хижих (лисиця) форма жовчного міхура ближча до колбоподібної, його довжина - $34,6 \pm 0,01$ мм, а ширина - $18,0 \pm 0,01$ мм. Жовчні міхури людини в наших дослідженнях мали грушоподібну форму, або дуже близьку до неї, їх довжина складала - $75,2 \pm 0,02$ мм, а ширина - $41,2 \pm 0,02$ мм.

Жовчний міхур риб, птахів, ссавців і людини – це порожнистий тонкостінний орган у якому можна виділити дно, тіло та шийку. В результаті проведених досліджень виявили, що у всіх вивчених представників тварин стінка жовчного міхура, як і у людини складається з слизової (внутрішньої),

м'язової (середньої) та адвентиційної (зовнішньої) оболонок. Детальний аналіз мікропрепаратів жовчного міхура риб, птахів та ссавців з різним типом харчування, дозволив встановити особливості будови структурних елементів стінки міхура для кожного з представників тваринного світу і чітку залежність будови стінки жовчного міхура від типу харчування.

Як відомо, після смерті, агресивне середовище, яким є жовч, приводить до загибелі покривного епітелію слизової оболонки жовчного міхура та його десквамації і лізису. Проте деепітелізація слизової оболонки та її складок має і свої позитивні наслідки. При цьому оголюється сполучнотканинна основа складок, що дозволяє більш детально вивчити їх будову, особливості судинних елементів, тощо.

Загалом, для жовчного міхура риб характерно, що внутрішня поверхня слизової оболонки несе невисокі і нечисленні складки. Слизова оболонка найбільш виражена в стінці рослиноїдних риб, а саме в шийці жовчного міхура товстолоба - $21,45 \pm 0,2$ мкм, а найменше в шийці міхура хижих риб - $15,30 \pm 0,2$ мкм. У щуки, складки слизової оболонки тільки в верхівці дна мають більш значну висоту, вони трикутної форми з широкою основою, але таких складок зовсім невелика кількість. В інших ділянках стінки міхура хижих риб, складки слизової утворюються досить рідко і мають незначну висоту, вони більше схожі на невеликі обмежені підвищення рельєфу слизової оболонки. У риб зі змішаним типом харчування (пеленгас) слизова оболонка утворює невисокі, схожі на зрізані піраміди складки слизової в ділянці тіла міхура, що розташовуються рівномірно на обох протилежних стінках та більш високі і численні в звуженій частині шийки. І тільки у рослиноїдних риб (товстолоб), слизова оболонка стінки утворює більш високі складки і в більшій кількості, порівняно з іншими рибами, в ділянках тіла і шийки жовчного міхура. Власна пластинка слизової оболонки жовчного міхура риб, в основному, складається з окремих тоненьких розгалужених еластичних волокон, які сполучаючись одне з одним, утворюють, ніби риболовецьку сітку з різнокаліберними комірками. Деякі особливості спостерігаються у будові м'язової оболонки жовчного міхура риб, порівняно з іншими тваринами. М'язова оболонка стінки міхура риб, у всіх ділянках, характеризується наявністю дуже невеликої кількості гладком'язових волокон, які майже не утворюють пучків і розташовуються поодиночці. Тільки у пеленгаса, в стінці тіла міхура спостерігається відносно невелике збільшення кількості гладком'язових волокон серед сполучнотканинних волокон у м'язовій оболонці. Адвентиційна оболонка стінки складається з щільної волокнистої сполучної тканини, яка містить багато товстих еозинофільних волокон. Останні зазвичай, щільно прилягають одне до одного. Іноді спостерігається, різного

ступеню розволоknення даної оболонки. В ділянках таких розволоknень містяться судинні елементи мікроциркуляторного русла. Найбільша кількість, як кровоносних так і лімфатичних судин міститься в ділянці шийки жовчного міхура товстолоба. Таким чином, спостерігається ускладнення будови структурних елементів стінки жовчного міхура рослиноїдних риб, порівняно з всеїдними та хижими рибами. Про це свідчить збільшення кількості та висоти складок слизової оболонки, а також збільшення кількості судин гемомікроциркуляторного русла та лімфосудин у оболонках стінки жовчного міхура товстолоба. Найбільш спрощену будову структур стінки жовчного міхура, порівняно з іншими рибами, мають хижі риби.

Дослідження жовчного міхура птахів показали, що спостерігається значне ускладнення будови структур стінки міхура у всіх його відділах порівняно з рибами. Різного ступеню ускладнення будови відмічаються у кожній з оболонок стінки жовчного міхура всіх досліджених птахів. Так, слизова оболонка жовчного міхура птахів (рослиноїдні, всеїдні, хижі) утворює складки слизової, які являють собою постійні структури з різноманітною будовою і зустрічаються на всіх ділянках стінки (дно, тіло, шийка).

Для слизової оболонки жовчного міхура курки (всеїдні птахи) характерне утворення значної кількості різних за висотою та формою складок слизової. В ділянці дна зустрічаються, як невисокі широкі складки слизової, так і високі шпилькоподібні складки, зовнішня поверхня, яких розщеплюється на окремі пальцеподібні відростки, що звичайно збільшує площу поверхні взаємодії з жовчу. В товщі слизової оболонки розташовані дрібні лімфатичні вузлики, а судинні елементи зустрічаються у невеликій кількості. В ділянці тіла міхура, на внутрішній поверхні вільної стінки міхура (тобто тієї, що не контактує з печінкою), знаходяться численні складки слизової оболонки. В полі зору, на малому збільшенні мікроскопа, можна бачити 4-5 таких складок, що мають форму трикутника з широкою основою. Часто, в них знаходяться дрібні тонкостінні судини, що проходять від верхівки до основи складок слизової. В слизовій оболонці даної стінки міхура часто зустрічаються дрібні лімфатичні вузлики округлої форми. Внутрішня поверхня слизової оболонки стінки тіла, що прилягає до печінки, має майже рівний рельєф і тільки іноді тут зустрічаються поодинокі, невисокі складки слизової оболонки. На внутрішній поверхні шийки міхура знаходяться, як невисокі трикутні складки слизової, так і більш високі, шпилькоподібні складки.

Слизова оболонка рослиноїдних птахів (гуси), в ділянці дна міхура, містить значну кількість складок слизової оболонки на одиницю площі. Іноді складки слизової розташовані так густо, що між ними практично відсутні

проміжки. Висота складок майже однакова, але ширина і форма різні. На зрізах складки слизової можуть бути трикутними і прямокутними. Між такими складками слизової, іноді зустрічаються і більш високі шпилькоподібні, з загостреною верхівкою. В високих складках слизової переважають більш крупні, як поздовжні так і поперечні тонкостінні гемо- та лімфосудини. На внутрішній поверхні стінки тіла міхура міститься велика кількість складок слизової. Часто такі складки мають прямокутну форму, а також багато вузьких і дуже довгих складок, що нахилені в бік верхівки жовчного міхура. Іноді нахил дуже великий, і тоді між складками виникають вузькі чисельні зв'язки. Досить часто анастомози виникають між двома або трьома суміжними високими складками. Під такими з'єднаннями складок утворюються різні за формою та розмірами тунелі. В таких складних структурах слизової оболонки розташована велика кількість відносно крупних судинних елементів. У власній пластинці слизової знаходиться значна кількість дрібних лімфатичних вузликів. Лімфатичні вузлики розташовані не тільки у товщі власної пластинки, а й у деяких складках слизової оболонки. В ділянці шийки міхура складки слизової мають трикутну форму з широкою основою і загострені верхівки. Висота таких складок практично однакова, характерно, що вони пронизані великою кількістю судинних елементів мікроциркуляторного русла, якими здійснюється відведення ультрафільтрату жовчі.

Для хижих птахів характерне зменшення кількості складок слизової оболонки в ділянці дна жовчного міхура, порівняно з іншими птахами. Висота та ширина складок слизової теж значно зменшені. Поряд з цим, кількість судин мікроциркуляторного русла у більшості складок слизової оболонки досить значна. У більш високих складках слизової вони займають центральну частину і розташовуються вздовж осі. В стінці тіла міхура, спостерігається подальше зменшення кількості та висоти складок слизової оболонки. Таким чином, кількість складок слизової на одиницю площі стінки, поступово зменшується від дна до тіла жовчного міхура. Також, поступово зменшуються розміри та висота даних складок. На внутрішній поверхні слизової оболонки шийки міхура, іноді зустрічаються невисокі складки трикутної форми, а на значних ділянках рельєф стінки виглядає досить рівним. В деяких складках слизової зустрічаються поодинокі дрібні тонкостінні судини. Характерно, що в стінці жовчного міхура хижих птахів спостерігається значне зменшення кількості присутніх у зрізах лімфатичних вузликів, які локалізуються, найчастіше у власній пластинці слизової оболонки.

Для стінки жовчного міхура птахів характерне утворення значно вираженої м'язової оболонки. У хижих птахів вона найширша в ділянці дна -

198,25±0,2 мкм, а у рослиноїдних в шийці міхура -328,76±0,2 мкм. Вона складається з пучків гладком'язових волокон з переважно поздовжнім напрямком, між якими мало сполучної тканини. В деяких ділянках міхура зустрічаються також і пучки циркулярно розташованих гладком'язових волокон, які утворюють, так би мовити, кільцеві м'язи. Такі м'язові структури зустрічалися також, в стінці жовчного міхура ссавців. В ділянках дна та шийки міхура птахів м'язова оболонка, найчастіше складається з щільно розташованих пучків гладком'язових волокон, що утворюють два шари – поздовжній та циркулярний. М'язова оболонка у всіх ділянках стінки жовчного міхура птахів виглядає найбільш широкою і щільною, що безперечно сприяє активному переміщенню жовчі в порожнині міхура та більш повній евакуації жовчі з жовчного міхура.

Адвентиційна оболонка жовчного міхура птахів побудована з волокнистої сполучної тканини, яка містить багато тонких еластичних волокон та пучки хвилястих колагенових волокон. Найчастіше сполучнотканинні волокна даної оболонки розміщуються компактно, але містять значну кількість невеликих щілиноподібних проміжків. В таких проміжках розташовані численні судинні елементи гемомікроциркуляторного русла, лімфосудини, нервові стовбурці та невеликі скупчення клітин жирової тканини. Крім того, в адвентиції зустрічаються дрібні лімфатичні вузлики, що розташовуються ізольовано, або невеликими скупченнями.

Аналіз досліджень стінки жовчного міхура птахів з різним типом харчування показав, що найбільш складна будова структурних елементів стінки характерна для рослиноїдних птахів. Про це свідчать деякі особливості будови слизової та м'язової оболонок стінки жовчного міхура гусей. Слизова оболонка, на всіх ділянках стінки, утворює велику кількість складок різної висоти та форми. Більш високі складки слизової утворюють анастомози з суміжними складками і формують численні тунелі якими циркулює жовч, що значно збільшує площу взаємодії жовчі з покривним епітелієм і підвищує ефективність процесів реабсорбції. М'язова оболонка в стінці жовчного міхура рослиноїдних птахів добре розвинена і потовщена в ділянці дна та шийки міхура. Необхідно зазначити, що в стінці жовчного міхура саме рослиноїдних птахів зустрічається і найбільша кількість лімфатичних вузликів. Стінка жовчного міхура хижих птахів має найбільш спрощену будову, порівняно з іншими птахами. Про це свідчить ущільнення та стоншення стінки міхура у всіх ділянках. Особливо такі зміни стосуються слизової та м'язової оболонок. Слизова оболонка стінки дна, тіла та шийки міхура утворює значно меншу кількість складок слизової. Крім того спостерігається зменшення висоти та

ширини таких складок у порівнянні з іншими птахами. У власній пластинці слизової оболонки відмічається значне зменшення кількості лімфатичних вузликів. У м'язовій оболонці пучки гладком'язових волокон розташовані компактно і утворюють два шари: внутрішній - циркулярний та зовнішній - поздовжній. У хижих птахів м'язова оболонка найбільшу товщину має в ділянці дна і звужується в ділянках тіла та шийки міхура.

Таким чином, необхідно зазначити, що у птахів відбувається ускладнення будови стінки жовчного міхура у всіх його відділах, порівняно з рибами. Це підтверджується ускладненням будови слизової оболонки, яка у птахів утворює на внутрішній поверхні значну кількість різних за висотою та формою складок. Такі складки слизової містять численні судинні елементи мікроциркуляторного русла. Крім того, у слизовій оболонці жовчного міхура птахів з'являються численні дрібні лімфатичні вузлики, що свідчить про виникнення периферичних елементів імунної системи. В стінці жовчного міхура птахів з'являється справжня, компактна, добре виражена м'язова оболонка, яка складається з двох шарів гладком'язових волокон. Наявність досить потужної м'язової оболонки, у всіх ділянках міхура, відображає функціональні скорочувальні особливості стінки жовчного міхура птахів.

При дослідженні жовчного міхура ссавців було встановлено, що спостерігається подальше ускладнення будови оболонок стінки міхура порівняно з птахами. В цілому, структура стінки різних відділів жовчного міхура ссавців має загальний план будови і багато спільних рис, але характерними є і деякі особливості. У стінці жовчного міхура хижих та всеїдних ссавців найбільш потужною є адвентиційна оболонка, у лисиці вона найбільш широка в ділянці тіла міхура ($273,14 \pm 0,2$ мкм), а у свині – в ділянці дна ($572,16 \pm 0,2$ мкм). Для рослиноїдних ссавців найбільш вираженою є м'язова оболонка стінки у всіх ділянках міхура, а особливо в ділянці шийки ($380,31 \pm 0,2$ мкм). Відмічається подальше ускладнення структур слизової оболонки жовчного міхура ссавців, порівняно з рибами та птахами.

Внутрішня поверхня слизової оболонки жовчного міхура рослиноїдних ссавців, утворює значну кількість складок. В ділянці дна розташовані досить високі вузькі складки слизової, які на бічних поверхнях утворюють численні анастомози з суміжними складками. В результаті утворення таких сполучень між сусідніми складками, формуються чисельні канали або тунелі, вистелені покривним епітелієм, якими циркулює жовч. Часто такі тунелі розташовані в 2-3 яруси. У власній пластинці слизової розташовані залозисті комплекси та судинні структури мікроциркуляторного русла. У слизовій оболонці тіла міхура відбувається поступове зменшення висоти складок слизової, а також зменшення

числа анастомозів між складками і кількості каналів, якими циркулює жовч. Власна пластинка слизової містить численні залози, що розташовані поодиночі, у вигляді ланцюжка, ближче до поверхні слизової оболонки, а також досить крупні лімфатичні вузлики, та велику кількість дрібних судин мікроциркуляторного русла. У ділянці шийки складки слизової оболонки поступово зменшуються у розмірах, зменшується їх кількість, а у дистальних відділах шийки, складки майже зовсім зникають. Таким чином, спостерігається поступове зменшення висоти складок слизової оболонки та їх кількості від дна до шийки жовчного міхура вівці. Це свідчить про поступове зниження реабсорбційної функції слизової оболонки, яка збільшує густину жовчі в жовчному міхурі. У власній пластинці слизової оболонки зустрічається значна кількість лімфатичних вузликів, але мало структур мікроциркуляторного русла.

Слизова оболонка жовчного міхура всеїдних ссавців (свиня), в ділянці дна містить складки слизової, що мають різноманітну ширину та висоту. Найбільше серед них, невисоких широких складок, що на зрізах нагадують дзвін з заокругленим вузьким піком. По всій довжині таких складок спостерігаються тонкостінні дрібні судинні структури, якими відбувається відтік ультрафільтрату жовчі. У власній пластинці слизової розташовані численні дрібні лімфатичні вузлики овальної або кулястої форми. В ділянці тіла міхура, серед складок слизової теж переважають дзвоноподібні, що мають різну висоту і ширину. Зустрічаються також, неширокі, але більш високі складки, що містять судинні елементи, які пронизують складки від верхівки до основи. В товщі дзвоноподібних складок часто зустрічаються лімфатичні вузлики, які за будовою структурних елементів належать до інтрамуральних лімфатичних вузликів. Окрім них, у власній пластині слизової оболонки знаходяться дрібні овальні або округлі лімфатичні вузлики та численні судини мікроциркуляторного русла. На внутрішній поверхні слизової оболонки шийки міхура, складки поступово стають більш широкими і низькими. Власна пластинка слизової поступово стає тоншою і більш компактною.

У хижих ссавців (лисиця) слизова оболонка дна жовчного міхура утворює різноманітні складки слизової. Більшість складок мають широку основу і невелику висоту, але зустрічаються і високі та тонкі складки. В основі складок знаходяться щільно розташовані волокнисті структури, між якими утворюються вузькі щілиноподібні проміжки. Вони орієнтовані вдовж складок слизової і спрямовані до власної пластинки слизової оболонки, а там сполучаються з щілиноподібними проміжками у товщі власної пластинки. У власній пластинці розташовані дрібні гемо- та лімфосудини. В ділянці тіла міхура слизова оболонка містить вузькі, досить високі складки слизової. Часто такі складки

мають значну висоту і розташовуються паралельно стінці, утворюючи при цьому, сполучення з суміжними складками. Такі високі складки слизової, від верхівки до основи, пронизують осьові каналці, що впадають в товщу власної пластинки слизової. Для слизової оболонки в ділянці шийки характерне поступове зменшення висоти складок, а також зникнення зв'язків між окремими складками. В дистальних відділах шийки внутрішня поверхня слизової оболонки стає майже рівною. Власна пластинка слизової оболонки містить поодинокі дрібні залози.

Для ссавців характерна добре розвинена м'язова оболонка стінки жовчного міхура. Найчастіше вона представлена двома шарами: внутрішнім, що містить пучки гладком'язових волокон з поздовжнім або косим напрямком відносно стінки і зовнішнім, волокна якого мають циркулярний напрямок. Основу м'язової оболонки складають компактно розташовані циркулярні пучки гладком'язових волокон. В невеликих ділянках розволокнення даної оболонки розташовані елементи мікроциркуляторного русла, що оточені сполучнотканинними волокнами. М'язова оболонка у всіх ділянках стінки жовчного міхура ссавців добре виражена, а в ділянці шийки, особливо її звуженої частини, вона потовщується, ущільнюється і утворює структуру подібну до сфінктера. У стінці жовчного міхура рослиноїдних ссавців, м'язова оболонка є найбільш широкою, порівняно з іншими оболонками. У рослиноїдних та хижих ссавців спостерігається розширення м'язової оболонки в ділянках дна ($355,07 \pm 0,2$ мкм та $238,11 \pm 0,2$ мкм, відповідно) і особливо, шийки міхура ($380,31 \pm 0,2$ мкм та $252,13 \pm 0,2$ мкм), а у всеїдних – вона найбільш широка в ділянках тіла і шийки міхура (відповідно $-306,28 \pm 0,2$ мкм та $-363,27 \pm 0,2$ мкм). В стінці тіла жовчного міхура всеїдних ссавців (свиня) м'язова оболонка складається, в основному, з щільно розташованих циркулярних пучків гладком'язових волокон. На зовнішній поверхні цієї оболонки утворюються поперечні перетяжки, що запобігають розволокненню м'язових пучків. Такі перетяжки утворилися внаслідок локального потовщення перимізію і розташовані рівномірно, вздовж м'язового пучка. Таким чином, розвиток потужної м'язової оболонки в стінці жовчного міхура ссавців став необхідним у зв'язку зі збільшенням зусиль для переміщення жовчі численними каналами слизової оболонки.

Адвентиційна оболонка стінки жовчного міхура ссавців побудована із волокнистої сполучної тканини і, в основному, виглядає широкою і компактною. Серед її сполучнотканинних волокон розташовані численні дрібні кровоносні і лімфатичні судини та дрібні нервові стовбурці, а у всеїдних тварин зустрічаються і дрібні залозисті елементи. Найбільш крупні судини

мікроциркуляторного русла, у адвентиції розташовуються переважно, в ділянці шийки, навколо сфінктера, що зумовлено необхідністю додаткової трофіки потовщеної м'язової оболонки. У адвентиційній оболонці шийки, в ділянках розволокнення, часто зустрічаються осередки жирової тканини. Адвентиція є найбільш вираженою оболонкою стінки жовчного міхура всеїдних тварин, її ширина збільшується від шийки, де складає $-478,51 \pm 0,2$ мкм до дна міхура - $572,16 \pm 0,2$ мкм.

Дослідження жовчного міхура ссавців показало, що спостерігаються особливості в будові структурних елементів стінки міхура в залежності від типу харчування. Так, для рослиноїдних ссавців характерне утворення найбільш складно побудованих структур слизової оболонки жовчного міхура, особливо в ділянці дна. В цій ділянці містяться численні, досить високі складки слизової, які на бічних поверхнях утворюють анастомози з суміжними складками і формують велику кількість тунелів, які часто розташовані в 2-3 яруси, що значно збільшує площу взаємодії покривного епітелію з жовчу. Крім того, власна пластинка слизової оболонки містить велику кількість різнокаліберних кровоносних та лімфатичних судин, а також дрібні лімфатичні вузлики та поодинокі залози, або їх невеликі скупчення. При цьому, залози розташовуються рівномірно в стінці дна і тіла міхура, але не містяться в шийці, а лімфатичні вузлики присутні в усіх ділянках стінки, але в більшій кількості і більш крупні розташовані саме в шийці. Для жовчного міхура рослиноїдних ссавців характерна добре розвинена м'язова оболонка у всіх частинах міхура, а особливо в шийці. М'язова оболонка складається з двох шарів гладком'язових волокон (поздовжнього та циркулярного). Більш потужним є циркулярний шар. Для адвентиційної оболонки характерне розташування великої кількості дрібних кровоносних і лімфатичних судин та дрібних нервових стовбурців. У хижих ссавців слизова оболонка стінки жовчного міхура тільки в ділянці тіла містить досить високі і вузькі складки слизової. Такі високі складки іноді розташовуються паралельно стінці і сполучаючись з суміжними складками утворюють ніби широкопетельні сітки. Складки слизової, від верхівки до основи пронизують щілиноподібні канали і впадають у товщу власної пластинки. У адвентиційній оболонці розташовані різні судинні структури. Серед гемосудин переважають артеріоли, а кількість веноулярних кровоносних судин значно зменшена, але спостерігається збільшення кількості лімфосудин. Такі зміни мікроциркуляторного судинного русла свідчать, що у хижаків відведення ультрафільтрату жовчі здійснюється переважно лімфатичними шляхами. Також у стінці жовчного міхура хижих ссавців, відсутні сформовані структури лімфоїдної системи у вигляді лімфатичних вузликів. Порівняно з

рослиноїдними та хижими ссавцями, слизова оболонка жовчного міхура всеїдних тварин утворює менш високі складки у всіх ділянках. Більшість складок слизової невисокі, з широкою основою, звужені до верхівки і розташовані рівномірно в ділянках дна і тіла міхура. В таких складках знаходяться судини мікроциркуляторного русла, що пронизують складки від верхівки до основи і зв'язуються з венозними колекторами у власній пластинці слизової оболонки. Серед численних судинних елементів стінки в ділянках дна та тіла міхура переважають різного калібру венулярні судини, якими переважно і відбувається відведення рідини в процесі реабсорбції жовчі. У слизовій оболонці жовчного міхура всеїдних ссавців знаходяться численні лімфатичні вузлики різних розмірів та форми. Розташовані вони поодиночки, або невеликими групами вздовж всієї стінки жовчного міхура. Саме в стінці жовчного міхура всеїдних тварин, спостерігається найбільша кількість таких сформованих структур лімфоїдної системи.

Дослідження різних ділянок стінки жовчного міхура людини дозволило виявити деякі особливості будови структурних елементів стінки в ділянках дна, тіла, та шийки міхура. У стінці жовчного міхура людини найбільш вираженою є адвентиційна оболонка, максимальну ширину вона має в ділянці дна - $667,31 \pm 0,2$ мкм, як і у всеїдних ссавців. Слизова і м'язова оболонки стінки найбільшу товщину мають в ділянці шийки міхура і складають $-129,12 \pm 0,2$ мкм та $-221,46 \pm 0,2$ мкм відповідно.

Слизова оболонка дна жовчного міхура містить численні складки. Такі складки мають широку основу, яка до верхівки поступово звужується і різну висоту. Кожна складка містить відростки, які утворюють анастомози з суміжними складками і відмежовують один від одного різнокаліберні тунелі. Між деякими суміжними складками утворюються потовщені сполучення, що містять численні дрібні тонкостінні судини мікроциркуляторного русла, але не містять відносно крупних гемосудин. Такі судинні елементи створюють численні анастомози з судинами мікроциркуляторного русла власної пластинки слизової оболонки. Як особливість будови стінки жовчного міхура людини, необхідно відзначити наявність численних вростань слизової оболонки, вкритих покривним епітелієм. Такі вростання слизової в стінку міхура виконують функцію відновлення зношеного та частково десквамованого епітелію, оскільки епітелій вростань є джерелом нових епітеліальних клітин для процесів регенерації. Власна пластинка слизової оболонки в різних ділянках має неоднакову товщину. В зонах потовщення власної пластинки і знаходяться вростання стовпчастого епітелію та залозисті елементи, що розташовуються невеликими групами і оточені сполучнотканинною капсулою.

В такій капсулі спостерігаються також, поодинокі різнокаліберні нервові стовбурці та комплекси поздовжніх тонкостінних судин різного діаметру. Крім того, у власній пластинці слизової розташовані скупчення дрібних лімфатичних вузликів. Найчастіше такі вузлики мають округлу форму і розміщені у товщі власної пластинки, або на межі між власною пластинкою і м'язовою оболонкою. В ділянці тіла міхура слизова оболонка містить численні досить високі складки, які містять більшу кількість вільних відростків. Спостерігається деяке ускладнення мікросудинної системи слизової оболонки, порівняно з ділянкою дна міхура. В складках слизової розташовані відносно крупні тонкостінні судини, особливо у верхівках складок, але іноді і в середній частині складок. Крім того, всі складки слизової містять поздовжньо спрямовані численні більш дрібні судинні елементи. В шийці жовчного міхура рельєф слизової оболонки майже не відрізняється від рельєфу стінки тіла міхура. Слизова оболонка містить досить високі складки, що мають широку основу, але звужені до верхівки і розташовані щільно. Таким чином можна зазначити, що у людини, на відміну від ссавців, слизова оболонка жовчного міхура у всіх ділянках стінки (дно, тіло, шийка) утворює численні досить високі складки слизової, які мають складну структуру і утворюють між собою сполучення. Стовпчастий епітелій вкриває всі складки слизової та їх сполучення, що значно збільшує площу контакту з жовчу і відповідно підвищує ефективність процесів концентрації жовчі. Крім того, ефективність процесів всмоктування та відведення рідини підвищується завдяки наявності добре розвиненої мікросудинної системи. Судинні елементи складок слизової оболонки утворюють численні анастомози з мікросудинами власної пластинки слизової оболонки, що також сприяє реабсорбції води і інших компонентів жовчі. В стінці жовчного міхура людини зустрічається менша кількість лімфатичних вузликів, порівняно з жовчним міхуром всеїдних ссавців.

В будові м'язової оболонки жовчного міхура людини можна чітко визначити два шари. Зовнішній шар містить компактно розташовані циркулярні пучки гладком'язових волокон, а внутрішній шар утворений поздовжніми пучками гладком'язових волокон, що розволокнюються з утворенням різноманітних проміжків. Відмічається невелике потовщення м'язової оболонки, переважно за рахунок розширення циркулярного шару м'язових волокон, в стінці тіла ($218,63 \pm 0,2$ мкм) та шийки ($221,46 \pm 0,2$ мкм) жовчного міхура.

Адвентиційна оболонка представлена щільною волокнистою сполучною тканиною, в ділянках розволокнення якої спостерігається невелика кількість судин гемомікроциркуляторного русла. В периферичних ділянках адвентиційної

оболонки, серед волокнистих структур спостерігаються невеликі осередки жирової тканини. В ділянці шийки міхура спостерігається збільшення кількості жирової тканини в адвентиції. В таких осередках жирової тканини розташовуються нервово-судинні пучки.

Підсумовуючи результати дослідження жовчного міхура людини, необхідно зазначити, що спостерігається ускладнення у будові всіх елементів стінки порівняно з іншими ссавцями. Про це свідчать відмінності у будові слизової оболонки, м'язової та адвентиційної, а також ускладнення мікроциркуляторного русла жовчного міхура людини. У будові стінки жовчного міхура людини поєднуються структурні особливості, які характерні травоїдним та всеїдним ссавцям. Так, в ділянці дна та тіла жовчного міхура людини між численними складками слизової оболонки утворюються різного діаметру тунелі, якими циркулює жовч і подібні структури спостерігалися у слизовій оболонці жовчного міхура рослиноїдних ссавців. А м'язова та адвентиційна оболонки стінки міхура людини, за структурними особливостями мають найбільшу подібність з такими оболонками в стінці жовчного міхура всеїдних ссавців. Крім того, в стінці жовчного міхура людини, як і рослиноїдних та всеїдних ссавців, містяться лімфатичні вузлики та залози. І найбільше відмінностей спостерігається у будові структурних елементів стінки жовчного міхура людини і хижих ссавців.

Будова всіх структурних елементів стінки жовчного міхура людини повністю пристосована до забезпечення функціонування цього органу з високою ефективністю. Виникнення та розвиток патології жовчного міхура та жовчовивідної системи людини можуть спричинити різні фактори: тип харчування, режим харчування, якість спожитої їжі, функціональний стан суміжних органів, внутрішній стан всього організму, фактори зовнішнього середовища. Одночасна сумарна дія таких різних факторів впливає на адаптаційні реакції організму людини.

Підсумовуючи вищезазначене можна зробити узагальнюючі висновки про два шляхи розвитку та становлення структурних елементів стінки жовчного міхура у порівняльно-анатомічному аспекті. Перший шлях полягає у характерних змінах складок слизової оболонки в процесі поступового ускладнення структурно-функціональної організації тварин. Інший шлях вдосконалення структур стінки жовчного міхура полягає у виникненні нових структурних елементів на різних етапах розвитку жовчного міхура як органа. Так у ссавців і людини, на відміну від риб і птахів, у оболонках стінки утворюються залозисті структури. Вони розташовані поодиноці, або у вигляді скупчень, нерівномірно у всіх ділянках жовчного міхура. Крім того, у

представників класу риб не зустрічаються лімфоїдні структури в стінці жовчного міхура. У птахів (рослиноїдні та всеїдні) у слизовій оболонці містяться лімфатичні вузлики. Для ссавців характерне збільшення кількості лімфоїдних компонентів в стінці жовчного міхура. Найбільша концентрація компонентів периферійної імунної системи у вигляді лімфатичних вузликів характерна для жовчного міхура всеїдних ссавців та людини.

При дослідженні жовчного міхура людини та тварин з різним типом харчування та різним ступенем еволюційного розвитку було встановлено, що відбувалося поступове ускладнення будови структур стінки жовчного міхура від риб до ссавців і найбільшої складності досягло у людини. Це пов'язане з тим, що людина в процесі еволюції пристосувалася до вживання в їжу дуже широкого спектра продуктів харчування, а тварини будь-якого виду, мають у природних умовах існування більш звужене харчування, навіть якщо за типом харчування це всеїдні тварини.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Автандилов Г. Г. Основы количественной патологической анатомии: учебное пособие / Г. Г. Автандилов. – М.: Медицина, 2002. – 238 с.
2. Агаханян Н. Г. Форма и объем желчного пузыря в инволютивный период онтогенеза человека по данным ультразвуковых исследований / Н. Г. Агаханян // Морфология. – 2009. – Т. 136, № 4. – С. 8–9.
3. Агонист опиатных рецепторов тримебутин в терапии функциональных расстройств желчного пузыря и сфинктера Одди / Э. П. Яковенко, Н. А. Агафонова, А. В. Иванов [и др.] // Лечащий врач. – 2014. – № 2 – С. 56–60.
4. Акаевский А. И. Анатомия домашних животных / А. И. Акаевский, Ю. Ф. Юдичев, С. Б. Селезнев; под. ред. С. Б. Селезнева. – [5-е. изд., перераб и доп.]. – М.: Аквариум-Принт, 2009. – 640 с.
5. Александровская О. В. Цитология, гистология, эмбриология / О. В. Александровская, Т. Н. Радостина, Н. А. Козлов. – М.: Агропромиздат, 1987. – Гл. 10: Пищеварительная система. – С. 375–380, 385.
6. Аллахвердиев М. К. К вопросу о железах желчного пузыря: тезисы докл. / М. К. Аллахвердиев // Морфология. – 2006. – Т. 129, № 4. – С. 8.
7. Анатомия внутрипеченочных желчных протоков, вариантность строения / А. В. Семенов, С. А. Бекбауов, А. В. Филин [и др.] // Хирургия. Журнал им. Пирогова. – 2009. – № 8. – С. 67–72.

8. Анатомия домашних животных: учебник для вузов / [Хрусталева И. В.; Шнейберг Я. И.; Жеребцов Н. А. и др.]; ред. И. В. Хрусталева. – [3-е изд., испр.]. – М.: Колос, 2000. – 704 с.
9. Анатомия собаки и кошки / [Н. В. Зеленецкий, Г. А. Хонин, А. Ф. Павлова и др.]. – СПб.: Логос, 2004. – 344 с.
10. Анатомия человека: учебник В 2 т. Т. 1. / [С. С. Михайлов, А. В. Чукбар, А. Г. Цыбульский и др.]; под ред. Л. Л. Колесникова. – М.: Медицина, 2011. – 704 с.
11. Анатомія свійських тварин: підручник / [С. К. Рудик, Ю. О. Павловський, Б. В. Криштофорова та ін.]; за ред. С. К. Рудика. – К.: Аграрна освіта, 2001. – 575 с.
12. Аносов І. П. Анатомія людини у схемах/ І. П. Аносов, В. Х. Хоматов. – К.: Вища школа, 2002. – 191 с.
13. Антипова Л. В. Анатомия и гистология сельскохозяйственных животных / Л. В. Антипова, В. С. Слободяник, С. М. Сулейманов. – М.: КолосС, 2005. – 384 с.
14. Антонюк О. П. Фізіологічна атрезія в ембріогенезі жовчних проток / О. П. Антонюк, М. П. Кавун, В. В. Кривецький // Вісник проблем біології і медицини. – 2011. – Т. 2, № 2. – С. 17–20.
15. Афанасьев Ю. И. Гистология, цитология и эмбриология / Ю. И. Афанасьев, С. Л. Кузнецова, Н. А. Юрина. – М.: Медицина, 2004. – 768 с.
16. Бабак О. Я. Роль и место антигомотоксической терапии в лечении болезней печени / О. Я. Бабак, Е. В. Колесникова. – К.: Книга-плюс, 2008. – 201 с.
17. Бабалич О. К. Спостереження аномалії жовчного міхура / О. К. Бабалич, А. А. Древятняк, Т. О. Петрова // Клінічна хірургія. – 2009. – № 3. – С. 31–62.
18. Бабенков Г. Д. Случай острого флегмонозного холецистита с аномалией развития желчевыводящих путей / Г. Д. Бабенков, В. В. Скиба, А. В. Иванько // Шпитальна хірургія. – 2013. – № 3. – С. 138.
19. Байда А. Применение мебеверина гидрохлорида при лечении дисфункции желчного пузыря в условиях поликлиники / А. Байда, О. Позднякова // Врач. – 2012. – № 9. – С. 69–72.
20. Балабай А. А. Структурна організація слизової оболонки жовчного міхура / А. А. Балабай // Вісник проблем біології і медицини. – 2006. – Вип. 2. – С. 174–176.
21. Баранская Е. К. Диагностика и возможности коррекции функциональной патологии билиарного тракта / Е. К. Баранская Е. Ю. Юрьева, Т. Л. Лемина //

- Клинич. перспективи гастроентерології, гепатології. – 2007. – № 2. – С. 7–11.
22. Бикова-Труедссон Н. І. Стан клітинної ланки імунітету у хворих з хронічним некалькульозним холециститом на тлі цукрового діабету II типу / Н. І. Бикова-Труедссон // Український морфологічний альманах. – 2009. – Т. 7, № 3. – С. 15–17.
 23. Боброннікова Л. Р. Вплив інфекційного фактору та імунометаболічних порушень на морфо-функціональний стан жовчного міхура у хворих на хронічний холецистит / Л. Р. Боброннікова, Л. В. Журавльова // Вісник проблем біології і медицини. – 2011. – Т. 1, № 2. – С. 105–109.
 24. Бойко В. І. Анатомія і фізіологія сільськогосподарських тварин / В. І. Бойко, М. В. Лисенко, М. Д. Замазій. – К.: Лібра, 1999. – 443 с.
 25. Будова стінки жовчного міхура риб зі змішаним типом харчування / С. І. Дубінін, О. Б. Рябушко, Н. А. Улановська-Циба, Н. О. Передерій // Актуальні проблеми сучасної медицини. – 2014. – Т. 14, № 2 (46). – С. 121–123.
 26. Булавенко Р. В. Антиоксидантний статус печінки свиноматок та їх плодів: наукове видання / Р. В. Булавенко // Вісник Полтавської державної аграрної академії. – 2010. – № 4. – С. 118–121.
 27. Бурдули Н. М. Влияние лазерной рефлексотерапии на моторную функцию желчного пузыря и физические свойства желчи у больных хроническим бескаменным холециститом / Н. М. Бурдули, Л. Г. Ранок // Терапевтический архив. – 2009. – Т. 81, № 2. – С. 57–61.
 28. Ван Бэнь Макро- и микроморфология печени овец тувинской короткожирнохвостой породы / Ван Бэнь, Н. В. Донкова // Вестник КрасГАУ. – 2015. – № 2. – С. 185–189.
 29. Ван Бэнь. Гистологические и гистохимические особенности печени овец при инвазиях / Ван Бэнь, Н. В. Донкова // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. – 2015. – № 2 (26). – С. 23–27.
 30. Вервега Б. М. Виявлення запалення жовчних проток при гострому панкреатиті біліарного походження / Б. М. Вервега // Буковинський мед. вісник. – 2013. – Т. 17, № 4. – С. 36–38.
 31. Внутрішньокістозне розташування жовчного міхура у хворого при гострому калькульозному флегмонозному холециститі / І. І. Булик, М. С. Загрійчук, Ю. І. Масюк [и др.] // Клінічна хірургія. – 2014. – № 2. – С. 76–77.
 32. Воробьева Э. И. Современная эволюционная морфология / Э. И. Воробьева, Э. Н. Мирзоян, Ю. В. Машкаев. – К.: Наукова думка, 1991. – 312 с.

33. Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов / Н. Н. Воронцов. – Новосибирск: Наука, 1967. – 240 с.
34. Воротынцева А. Диагностика и лечение дискинезий желчевыводящих путей / А. Воротынцева // Врач. – 2012. – № 10. – С. 33–37.
35. Галушин В. М. Адаптивные стратегии хищных птиц: дисс. ... доктора биол. наук: 03.00.16 / Галушин Владимир Михайлович. – Москва, 2005. – 49 с.
36. Ганиткевич Я. В. Исследование желчи. Биохимические и биофизические методы / Я. В. Ганиткевич, Я. И. Карбач. – К.: Вища школа, 1985. – 136 с.
37. Гарматина О. Ю. Современные методы неинвазивной визуализации желчевыводящих путей / О. Ю. Гарматина // Клінічна та експериментальна патологія. – 2014. – Т. 13, № 2. – С. 190–204.
38. Герусов Ю. М. Кровоснабжение желчного пузыря у позвоночных животных / Ю. М. Герусов // Науч. труды Сталинградского мед. ин-та. – 1950. – Т. 7. – С. 9-12.
39. Гистологическая характеристика курочек породы Корниш в постнатальном онтогенезе / Л. Тучемский, Ж. Емануйлова, В. Никитченко [и др.] // Птицеводство – 2011. – № 10. – С. 13–15.
40. Гістологія людини: підручник / [О. Д. Луцик, А. Й. Іванова, К. С. Кабак, Ю. Б. Чайковський]. – К.: Книга плюс, 2010. – 593 с.
41. Гнатюк М. С. Вікові особливості структурної перебудови стінки жовчного міхура в експериментальних тварин / М. С. Гнатюк, О. М. Кіт, І. С. Вардинець // Шпитальна хірургія. – 1999. – № 2. – С. 91-94.
42. Гнатюк М. С. Особливості локальних імунних реакцій при різних ураженнях жовчного міхура / М. С. Гнатюк, І. Я. Дзюбановський, Р. М. Гнатюк // Шпитальна хірургія. – 1998. – № 2. – С. 19–22.
43. Гнатюк М. С. Функціональні зміни печінки та їх корекція ентеросгелем в умовах експериментально змодельованого обтураційного холестазу / М. С. Гнатюк, М. М. Галей, І. М. Щур // Шпитальна хірургія. – 2007. – № 2. – С. 61–64.
44. Гойда С. М. Тенденції поширеності жовчнокам'яної хвороби серед населення України / С. М. Гойда // Український медичний часопис. – 2011. – № 4 (84). – С. 112–113.
45. Гребенев А. Л. Руководство по гастроэнтерологии. В 3 т. Т. 2. Болезни печени и билиарной системы / А. Л. Гребенев. – М.: Медицина, 1995. – 525 с.
46. Губергриц Н. Б. Внешнесекреторная недостаточность поджелудочной железы при нарушениях желчеобразования и желчеотделения: патогенез и лечение / Н. Б. Губергриц, Г. М. Лукашевич, Ю. А. Загоренко // Therapia. Укр. мед. вісник. – 2007. – № 7/8. – С. 66–72.

47. Гудин В.А. Физиология и этология сельскохозяйственных птиц: учебник / В. А. Гудин, В. Ф. Лысов, В. И. Максимов. – СПб.: Лань, 2010. – 336 с.
48. Данилов Р. К. Гистология. Эмбриология. Цитология: [учебн. для студ. мед. вузов] / Р. К. Данилов. – М.: Медицинское информационное агенство, 2006. – 456 с.
49. Дегтярева И. И. Заболевания органов пищеварения / И. И. Дегтярева. – К.: Демос. – 2000. – 321 с.
50. Дехтярьов П. А. Фізіологія риб: підручник / П. А. Дехтярьов, М. Ю. Євтушенко, І. М. Шерман. – К.: Аграрна освіта, 2008. – 341 с.
51. Дживанян К. А. О синусоидальных клетках печени птиц / К. А. Дживанян, Н. В. Адамян // Биол. журн. Армении. – 2009. – Т. 61, № 3. – С. 88–90.
52. Дзяк Г. В. Современные аспекты диагностики и лечения дискинезий желчевыводящих путей: метод. рекоменд. / Г. В. Дзяк. – Дніпропетровськ, 2004. – 20 с.
53. Диагностика и лечение заболеваний желчевыводящих путей: [учеб. пособие] / [И. В. Маев, А. А. Самсонов, Л. М. Салова и др.]. – М.: ГОУ ВУНМЦ МЗ РФ, 2003. – 96 с.
54. Долимив К. С. Инфильтрат желчного пузыря / К. С. Долимив, Ф. А. Ильхамов, А. Ш. Абдумажидов // Клінічна хірургія. – 2014. – № 3. – С. 23–24.
55. Дубина С. А. Вариации анатомического строения внепеченочных желчных протоков / С. А. Дубина, О. К. Зенин // Український журнал хірургії. – 2014. – № 1. – С. 134–139.
56. Дубинин С. И. Гранулемы в стенке желчного пузыря взрослого человека / С. И. Дубинин, Н. А. Волобуев, Н. А. Улановская-Цыба // Вісник проблем біології і медицини. – 2007. – Вип. 4. – С. 214–217.
57. Дубінін С. І. Вікові зміни жовчного міхура людини / С. І. Дубінін, Н. А. Улановська-Циба // Клінічна анатомія та оперативна хірургія. – 2006. – № 2. – С. 28–29.
58. Ендоскопічні транспапілярні методи лікування холедохолітазу, спричиненого множинними конкрементами / П. В. Огородник, А. Г. Дейниченко, Д. І. Христюк [та ін.] // Клінічна хірургія. – 2012. – № 1. – С. 10–13.
59. Зеленовский Н. В. Анатомия и физиология животных / Н. В. Зеленовский, А. П. Васильев, Л. К. Логинова. – [2-е изд.]. – М.: ИЦ Академия, 2009. – 464 с.
60. Зеленовский Н. В. Практикум по ветеринарной анатомии: в 3 т. Т. 3 / Н. В. Зеленовский. – СПб.: Логос, 2007. – 242 с.

61. Иванов А. А. Физиология рыб / А. А. Иванов. – М.: Мир, 2003. – 214 с.
62. Иванченкова Р.А. Особенности нарушений липидного обмена у больных желчнокаменной болезнью и холестерозом желчного пузыря / Р. А. Иванченкова, В. П. Гаценко, Е. Р. Алькова // Клиническая медицина. – 2010. – Т. 88, № 4. – С. 43–48.
63. Иващенко В.В. Редкий вариант удвоения желчного пузыря / В. В. Иващенко, К. К. Скворцов, К. К. Скворцов (мл.) // Вестник неотложной и восстановительной медицины. – 2013. – Т. 14, № 2. – С. 267–269.
64. Ильченко А. А. Болезни желчного пузыря и желчных путей / А. А. Ильченко. – М.: МИА, 2011. – 880 с.
65. Ильченко А. Роль билиарных дисфункций в патогенезе желчекаменной болезни / А. Ильченко, О. Делюкина // Врач. – 2011. – № 10. – С. 7–12.
66. Истинное удвоение желчного пузыря / Ю. Винник, И. Прусов, Е. Серова [и др.] // Врач. – 2013. – № 12. – С. 74–77.
67. Капшитарь А. В. Морфология желчного пузыря у больных острым холециститом, удаленного из минидоступа / А. В. Капшитарь // Патология. – 2015. – № 1 (33). – С. 95–98.
68. Каштальян М. А. Повреждение желчного пузыря во время лапароскопической холецистэктомии / М. А. Каштальян // Клінічна хірургія. – 2009. – № 7/8. – С. 53–55.
69. Козій М. С. Особливості гістологічної будови крайової зони печінки різних видів риб / М. С. Козій, І. М. Шерман // Рибогосподарська наука України. – 2009. – № 3. – С. 102–105.
70. Козлов В. И. Анатомия человека: учебное пособие / В. И. Козлов, О. А. Гурова. – М.: Практическая медицина, 2009. – 367 с.
71. Колокольцев В. Б. Морфология слизистой оболочки общего желчного протока человека при его обтурации / В. Б. Колокольцев, В. В. Семченко, Р. А. Орестович // Морфология. – 2006. – Т. 129, № 4. – С. 67.
72. Коновалов Д. Ю. Макроскопическая топография внепеченочных желчных путей / Д. Ю. Коновалов // Морфология. – 1995. – Т. 108, № 2. – С. 70–71.
73. Константинов В. М. Зоология позвоночных: [учебник для студ. вузов] / В. М. Константинов, С. П. Наумов, С. П. Шаталова. – 7-е изд., стереотип. – М.: Академия, 2012. – 448 с.
74. Константинов В. М. Сравнительная анатомия позвоночных животных / В. М. Константинов, С. П. Шаталов. – М.: Академия, 2005. – 304 с.
75. Красникова Л. В. Источники оттока желчи из печени у курицы кросса «Сибиряк-2» / Л. В. Красникова // Сельскохозяйственные науки и

агропромышленный комплекс на рубеже веков: V междунар. науч.-практ. конф. : тезисы докл. – Новосибирск, 2014. – С. 226–229.

76. Красникова Л. В. Особенности строения желчевыделительной системы у курицы, утки и гуся / Л. В. Красникова // Социально-экономические и общегуманитарные проблемы Российского общества в эпоху глобализации: XII конф. Омского аграрного техникума: тезисы докл. – Омск, 2015. – С. 48–49.
77. Красникова Л. В. Сравнительная анатомия особенностей строения печени у курицы, утки и гуся / Л. В. Красникова // Социально-экономические и общегуманитарные проблемы Российского общества в эпоху глобализации: XI конф. Омского аграрного техникума: тезисы докл. – Омск, 2014. – С. 62–63.
78. Кузнецов С. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкамбаров, В. Л. Горячкина. – М.: МИА, 2010. – 376 с.
79. Кузнецова Л. В. Вплив поліоксидонію на динаміку показників мікрогемодинаміки та перекисного окислення ліпідів у хворих на синдром хронічної втоми на тлі хронічного безкам'яного холециститу / Л. В. Кузнецова, В. М. Фролов, М. О. Пересадін // Український морфологічний альманах. – 2010. – Т. 8, № 2. – С. 110–114.
80. Курбонов К. М. Эндотелиальная недостаточность при послеоперационном желчном перитоните / К. М. Курбонов, Н. М. Даминова, Х. Ю. Шарипов // Анналы хирургии. – 2008. – № 3. – С. 66–69.
81. Курилкин В. В. Морфофункциональные показатели печени кур в постэмбриональном онтогенезе: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. вет. наук : спец. 06.02.01 «Диагностика болезней и терапия животных, патология, онкология и морфология животных»/ В. В. Курилкин. – Москва, 2011. – 17 с.
82. Кялян Г. П. Возрастные особенности мышечной оболочки общего желчного протока у человека / Г. П. Кялян, А. В. Азнаурян // Морфология. – 1995. – Т. 108, № 1. – С. 10–12.
83. Кялян Г. П. Реактивность звеньев гемомикроциркуляторного русла желчного пузыря в эксперименте / Г. П. Кялян, А. С. Канаян // Морфология. – 1996. – Т. 109, № 1. – С. 36–39.
84. Лапач С. Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel / С. Н. Лапач, А. В. Чубенко, П. Н. Бабич. – К.: Морион, 2001. – 408 с.

85. Лейтнер У. Практическое руководство по заболеваниям желчных путей / У. Лейтнер. – М.: ГЭОТАР-Мед., 2001. – 264 с.
86. Лидский А. Т. Хирургические заболевания печени и желчевыводящей системы / А. Т. Лидский. – М.: Медгиз, 1963. – 496 с.
87. Маев И. В. Диагностика и лечение билиарного сладжа у больных язвенной болезнью / И. В. Маев, Д. Т. Дичева, Т. А. Бурагина // РЖГГК. – 2007. – № 4. – С. 68–72.
88. Марушко Ю. В. Досвід застосування препарату «Холосас» при функціональних розладах біліарного тракту / Ю. В. Марушко, Т. В. Грищак // Современная педиатрия. – 2013. – № 4. – С. 125–128.
89. Медична біологія: підручник для студ. вищих мед. навч. закладів / В. П. Пішак, Ю. І. Бажора, Г. Ф. Жегунов [та ін.]. – Вінниця: Нова книга, 2004. – 656 с.
90. Меланіч С. Л. Можливості сучасної медицини в терапії захворювань біліарної системи / С. М. Меланіч // Сімейна медицина. – 2010. – № 4. – С. 79–85.
91. Меркулов Г. А. Курс патогистологической техники / Г. А. Меркулов. – Ленинград: Медицина. – 1969. – 422 с.
92. Минушкин О. Н. Билиарно-печеночная дисфункция / О. Н. Минушкин, В. А. Максимов. – М., 2008. – 26 с.
93. Минушкин О. Н. Билиарно-печеночная дисфункция. Понятие, классификация, диагностика, лечебные подходы и место Одестона в лечении / О. Н. Минушкин. – М., 2006. – 28 с.
94. Минушкин О. Н. Функциональные расстройства кишечника и желчевыводящих путей. Лечебные подходы, выбор спазмолитика / О. Н. Минушкин // Лечащий врач. – 2012. – № 2. – С. 64–67.
95. Мичурина С. В. Печень и региональные лимфатические узлы крыс после воздействия высокой температуры / С. В. Мичурина // Бюллетень СОРАМН. – 2011. – Т. 31, № 2. – С. 121–126.
96. Мишанин Ю. Ф. Ихтиопатология и ветеринарно-санитарная экспертиза рыбы: [учеб. пособие для студ вузов] / Ю. Ф. Мишанин. – СПб.: Лань. – 2012. – 560 с.
97. Міжнародна анатомічна номенклатура: Укр. стандарт: [навч. посіб. для студ. I-IV рівнів акредитації, лікарів-інтернів, курсантів, магістрів] / відп. ред. І. І. Бобрик, В. Г. Ковешніков. – К.: Здоров'я, 2001. – 327 с.
98. Морфологія сільськогосподарських тварин / [В. Т. Хомич, С. К. Рудик, В. С. Левчук та ін.]; за ред. В. Т. Хомича. - К.: Аграрна освіта, 2011. – 454 с.

99. Морфо-функціональний аналіз будови жовчного міхура хижих ссавців / С. І. Дубінін, О. Б. Рябушко, Н. А. Улановська-Циба, Н. О. Передерій // Актуальні питання медичної науки та практики. – 2015. – Вип. 82, т. 2, № 2. – С. 388–399.
100. Морфофункціональний стан гепато-біліарної системи в умовах експериментального гострого холециститу: монографія / [Дубінін С. І., Улановська-Циба Н. А., Передерій Н. О., Рябушко О. Б.]; Укр. мед. стомат. акад. – Полтава: [б. в.], 2013. – 181 с.
101. Моторно-эвакуаторная функция желчного пузыря у детей с хроническими гепатитами и портальной гипертензией / Н. И. Гончаренко, Б. А. Тарасюк, Т. А. Гридина [и др.] // Перинатология и педиатрия. – 2011. – № 1 (45). – С. 76–78.
102. Негреева А. Н. Формирование внутренних органов у свиней / А. Н. Негреева, В. А. Бабушкин, В. Г. Завьялова // Зоотехния. – 2004. – № 5. – С. 28–30.
103. Недид С. Н. Конструктивные особенности желчного пузыря у человека / С. Н. Недид, А. А. Родионов, В. И. Лабзин // Морфология. – 2006. – Т. 129, № 4. – С. 90–91.
104. Огулов А. Т. Желчный пузырь. С ним и без него / А. Т. Огулов, О. А. Хазова. – М.: Предтеча, 2009. – 83 с.
105. О कोरोков А. Н. Диагностика болезней внутренних органов: практ. рук-во. В 4 т. Т. 1 / А. Н. О कोरोков. – М.: Медицинская литература, 1999. – 560 с.
106. Олійник І. Ю. Особливості кропопостачання позапечінкових жовчних проток у перинатальному періоді онтогенезу людини / І. Ю. Олійник, А. С. Головацький, І. С. Кашперук-Карпюк // Клінічна анатомія та оперативна хірургія. – 2014. – Т. 13, № 1. – С. 77–79.
107. Олійник І. Ю. Розвиток і становлення топографії позапечінкових жовчних проток / І. Ю. Олійник, А. С. Головацький, І. С. Кашперук-Карпюк // Вісник проблем біології і медицини. – 2014. – Т. 3, № 2. – С. 29–32.
108. Оперативна хірургія і топографічна анатомія: [підручник для студ. стомат. фак. вищ. мед. навч. закладів III-IV рівнів акредитації] / за ред. М. С. Скрипникова; [М. С. Скрипников, А. М. Білич, В. І. Шепітько та ін.]. – К.: Вища школа, 2000. – 502 с.
109. Оперативная хирургия и топографическая анатомия / под ред. В. В. Кованова. – [4-е изд., доп.]. – М.: Медицина, 2001. – 408 с.

110. Особливості будови стінки жовчного міхура хижих риб / С. І. Дубінін, О. Б. Рябушко, М. А. Волобуєв, Н. А. Улановська-Циба // Вісник проблем біології і медицини. – 2014. – Вип. 2, т. 3 (109). – С. 109–113.
111. Передерій В. Г. Клінічні лекції з внутрішніх хвороб: лекції для студ. мед. вузів, інтернів і лікарів-терапевтів. В 2 т. Т. 2. Гастроентерологія, гематологія, нефрологія / В. Г. Передерій, С. М. Ткач; Укр. нац. мед. ун-т ім. О. О. Богомольця. – К.: [б. в.], 1998. – 448 с.
112. Пивняк Н. В. Пищеварение и обмен веществ у свиней / Н. В. Пивняк. – М.: Агропромиздат, 1971. – 169 с.
113. Писменская В. Н. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных / В. Н. Писменская, Е. М. Ленченко, Л. А. Голицына. – М.: Колос, 2006. – 280 с.
114. Пластика холедоха куксою міхурової протоки / С. І. Дубінін, С. В. Малик, Н. А. Улановська-Циба [та ін.] // Світ медицини та біології. – 2015. – № 1 (48). – С. 119–122.
115. Попова Ю. С. Болезни печени и желчного пузыря. Диагностика, лечение, профилактика / Ю. С. Попова. – СПб.: Крылов, 2008. – 192 с.
116. Практикум по анатомии с основами гистологии и эмбриологии сельскохозяйственных животных / [Вракин В. Ф., Сидорова М. В., Панов В. П., Иванова Л. Я.]. – [2-е изд., перераб. и доп.]. – М.: КолосС, 2003. – 270 с.
117. Прогнозування перебігу хронічних захворювань печінки і жовчного міхура у хворих різного віку та корекція порушення протирадикального захисту і мікроциркуляції: методичні рекомендації / [М. Ю. Коломієць, О. І. Федів, Р. Р. Бойчук та ін.]; Буковин. держ. мед. акад. – Чернівці: БДМА, 1997. – 32 с.
118. Прокопчук С. М. Випадок агенезії жовчного міхура / С. М. Прокопчук, А. М. Балко, О. І. Гречаник // Therapia. Укр. мед. вісник. – 2012. – № 9 (72), – С. 20.
119. Радзиховский А. П. Учет анатомических вариаций расположения пузырной артерии и пузырного протока для профилактики осложнений лапароскопической холецистэктомии / А. П. Радзиховский, Н. А. Мендель, К. В. Туманов // Український журнал хірургії. – 2011. – № 3. – С. 101–104.
120. Радченко Л. М. Холестероз жовчного міхура в жінок: значення, частота та кореляційні зв'язки / Л. М. Радченко // Сучасна гастроентерологія. – 2012. – № 4 – С. 21–24.
121. Распространенность заболеваний печени и желчного пузыря у пациентов с избыточной массой и ожирением / И. Р. Попова, С. С. Павлов,

- Д. В. Глущенко [и др.] // Клиническая медицина. – 2012. – Т. 90, № 10. – С. 38–43.
122. Романенко В. Д. Печень и регуляция межклеточного обмена (млекопитающие и рыбы): монография / В. Д. Романенко ; [отв. ред. М. Ф. Гулый] ; Акад. наук Укр. ССР, Ин-т гидробиологии. – К.: Наукова думка, 1978. – 184 с.
123. Ромер А. Анатомия позвоночных: в 2 т. Т. 2 / А. Ромер, Т. Парсонс. – М.: Мир, 1992. – 408 с.
124. Рябий С. І. Верифікація джерел кровопостачання спільної жовчної протоки у ранньому періоді онтогенезу людини / С. І. Рябий, Л. І. Гайдич // Клінічна анатомія та оперативна хірургія. – 2006. – Т. 5, № 2. – С. 81.
125. Рябий С. І. Морфологічні передумови виникнення природжених вад спільної жовчної протоки у пренатальному онтогенезі / С. І. Рябий // Буковинський медичний вісник. – 2013. – Т. 17, № 2. – С. 104–106.
126. Рябиков А. Я. Физиология и этология птиц: учебное пособие / А. Я. Рябиков. – Омск: ОмГТУ, 2012. – С. 98–99.
127. Рябушко О. Б. Морфологічні особливості будови стінки жовчного міхура тварин зі змішаним типом харчування / О. Б. Рябушко // Світ медицини та біології. – 2015. – № 4 (53). – С. 146–152.
128. Рябушко О. Б. Морфологічні особливості жовчного міхура хижих птахів / О. Б. Рябушко // Світ медицини та біології. – 2015. – № 1 (48). – С. 151–154.
129. Рябушко О. Б. Морфологічні особливості стінки жовчного міхура травоядних риб / О. Б. Рябушко // Світ медицини та біології. – 2014. – № 2 (44). – С. 154–158.
130. Рябушко О. Б. Структурна організація будови стінки жовчного міхура травоядних тварин / О. Б. Рябушко // Вісник проблем біології і медицини. – 2015. – Вип. 2, т. 3 (120). – С. 84–88.
131. Рябушко О. Б. Структурна організація відділів стінки жовчного міхура птахів зі змішаним типом харчування / О. Б. Рябушко // Вісник проблем біології і медицини. – 2014. – Вип. 4, т. 2 (114). – С. 78–82.
132. Сапин М. Р. Анатомия человека: в 2 т. Т.1 / М. Р. Сапин, Д. Б. Никитюк, В. С. Ревазов; под ред. М. Р. Сапина. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Медицина, 2001. – 639 с.
133. Сапин М. Р. Иммуные структуры пищеварительной системы / М. Р. Сапин. – М.: Медицина, 1987. – 224 с.
134. Сапин М. Р. Лимфоидная ткань в стенке желчного пузыря взрослого человека / М. Р. Сапин, Р. Э. Абирова, Г. Г. Аминова, Д. Е. Григоренко // Морфология. – 1998. – Т. 113, № 2. – С. 80–83.

135. Северин Е. С. Биохимия/ Е. С. Северин. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2005. – 784 с.
136. Синельников Р. Д. Атлас анатомии человека. В 3 т. Т. 2. Учение о внутренностях и сосудах / Р. Д. Синельников. – М.: Медицина, 1973. – С. 81–95.
137. Скопичев, В. Г. Сравнительная анатомия рыб: учебное пособие / В. Г. Скопичев. – СПб.: Просп. Науки, 2012. – 224 с.
138. Скрипников Н. С. Экспериментальный холецистит: монография / Н. С. Скрипников, В. С. Шевченко, С. И. Дубинин. – Полтава, 1991. – 52 с.
139. Слободян О. М. Анатомічна мінливість спільної жовчної протоки та її практичне значення / О. М. Слободян, Ю. Т. Ахтемійчук // Буковинський медичний вісник. – 2007. – Т. 11, № 3. – С. 155–159.
140. Слободян О. М. Морфогенез жовчного міхура в перинатальному періоді онтогенезу людини / М. О. Слободян // Морфологія. – 2007. – Т. 1, № 4. – С. 86–89.
141. Современная терапия заболеваний желчного пузыря и желчевыводящих путей у лиц молодого возраста с избыточной массой тела / Г. Я. Хасматуллина, Л. В. Волевач, Г. А. Хакамова [и др.] // Лечащий врач. – 2011. – № 7. – С. 83–86.
142. Структурна організація стінки жовчного міхура сірої гуски / С. І. Дубінін, О. Б. Рябушко, Н. А. Улановська-Циба, Н. О. Передерій // Світ медицини та біології. – 2014. – № 4 (46). – С. 92–95.
143. Структурно-функціональний стан стінки жовчного міхура людини / С.І. Дубінін, О.Б. Рябушко, Н.А.Улановська-Циба, Н.О. Передерій, А.В. Ваценко // Вісник проблем біології і медицини. – 2016. – Вип.2.т.3(130). – С. 255–259.
144. Тельцов Л. П. Продуктивность и законы развития организма животных / Л. П. Тельцов, Е. О. Михайлевская, И. Г. Музыка // Вестник АПК Верхневолжья. – 2011. – № 2. – С. 22–27.
145. Техвер Ю. Т. Гистология пищеварительных органов домашних животных. В 2 ч. Ч. 1 / Ю. Т. Техвер. – Тарту: ЭСХА, 1974. – С. 191–194, 206–209.
146. Ткаченко Б. И. Нормальная физиология человека / Б. И. Ткаченко. – [2-е изд.]. – М.: Медицина, 2005. – 928 с.
147. Традиционная конференция «Трудные вопросы гастроэнтерологии» (Донецк, декабрь 2010 г.) / подготов.: Н. Б. Губергриц, А. Н. Агибалов; ДНМУ им. М. Горького // Сучасна гастроентерологія. – 2011. – № 3. – С. 131–132.

148. Трухан Д. И. Болезни желчного пузыря и желчевыводящих путей: пассивное ожидание или активное наблюдение? / Д. И. Трухан // Клиническая перспектива гастроэнтерологии, гепатологии. – 2012. – № 3. – С. 26–30.
149. Убашеев О. И. Анатомо-гистологическая характеристика печени бурятской грубошерстной овцы: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 16.00.02 «Патология, онкология и морфология животных» / О. И. Убашеев. – Улан-Удэ, 2003. – 22 с.
150. Уголев А. М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организация и регуляция / А. М. Уголев. – Ленинград: Наука, 1972. – 358 с.
151. Уголев А. М. Физиология и патология пристеночного (контактного) пищеварения / А. М. Уголев. – Ленинград: Наука, 1967. – 230 с.
152. Улановська-Циба Н. А. Вікові зміни в будові слизової оболонки жовчного міхура людини / Н. А. Улановська-Циба // Вісник морфології. – 2008. – № 14 (1). – С. 36–39.
153. Улановська-Циба Н. А. Вікові зміни стінки жовчного міхура людини: дис. ... канд. біол. наук: 14.03.01 / Улановська-Циба Наталія Аркадіївна. – Полтава, 2009. – 145 с.
154. Улановська-Циба Н. А. Особливості будови стінки жовчного міхура у людини у віковому аспекті / Н. А. Улановська-Циба // Світ медицини та біології. – 2014. – № 2 (44). – С. 172–175.
155. Улумбеков Э. Г. Гистология. Эмбриология. Цитология / Э. Г. Улумбеков, Н. В. Бойчук, Ю. А. Челышев. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2016. – 928 с.
156. Физиология и этология животных / [В. Ф. Лысов, Т. В. Ипполитова, В. И. Максимов, Н. С. Шевелев]; под ред. В. И. Максимова. – [2-е изд., перераб. и доп.]. – М.: КолосС, 2012. – 605 с.
157. Филимонов В. И. Руководство по общей и клинической физиологии / В. И. Филимонов. – М.: МИА, 2002. – 958 с.
158. Филимонов В. И. Физиология: [пособие для студ. высш. учеб. заведений] / В. И. Филимонов. – Винница: Нова книга, 2009. – 486 с.
159. Філіппов Ю. О. Епідеміологічні особливості хвороб органів травлення та гастроентерологічна служба в Україні: здобутки, проблеми та шляхи їх вирішення / Ю. О. Філіппов, І. Ю. Скирда, Л. М. Петречук // Гастроентерологія. – 2007. – № 38. – С. 3–15.
160. Філіппов Ю. О. Хвороби органів травлення в Україні: якість медичної допомоги населенню / Ю. О. Філіппов // Новости медицины и фармации. – 2008. – № 239. – С. 6–7.

161. Функциональные расстройства билиарного тракта и их лечение / П. Селиверстов, Т. Скворцова, Л. Тетерина [и др.] // Врач. – 2013. – № 3. – С. 9–14.
162. Функциональные расстройства и острые неинфекционные заболевания органов пищеварения / [В. А. Максимов, К. К. Далидович, К. М. Тарасов, А. Л. Чернышев]; Рос. ун-т дружбы народов; Межотраслевое науч.-техн. об-ние "Гранит". – М.: АдамантЪ, 2009. – 383 с.
163. Хирургическое лечение больных с осложненными формами желчекаменной болезни / Д. А. Абдуллоев, К. М. Курбонов, А. О. Исоев [и др.] // Вестн. хирургии. – 2007 – № 2. – С. 69–71.
164. Хирургия печени и желчевыводящих путей / [А. А. Шалимов, С. А. Шалимов, М. Е. Ничитайло, Б. В. Доманский]. – К.: Здоров'я, 1993. – 512 с.
165. Хохлачева Н. А. Изучение распространенности желчекаменной болезни на основе прогностических исследований заболеваний гепатобилиарной системы. / Н. А. Хохлачева, А. Ю. Горбунов, Я. М. Вахрушев // Терапевтический архив. – 2012. – № 2. – С. 45–49.
166. Хэм А. Гистология: монография: в 5 т. / А. Хэм, Д. Кормак; пер. с англ. – М.: Мир, 1983. – Т. 2. – 254 с.; 1983. – Т. 4. – 245 с.
167. Цигикало О. В. Морфогенез сфінктерного апарату жовчного міхура та міхурової протоки / О. В. Цигикало // Вісник проблем біології і медицини. – 2013. – Т. 1, № 4. – С. 287–291.
168. Цигикало О. В. Розвиток сфінктерного апарату спільної жовчної протоки у ранньому онтогенезі людини / О. В. Цигикало // Вісник проблем біології і медицини. – 2013. – Т. 2, № 2. – С. 219–222.
169. Цигикало О. В. Розвиток та становлення топографії складових компонентів сфінктерного апарату позапечінкових жовчних проток у зародків та передплідів людини / О. В. Цигикало // Світ медицини та біології. – 2013. – № 4 (42). – С. 105–108.
170. Циммерман Я. С. Современные представления о механизмах камнеобразования в желчном пузыре и место билиарного сладжа в этом процессе / Я. С. Циммерман // Клиническая медицина. – 2010. – № 5. – С. 13–19.
171. Циммерман Я.С. Хронический холецистит и хронический панкреатит / Я. С. Циммерман; Перм. мед. акад.– Пермь, 2002. – 252 с.
172. Чаплыгина Е. В. Некоторые особенности формы желчного пузыря у лиц различных соматических типов по данным ультразвукового исследования / Е. В. Чаплыгина // Морфология. – 2006. – Т. 129, № 4. – С. 134.

173. Чаплыгина Е. В. Типовые и половые особенности морфофункциональных характеристик желчного пузыря по данным ультразвукового исследования / Е. В. Чаплыгина // Морфология. – 2009. – Т. 135, № 4. – С. 150.
174. Чернова В. М. Функціональні розлади біліарного тракту: клініка, діагностика, підходи до лікування / В. М. Чернова // Сучасна гастроентерологія. – 2009. – № 1. – С. 113–116.
175. Чумаков В. Ю. Частная анатомия домашних животных: учеб. пособие / В. Ю. Чумаков. – Абакан: Март, 2006. – 337 с.
176. Швец О. В. Функциональные заболевания билиарной системы: клинические проявления, принципы лечения / О. В. Швец // Укр. мед. часопис. – 2014. – № 4. – С. 68–69.
177. Швыдченко С. С. Желчеобразовательная функция печени карповых рыб при различной температуре водной среды: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.18 «Гидробиология» / С. С. Швыдченко. – Киев, 1987. – 16 с.
178. Шевченко Р. С. Клінічно-експериментальне обґрунтування хірургічного лікування хворих на гострий біліарний панкреатит: дис. ... доктора мед. наук: 14.01.03 / Шевченко Ростислав Станіславович. – Харків, 2008. – 305 с.
179. Шевченко В. С. Хирургия общего желчного протока (в эксперименте и клинике) / В. С. Шевченко, Н. С. Скрипников, С. И. Дубинин. – Полтава, 1993. – 148 с.
180. Шерлок Ш. Заболевания печени и желчных путей: практическое руководство для врачей / Ш. Шерлок, Дж. Дули; [пер. с англ.; под ред. З. Г. Апросиной, Н. А. Мухина]. – М.: ГЭОТАР Медицина, 1999. – 860 с.
181. Шеховцова Ю. А. Формы, размеры, пространственное расположение и строение стенки желчного пузыря: дис. ... канд. мед. наук: 14.03.01 / Шеховцова Юлия Александровна. – Красноярск, 2011. – 129 с.
182. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных / И. И. Шмальгаузен. – М.: Советская наука, 1947. – 539 с.
183. Щербинина М. Б. Желчекаменная болезнь, холестероз желчного пузыря, ксантогранулематозный холецистит: клинико-морфологические параллели / М. Б. Щербинина, Е. В. Закревская // Терапевтический архив. – 2008. – № 2. – С. 66–71.
184. Щербинина М. Б. Качество жизни пациентов после холецистэктомии / М. Б. Щербинина, Н. В. Горач, Е. В. Закревская // Сучасна гастроентерологія. – 2012. – № 4 (66). – С. 101–104.

185. Щербиніна М. Б. Епідеміологічний аналіз поширеності та захворюваності на жовчнокам'яну хворобу в Україні / М. Б. Щербиніна, М. І. Бабець // Охорона здоров'я України. – 2008. – № 1 (29). – С. 67–71.
186. Югай К. Д. Фізіологія травлення: навч. посіб. для студ. вищ. навч. закладів / К. Д. Югай, О. М. Бобрицька, В. В. Кочеткова. – Х.: Золоті сторінки, 2004. – 96 с.
187. Яковенко Э. П. Хронические заболевания внепеченочных желчевыводящих путей (диагностика и лечение) / Э. П. Яковенко, П. Я. Григорьев. – 2-е изд. – Минск: Доктор Дизайн, 2005. – 30 с.
188. Anatomical assessment of bile ducts of Luschka in human fetuses / N. Kocabiyik, B. Yalcin, Z. Kilbas [et al.] // Surgical and Radiologic Anatomy Journal. – 2009. – Vol. 31. – P. 517–521.
189. Anatomical variations and congenital anomalies of Extra Hepatic Biliary System encountered during Laparoscopic Cholecystectomy / K. A. H. Talpur, A. A. Laghari, S. A. Yousfani [et al.] // J. Pak. Med. Assoc. – 2010. – Vol. 60, № 2. – P. 89–93.
190. Anatomy of the hepatic hilar area: the plate system / Y. Kawarada, B. C. Das, H. Taoka [et al.] // J. Hepatobiliary Pancreat. Surg. – 2000. – Vol. 7. – P. 580–586.
191. Ando H. Embryology of the Biliary Tract / H. Ando // Dig. Surg. – 2010. – Vol. 27, № 2. – P. 87–89.
192. Aristotle S. An Unusual Variation of Extra Hepatic Biliary Ductal System: Hepaticocystic Duct / S. Aristotle, C. Felicia, S Sakthivealan // Journal of Clinical and Diagnostic Research. – 2011. – Vol. 5. – P. 984–985.
193. Aspevik R. K. Agenesis of the gallbladder / R. K. Aspevik, B. Hjelseth, O. Irtun // Tidsskr. Nor. Laegeforen. 2002. – Vol. 122, № 29. – P. 2774–2776.
194. Aziz S. H. Quantitative hisiomorphclogy of liver lobule and gallbladder of sheep / S. H. Aziz, G. S. Khatra // Indian J. anim. – 1985. – Vol. 55. – № 6. – P. 428–430.
195. Bailli J. Sphincter of Oddi Dysfunction / J. Bailli // Current gastroenterology report. – 2010. – Vol. 12. – P. 130–134.
196. Balistrery W. F. Intrahepatic cholestasis / W. F. Balistrery // Journal of Pediatric Gastroenterology & Nutrition. – 2002. – Vol. 35. – P. 17–23.
197. Barnes S. Trinle gallbladder: preoperative sonographic diagnosis / S. Barnes, H. Nagar, C. Levine // J. Ultrasound. Med. 2004. – Vol. 23, № 10. – P. 1399–1402.
198. Barnewolt C. E. Congenital abnormalities of the gastrointestinal tract / C. E. Barnewolt // Seminars in Roentgenology. – 2004. – Vol. 39, № 2. – P. 263–281.
199. Bile duct injuries associated with laparoscopic cholecystectomy: timing of repair and longterm outcomes / A. K. Sahajpal, S. C. Chow, E. Dixon [et al.] // Arch.

- Surg. – 2010. – Vol. 145. – P. 757–763.
200. Bosch A. The sphincter of Oddi / A. Bosch, L. R. Peca // Digestive diseases and sciences. – 2007. – Vol. 52, № 5. – P. 1211–1218.
201. Carlson B. M. Human Embryology and Developmental Biology / B. M. Carlson. – [3-rd ed.]. – New York: Elsevier Science (Mosby). – 2004. – 337 p.
202. Casillas R. A. Early laparoscopic cholecystectomy is the preferred management of acute cholecystitis / R. A. Casillas, S. Yegiyants, J. C. Collins // Arch. Surg. – 2008. – Vol. 143, № 6. – P. 533–537.
203. Dhawale A. The liver: a big organ with a big role / A. Dhawale // World poultry. – 2007. – Vol. 23, № 10. – P. 34–36.
204. Diffuse gallbladder wall thickening: differential diagnosis / A. C. van B. Vriesman, M. R. Engelbrecht, R. H. M. Smithuis [et al.] // Am. J. Roentgenol. – 2007. – Vol. 188. – P. 495–501.
205. Drossman D. A. The Functional Gastrointestinal Disorders and the Rome III Process / D. A. Drossman // Gastroenterology. – 2006. – Vol. 130. – P. 1377–1390.
206. Duodenal window revisited: A histological study using human fetuses / J. D. Yang, H. P. Hwang, J. H. Kim [et al.] // Conical Anatomy. – 2013. – Vol. 26. – № 5. – P. 598–609.
207. Duplication of the Extrahepatic Bile Duct with Anomalous Union of the Pancreaticobiliary System Revealed by MR Cholangiopancreatography / E. Choi, J. H. Byun, B. J. Park [et al.] // The British Journal of Radiology. – 2007. – Vol. 80. – P. e150–e154.
208. Elmi F. Nasobiliary tube management of postcholecystectomy bile leaks / F. Elmi, W. B. Silverman // Journal of Clinical Gastroenterology. – 2005. – Vol. 39. – P. 441–444.
209. Escobar Castro H. Biliary lithiasis in childhood: therapeutic approaches / H. Escobar Castro, M. D. GarciaNovo, P. Olivares // Annales Pediatrice. – 2004. – Vol. 60. – P. 170–174.
210. Ethnicity as a risk factor for bile duct injury during cholecystectomy / S. R. Downing, G. Dato, T. A. Oyetunji [et al.] // Arch. Surg. – 2010. – Vol. 145. – P. 785–787.
211. Fichtl J. Double gallbladder – a rare congenital variation / J. Fichtl, V. Tieska, J. Vodicka // Rozhl. Chir. – 2013. – Vol. 92. – P. 209–211.
212. Fracchia M. Biliary lipid composition in cholesterol microlithiasis / M. Fracchia, S. Pellegrini, P. Secreto // Gut. – 2001. – Vol. 48, № 2. – P. 702–706.
213. Gerzilov V. Meat Characteristics, Fatty Liver Weight and Blood Biochemical-Parameters in Force-Feeding Geese / V. Gerzilov, P. Petrov // Turkish J. of Agricultural and Nat. Sciences. – 2014. – Vol. 1. – P. 802–804.

214. Gupta N. Gallbladder and Cystic Duct Agenesis Diagnosed Laparoscopically / N. Gupta, S. K. Gupta, H. S. Kapoor // *Hepatobiliary and Pancreatic Diseases International*. – 2010. – Vol. 9. – P. 107–108.
215. Haligur A. Course and branch of the celiac artery in the red falcon (*Buteo rufinus*) / A. Haligm, A. Duzler // *Vetemarni Medicina*. – 2010. – Vol. 55. – P. 79–86.
216. Hall J. G. Current management of biliary strictures / J. G. Hall, T. N. Pappas // *Journal of Gastrointestinal Surgery*. – 2004. – Vol. 8, № 8. – P. 1098–1110.
217. Hamodi H. M. Comparative Anatomical, Histological and Histochemical Study of the Liver in Three Species of Birds / H. M. Hamodi, A. A. Abed, A. M. Taha // *Raf J Sci*. – 2013. – Vol. 24, № 5. – P. 12–23.
218. Heterogeneity of Subvesical Ducts or the Ducts of Luschka: A Study Using Drip-infusion Cholangiography- Computed Tomography in Patients and Cadaver Specimens / M. Kitami, G. Murakami, D. Suzuki [et al.] // *World Journal of Surgery*. – 2005. – Vol. 29. – P. 217–223.
219. Histological Changes in Liver and Pectoral Muscles of Broiler Chickens Slaughtered with and Without Naming of Allah / K. Tarek, A. Haligm, A. Duzler [et al.] // *Int. J. Poult. Sci*. – 2013.– Vol. 12 (9). – P. 550–552.
220. Hydrophobic bile salts inhibit gallbladder smooth muscle function via stimulation of GPBAR1 receptors and activation of KATP channels / B. Lavoie, O. B. Balemba, C. Godfrey [et al.] // *J. Phvsiy.* – 2010. – V.ol 588, № 17. – P. 3295–3305.
221. Jones E. A. Evolving concepts of the pathogenesis and treatment of the pruritus of cholestasis / E. A. Jones, N. V. Bergasa // *The Canadian Journal of Gastroenterology*. – 2000. – Vol. 14. – P. 33–40.
222. Karaliotas C. C. Liver and biliary tract surgery: From embryological anatomy to 3D-imaging and transplant innovations / C. C. Karaliotas. – Lavoisier, 2007. – 600 p.
223. Konig H. E. Anatomia der Vogel / H. E. Konig, R. Korbel, H.G. Liebich. – Sthatteauer GmbH, 2008. – S. 87-101.
224. Larobina M. Extrahepatic biliary anatomy at laparoscopic cholecystectomy: is aberrant anatomy Important? / M. Larobina, P. D. Nottleanz // *J. Surg*. – 2005. – Vol. 75. – P. 392–395.
225. McKiernan P. J. Neonatal Cholestasis / P. J. McKiernan // *SEM Magazine*. – 2002. – Vol. 7. – P. 153–165.
226. Michael L. Schilsky Inherited Metabolic / L. Michael // *Current Opinion in Gastroenterology Journal*. – 2004. – Vol. 20, № 3. – P. 198–207.
227. Moseley R. Liver and biliary tract / R. Moseley // *Current Opinion in*

- Gastroenterology. – 2003. – Vol. 19. – P. 181–184.
228. Nesland J. M. Chronic cholecystitis / J. M. Nesland // *Ultrastructural Pathology Journal*. – 2004. – Vol. 28, № 3. – P. 121–123.
229. Questionnaire for the Assessment of Biliary Symptoms / K. Romero, L. Johnson, G. L. Thistle [et al.] // *Am. J. Gastroenterol.* – 2003. – Vol. 98. – P. 1042–1051.
230. Risk factors of acute cholecystitis after endoscopic common bile duct stone removal / J. K. Lee, J. K. Ryu, J. K. Park [et al.] // *World J. Gastroenterol.* – 2006. – Vol. 14, № 12 (6). – P. 956–960.
231. Roskams T. Embryology of Extra and Intrahepatic Bile Ducts the Ductal Plate / T. Roskams, V. Desment // *The Anatomical record*. – 2008. – Vol. 291. – P. 628–635.
232. Selman H. A. Morphological and histological study for liver in local birds *Fulica Atra* / H. A. Selman // *Bas. J. Vet. Res.* – 2013. – Vol. 12, № 12. – P. 152–158.
233. Sezgin O. Ectopic Opening of the Cystic Bile Duct into the Stomach / O. Sezgin, E. Alantas, E. Ucbilek // *Turkish Journal Gastroenterologic*. – 2010. – № 21 (2). – P. 163–167.
234. Sivgnanam S. Histological studies on the gallbladder and biliary system in Guinea fowl / S. Sivgnanam, R. Geetha // *Indian Journal of Veterinary Anatomy*. – 2008. – № 20. – P. 60–61.
235. Statin use and risk of gallstone disease followed by cholecystectomy / M. Bodmer, Y. B. Brauchli, S. Krahenbuhl [et al.] // *JAMA*. – 2009. – Vol. 302, № 18. – P. 2001–2007.
236. Strazzabosco M. Functional Anatomy of Normal Bile Ducts / M. Strazzabosco, L. Fabris // *Anat Rec (Hoboken)*. – 2008. – Vol. 291. – P. 653–660.
237. Study of Subvesical Bile Duct (Duct of Lushka) in Resected Liver Specimens / K. Ko, J. Kamiye, M. Nagino [et al.] // *World Journal of Surgery*. – 2006. – Vol. 30. – P. 1316–1320.
238. Suchy F. Development of the Liver and Bile Ducts / F. Suchy, M. R. Narkewicz // *J. of Ped. Gastroenterol and Nutrition*. – 2002. – Vol. 35. – P. 4–6.
239. The frequency of bile duct crystals in patients with presumed biliary pancreatitis / M. Kohut, A. Nowak, E. Nowakowska-Dulawa [et al.] // *Gastrointestinal Endoscopy*. – 2001. – Vol. 54, № 1. – P. 37–41.
240. The liver biology and pathobiology / [Arias J. M., Popper H., Schachner D., Shafritz D. A.]. – New York: Raven Press, 1982. – 898 p.

241. The Relationship of Anatomic. Variation of Pancreatic Ductal Sistem and Pancreaticobiliary Diseases / S. Bang, J. H. Suh, B. K. Park [et al.] // Yonses Medical Journal. – 2006. – Vol. 47, № 2. – P. 243–248.
242. Thurley P. D. Laparoscopic cholecystectomy: postoperative imaging / P. D. Thurley, R. Dhingsa // Am. J. Roentpenol. – 2008 – Vol. 191 – P. 495–501.
243. Vakili K. Biliary anatomy and embryology / K. Vakili, E. Pomfret //Surg. Clin. North. Am. – 2008. – Vol. 88, № 6. – P. 1159–1174.
244. Woods C. M. Effects of bioactive agents on biliary motor function / C. M. Woods // Current Gastroenterology Reports Journal. – 2003. – Vol. 5 (2). – P. 154–159.
245. Wybourn C. Laparoscopic cholecystectomy for biliary dyskinesia. Which patients have long term benefit? / C. Wybourn, R. Kitsis, T. Baker // Surgery. – 2013. – Vol. 154. – P. 761–768.