Specyfika zaopatrzenia w krew mózgowia przeżuwaczy

MACIEJ ZDUN, HIERONIM FRĄCKOWIAK*

Centrum Weterynarii, Uniwersytet Mikołaja Kopernika w Toruniu, ul. Gagarina 7, 87-100 Toruń

*Zakład Anatomii Zwierząt, Wydział Medycyny Weterynaryjnej i Nauk o Zwierzętach, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, ul. Wojska Polskiego 71C, 60-625 Poznań

Otrzymano 07.02.2019

Zaakceptowano 16.04.2019

Zdun M., Frąckowiak H. Brain blood supply in ruminants

Summary

Domesticated ruminants play a key role in world livestock production, while some other ruminant species are important in the hunting economy. Non-farm species kept in zoological gardens pose a new challenge for veterinarians. In addition, cervids are increasingly often maintained under farm conditions, in which it may be necessary to undertake medical interventions.

The pattern of the brain base arteries is one of specific morphological features of species from the suborder Ruminantia, including the domestic cattle, zebu, buffalos, sheep, goats, reindeer and other deer species, giraffes, musk deer and antelopes. A specific feature of the arteries of the brain base in ruminants is the presence of the arterial nasal epidural rete mirabile, and in some species also the caudal epidural rete mirabile. In addition, in these animals the extracranial segment of the internal carotid artery obliterates, and as a consequence, blood flows into the brain by an alternative route from the maxillary artery, via the vasculature of the nasal epidural rete mirabile.

It is widely accepted that the retia mirabilia in the system of head arteries in mammals are the anatomical basis of the so-called selective brain cooling. Essentially, this mechanism consists in cooling the warm blood expelled from the left ventricle during the contraction of the heart, which flows to the brain, creating a vast vasculature of the rete mirabile. It is encircled by a cooler blood, returning from the nasal cavity via the cavernous sinus. Retia mirabilia located on the brain base are the main effectors of heat dissipation and protection of the brain from overheating. This mechanism fits into the very current topic of animal welfare.

Keywords: Artiodactyla, circle of Willis, brain vascularisation

Parzystokopytne (Artiodactyla) to jeden z dwudziestu współczesnych rzędów ssaków (65) skupiający liczne gatunki zwierząt, które podzielone są na trzy podrzędy: przeżuwacze (Ruminantia), wielbłądokszałtne (Tylopoda) i świniokszałtne (Suiformes) (53, 67). Przeżuwacze są najliczniejsze i bardzo ekspansywne, zasiedlają różne, niemal wszystkie strefy geograficzne i klimatyczne Ziemi. Olbrzymia plastyczność i możliwości adaptacyjne organizmów przeżuwaczy sprawiają, że ich rola biologiczna w różnych ekosystemach jest znaczna. Formy udomowione przeżuwaczy spełniają kluczową rolę w światowej produkcji zwierzęcej, a niektóre gatunki liczą się w gospodarce łowieckiej. Nowe wyzwania dla lekarzy weterynarii stanowią gatunki przeżuwaczy wykraczające poza listę zwierząt gospodarskich, żyjące w ogrodach zoologicznych i w prywatnych hodowlach, a także gatunki jeleniowatych, utrzymywane w warunkach fermowych.

W obrębie gromady ssaków przeżuwacze wyróżnia obecność czterokomorowego żołądka, który zapewnia im wykorzystanie błonnika i celulozy – elementów pokarmowych roślin. Zwierzęta te wyróżniają takie cechy, jak specyficzna budowa kończyn, uzębienia czy łóżyska. Mniej znaną cechą wspólną dla zwierząt z tego taksonu jest także specyficzny układ tętnic podstawy mózgowia.

Celem pracy było przedstawienie specyfiki tętnic podstawy mózgowia oraz aktualnych poglądów na temat roli unaczynienia tego obszaru ciała.

Szczególną cechą systemu ochrony mózgowia jest bariera krew–mózg, której istota sprowadza się do obecności w mózgowiu naczyń włosowatych typu ciągłego, zapewniających ścisłą kontrolę śródbłonna nad substancjami przenikającymi z krwi do środowiska tkankowego. Stanowi ona zatem naturalną przeszkodę przed biernym transportem wielu substancji z krwi

do mózgu na rzecz dominacji transportu aktywnego poprzez tę barierę.

Istnienie bariery krew–mózg wykazał Edwin Goldman w latach dwudziestych XX wieku, uczeń i kontynuator prac badawczych niemieckiego mikrobiologa i fizjologa Paula Ehrlicha. Obok bariery krew–mózg funkcjonuje także bariera krew–płyn mózgowo-rdzeniowy (12). Krew do ogromnej sieci naczyń włosowatych mózgowia doprowadza wyspecjalizowany system tętnic.

Pierwszy opis tętnic podstawy mózgowia u człowieka ogłosił angielski lekarz i anatom Thomas Willis w wielopomnym dziele pt. „Cerebri anatome: cui accessit nervorum descriptio et usus” (Anatomia mózgu z opisem jego nerwów i ich funkcją) w 1664 r. Osiągnięcia naukowe Thomasa Willisa upamiętniono terminem anatomicznym krąg Willisa. Określenie to jest powszechnie znane i nadal stosowane w publikacjach z zakresu anatomii. Także termin „neurologia” związany jest z tą wielką postacią siedemnastowiecznego świata nauki.

Schemat unaczynienia mózgowia w porównaniu z innymi narządami wykazuje znaczną specyfikę. Krew dopływa do koła tętniczego mózgu (*circulus arteriosus cerebri*), czyli kręgu Willisa, a następnie licznymi odgałęzieniami rozprowadzana jest do poszczególnych struktur i okolic mózgowia. Znamienne jest, że tętnicom tworzącym koło tętnicze mózgu i ich odgałęzieniom nie towarzyszą jednoimienne żyły. Odpływ krwi z mózgowia zapewniają natomiast żyły mózgu i zatoki żyłne opony twardej, które żyłami wypustowymi kierują krew do naczyń żylnych ułożonych poza jamą czaszkową.

Ułożone w jamie czaszkowej koło tętnicze mózgu jest utworzone przez obustronne tętnice donosowe mózgu (*arteriae cerebri rostrales*), połączone często za pośrednictwem tętnicy łączącej donosowej (*arteria communicans rostralis*), oraz tętnice łączące doogonowe (*arteriae communicans caudales*), zespolone z tętnicą podstawną (*arteria basilaris*), stanowiące zasadniczą część tętnic podstawy mózgowia.

Główne komponenty koła tętniczego mózgu, czyli tętnica donosowa mózgu i tętnica łącząca doogonowa, są naczyniami podziału końcowego tętnicy szyjnej wewnętrznej (*arteria carotis interna*). U konia i innych gatunków z rodziny koniowatych (Equidae) (25, 43, 63), u psa i wielu innych gatunków z rzędu drapieżnych (Carnivora) (13, 24, 38, 43), a także u człowieka i innych naczelnych tętnica szyjna wewnętrzna po oddzieleniu się od tętnicy szyjnej wspólnej (*arteria carotis communis*) wnika do jamy czaszkowej, gdzie przyczynia się do utworzenia koła tętniczego mózgu (39).

Odmienny schemat połączenia tętnic z kołem tętniczym mózgu występuje u przeżuwaczy domowych: bydła, owiec i kóz oraz innych, bardzo licznych gatunków z tego taksonu (1, 4-7, 10, 11, 24, 29, 42, 43,

48, 50, 51, 70, 75). Odmienność ta polega na występowaniu u tych zwierząt zjawiska obliteracji segmentu zewnątrzczaszkowego tętnicy szyjnej wewnętrznej. W konsekwencji odcięcia połączenia z tętnicą szyją wspólną źródłem krwi dla mózgowia u tych zwierząt staje się tętnica szczękowa (*arteria maxillaris*).

U przeżuwaczy od tętnicy szczękowej odchodzą gałęzie do położonej w jamie czaszkowej sieci dziwnej nadoponowej donosowej (*rete mirabile epidurale rostrale*), z której wyłania się krótki segment zachowanej tętnicy szyjnej wewnętrznej ulegający, podobnie jak u innych zwierząt, podziałowi końcowemu na tętnice stanowiące komponenty koła tętniczego mózgu.

Na podstawie analizy przebiegu tętnicy szyjnej wewnętrznej w obrębie sieci dziwnej nadoponowej donosowej u zwierząt z podrzędu przeżuwaczy Godynicki i wsp. (32) wyodrębniają w niej trzy segmenty, tj. przedsięciowy, śródsięciowy i nadsięciowy (*subretis, intraretis, supraretis*).

Fenomen obliteracji segmentu zewnątrzczaszkowego, czyli przedsięciowego tętnicy szyjnej wewnętrznej, został stwierdzony niemal u wszystkich gatunków z infrarzędu wyższych przeżuwaczy (Pecora), a wyjątek stanowi piżmowiec z rodziny piżmowcowatych (Moschidae) (24, 30). Przyczyny obliteracji tętnicy szyjnej wewnętrznej u przeżuwaczy Žedenov (77) upatrywał w przesunięciu części bębenkowej kości skroniowej w trakcie ontogenezy. Badania porównawcze z użyciem materiału płodowego potwierdziły zmianę topografii przebiegu części zewnątrzczaszkowej tętnicy szyjnej zewnętrznej w relacji do ucha środkowego. Efektem opisanych zmian jest wyłączenie naczyń krwionośnych z ucha środkowego, a w konsekwencji wyeliminowanie czynników emitujących zakłócenia odbioru dźwięków o niskiej częstotliwości. Powyższy proces u przeżuwaczy skutkuje doprowadzeniem do zupełnej inwolucji segmentu zewnątrzczaszkowego, czyli przedsięciowego tętnicy szyjnej wewnętrznej (74).

Obecność w systemie tętnic podstawy mózgowia u przeżuwaczy sieci dziwnej nadoponowej donosowej i równoczesna obliteracja segmentu zewnątrzczaszkowego tętnicy szyjnej wewnętrznej zostały opisane u zwierząt zaliczanych do wyższych przeżuwaczy. Natomiast u kanczyli, z rodziny kanczyłowatych (Tragulidae), należących do infrarzędu Tragulina, brak sieci dziwnej nadoponowej donosowej, a tętnica szyjna wewnętrzna po odejściu od tętnicy szyjnej wspólnej wnika do jamy czaszkowej i ulega podziałowi na gałęzie końcowe, które stanowią komponenty koła tętniczego mózgu (27, 58). Zatem opisane specyficzne cechy systemu tętnic podstawy mózgowia u wyższych przeżuwaczy można traktować jako kolejne wyróżniki, które poszerzają listę podobieństw morfologicznych zwierząt zaliczanych do tego taksonu.

Ułożona na powierzchni wewnętrznej podstawy czaszki sieć dziwna nadoponowa donosowa utworzona jest przez liczne, gęste i wzajemnie połączone tętnice,

Ryc. 1. Tętnicze sieci dziwne u bydła (preparat korozyjny)
 Objaśnienia: 1 – sieć dziwna nadoponowa donosowa; 2 – sieć dziwna nadoponowa doogonowa

do których krew dopływa gałęziami donosowymi (*rami rostrales ad rete mirabile epidurale rostrale*) i gałęzią doogonową do sieci (*ramus caudalis ad rete mirabile epidurale rostrale*), ponadto może łączyć się z tętnicą oczną zewnętrzną (*arteria ophthalmica externa*) oraz z tętnicą kłykciową (*arteria condylaris*).

Tętnica kłykciowa zespala się z siecią dziwną nadoponową donosową u gatunków z rodziny jeleniowatych (Cervidae) (47), u żyrafy z rodziny żyrafowatych (Giraffidae) oraz tylko u elanda z rodziny wołowatych (Bovidae) (24, 30). Z parzystą (prawą i lewą) siecią dziwną nadoponową donosową u gatunków zaliczanych do plemienia byków (Bovini), czyli bydła, zebu, bantenga, bawołu, bizona, jaka i żubra (53, 67) zespala się nieparzysta sieć dziwna nadoponowa doogonowa (*rete mirabile epidurale caudale*) połączona z tętnicą kłykciową (8, 20, 24, 30, 62, 71, 72, 75).

Krew z sieci dziwnej nadoponowej donosowej odpływa segmentem nadsieciowym tętnicy szyjnej wewnętrznej. Sieć dziwna nadoponowa donosowa występująca u przeżuwaczy została określona jako sieć typu dwubiegunowego, gdyż jeden biegun tworzą tętnice doprowadzające, a drugi tętnice odprowadzające krew z sieci (66). Sieć dziwna nadoponowa donosowa otoczona jest przez żylną zatokę jamistą, niemal zatopiona w przestrzeniach tej zatoki.

Poglądy badaczy na temat funkcji tętniczych sieci dziwnych u ssaków są zróżnicowane, a niekiedy skrajnie przeciwne.

Przeważa przekonanie, że funkcja tętniczych sieci dziwnych sprowadza się do zjawiska termoregulacji i do regulacji przepływu krwi do mózgowia (66). Powszechnie akceptowana jest teza, że sieci dziwne w układzie tętnic głowy u ssaków stanowią anatomiczne podłoże tzw. wybiórczego chłodzenia mózgu, mechanizmu, który tym mianem określili Hayward i Backer (40). Istota tego mechanizmu polega na ochładzaniu cieplejszej krwi, wytłoczonej z lewej komory w fazie skurczu serca, która płynie tętnicami do mózgowia, tworząc na swojej drodze obszerne rozlewisko w licznych naczyniach sieci dziwnej, omywane chłodniejszą, powracającą z obszaru jamy nosowej krwią przepływającą przez zatokę jamistą (3, 14, 40, 55, 56, 57, 66, 69). Eksperymentalnie wykazano, że wymiennik ciepła, który ochrania mózgowie przed hipertermią, umożliwia utrzymanie temperatury mózgowia na poziomie 40,5°C w trakcie wysiłku mięśniowego zwierzęcia. Po zakończeniu biegu przez antylopę Thomsona, w eksperymencie przeprowadzonym przez Taylor i Lyman (69), temperatura mózgowia była niższa o 3,25°C od temperatury krwi mierzonej w tętnicy szyjnej wspólnej. Caputa (14) wykazał u bydła, że temperatura podwzgórza przed rozpoczęciem eksperymentu była wyższa o 0,1°C, a po zakończeniu biegu była niższa o 1,3°C od temperatury krwi mierzonej również w tętnicy szyjnej wspólnej. Uniwersalność wybiórczego chłodzenia mózgu u ssaków potwierdzili Johnsen i wsp. (44, 45) oraz Johnsen i Folkow (46) na podstawie wyników kompleksowych eksperymentów przeprowadzonych u renifera. Caputa (14) wyraża pogląd, że tętnicze sieci dziwne u parzystokopytnych są jednym z głównych efektorów rozpraszania ciepła i uczestniczą w mechanizmie ochrony mózgu przed przegrzaniem. W świetle powyższych faktów można zakładać, że opisany mechanizm chłodzenia mózgu ma zastosowanie w sytuacji stresu cieplnego. Mechanizm ochrony mózgu przed przegrzaniem wpisuje się w bardzo aktualną tematykę zapewnienia zwierzętom dobrostanu. Mitchell i Lust (54) analizując publikacje dokumentujące udział sieci dziwnej w termoregulacji mózgu u parzystokopytnych, dochodzą do radykalnego wniosku, że sieć ta zapewnia zwierzętom z tego taksonu szerokie możliwości adaptacyjne do różnych środowisk bytowania, a tym samym ekspansję na Ziemi.

Hipotezę, że sieci dziwne pełnią funkcje hemodynamiczne, czyli regulują ciśnienie krwi dopływającej do mózgowia, można znaleźć w pracach licznych autorów (2, 9, 15, 21, 37, 52, 64, 66). Weryfikację tej hipotezy przeprowadzili dopiero Dieguez i wsp. (17-19) na podstawie wyników serii eksperymentów fizjologicznych, które wykazały, że tętnice tworzące sieci dziwne u parzystokopytnych nie reagują na stymulację adre-

Ryc. 2. Tętnice podstawy mózgowia żubra (preparat korozyjny)

Objaśnienia: 1 – tętnica donosowa mózgu; 2 – tętnica łącząca doogonowa; 3 – sieć dziwna nadoponowa donosowa; 4 – tętnica podstawna

nergiczną, a w konsekwencji nie mogą uczestniczyć w aktywnej regulacji przepływu krwi do mózgowia. Garcia-Villalon i wsp. (28) w eksperymentach przeprowadzonych na bydło i owcach stwierdzili, że udział naczyń sieci dziwnej w regulacji przepływu krwi do mózgowia jest minimalny. O'Brien i Bourke (59) stwierdzili także, że sieć dziwna strukturalnie nie jest zdolna do zmniejszania ciśnienia krwi dopływającej do mózgu. Krzymowski i wsp. (49) wykazali natomiast możliwość wymiany przeciwprądowej neuropeptydów i hormonów sterydowych pomiędzy krwią żylną i tętniczą w naczyniach sieci dziwnej nadoponowej donosowej i zatoki jamistej u owcy.

Tętnice podstawy mózgowia przeżuwaczy zbadano i opisano nie tylko u bydła, owiec i kóz, ale także u bawołu (8, 62), jaka (20, 71, 72) i zebu (62) oraz u zwierzyny łownej, gatunków z rodziny jeleniowatych: daniela, jelenia, sarny i łosia (33, 34, 41, 47, 76), ponadto u żubra (73, 75), żyrafy (26, 35, 36, 60), antylopa (22, 23) czy u gatunków z plemienia byków (75).

Badania porównawcze sieci dziwnej nadoponowej donosowej u gatunków przeżuwaczy domowych przeprowadzili Daniel i wsp. (16), a u gatunków z licznych rodzin przeżuwaczy wyniki obszernych studiów porównawczych przedstawili Godynicki i Frąckowiak (31). Analizy parametrów ilościowych tętnic sieci dziwnej u płodów bydła dokonali Ocal i Aslan (61).

Brak jest sieci dziwnej nadoponowej donosowej u Tragulina, taksonu siostrzanego do infrarzędu Pecora (27, 58). Sieć ta jest zatem cechą morfologiczną gatun-

ków z infrarzędu wyższych przeżuwaczy, a obecność sieci dziwnej nadoponowej doogonowej w systemie tętnic podstawy mózgowia jest morfologicznym wyróżnikiem zwierząt z plemienia byków. Natomiast obecność sieci dziwnej nadoponowej i kompletnie zachowana tętnica szyjna wewnętrzna wyróżniają wśród wyższych przeżuwaczy system tętnic podstawy mózgowia piżmowca. Pomimo braku jednoznacznego rozstrzygnięcia statusu sieci dziwnej nadoponowej jako cechy plezjomorficznej czy też apomorficznej (68) przedstawione cechy układu tętnic podstawy mózgowia można traktować jako wyróżniki morfologiczne potwierdzające usytuowanie gatunków w taksonomii. Stwierdzone prawidłowości morfologiczne dostarczają argumentów, które mogą być przydatne w dyskusji nad taksonomią gatunków i konstruowania klasyfikacji politetycznych, czyli bazujących na porównywaniu wielu cech organizmów.

Szeroka analiza anatomoporównawcza tętnic podstawy mózgowia u przeżuwaczy wykazała, że układ tych naczyń wykazuje uniwersalność u zwierząt zaliczanych do tego taksonu, choć nie jest pozbawiony cech specyficznych gatunkowo. Wykazana sieć dziwna nadoponowa donosowa uczestniczy w mechanizmie wybiórczego chłodzenia mózgu, który chroni organizm przed udarem cieplnym, a w konsekwencji może mieć wpływ na dobrostan zwierząt utrzymywanych przez człowieka.

Piśmiennictwo

1. Alsafy M. A. M., Kamal B., Elgendy S. A.: Morphological Configuration of the Brain Arterial Supply of the Goat (*Capra hircus*). J. Appl. Biol. Sci. 2017, 11, 39-43.
2. Ask-Upmark E.: The carotid sinus and the cerebral circulation. Acta Psych. Neurol. 1935, 6, 1-374.
3. Baker M., Hayward J.: Carotid rete and brain temperature of cats. Nature 1967, 216, 139-141.
4. Baldwin B.: The anatomy of the arterial supply to the cerebral region of the sheep and ox. Am. J. Anat. 1964, 115, 101-108.
5. Baldwin B. A., Bell F. R.: Effect of clamping carotid and vertebral arteries on the blood pressure in sheep. J. Physiol. 1960, 151, 39-40.
6. Baldwin B. A., Bell F. R.: The anatomy of the cerebral circulation in the sheep and ox. J. Anat. 1963, 97, 203-215.
7. Baldwin B. A., Bell F. R.: The contribution of the carotid and cerebral arteries to the blood supply of the cerebral cortex of sheep and calves. J. Physiol. 1960, 151, 9-10.
8. Bamel S. S., Dhingra L. D., Sharma D.: Anatomical studies on the arteries of the brain of the buffalo (*Bubalus bubalis*). I. The rete mirabile cerebri. Anat. Anz. 1975, 137, 440-446.
9. Barnett C., Marsden C.: Functions of the mammalian carotid rete mirabile. Nature 1961, 191, 88-89.
10. Brudnicki W.: Basilar arteries of the brain in domestic goat (*Capra hircus*). EJPAU 2000, 3, 2.
11. Brudnicki W., Gielecki J.: Morfometryczna analiza tętnic podstawy mózgowia u płodów bydła. Budowa i zmienność tętnic podstawy mózgowia. Zesz. Nauk. ATR Bydgoszcz 1996, 204, 53-62.
12. Brzezińska K., Ziaja M.: Struktura i funkcje bariery krew-mózg. Post. Biol. Kom. 2012, 39, 84-99.
13. Bugge J.: The cephalic arterial system in carnivores, with special reference to the systematic classification. Acta Anat. 1978, 101, 45-61.
14. Caputa M.: Mechanizmy obrony mózgu przed przegrzaniem u człowieka i niektórych innych gatunków ssaków. Rozpr. Uniw. M. Kopernika, Toruń 1982.
15. Citters R., Kemper W., Franklin D.: Blood flow and pressure in the giraffe carotid artery. Comp. Biochem. Physiol. 1969, 24, 1035-1042.
16. Daniel P., Dawes J., Marjorie M., Prichard M.: Studies of the carotid rete and its associated arteries. Philos. T. Roy. Soc. B. 1953, 237, 173-208.

17. Dieguez G., Conde V., Gomez B., Iglesias J. R., Marin J., Lluch S.: Rete mirabile of goat: in vitro effects of adrenergic stimulation. *Brain Res.* 1983, 289, 281-284.
18. Dieguez G., García A. L., Conde M. V., Gomez B., Santamaría L., Lluch S.: In vitro studies of the carotid rete mirabile of Artiodactyla. *Microvasc. Res.* 1987, 33, 143-154.
19. Dieguez G., García-Villalón A., Gomez B., Lluch S.: Hemodynamic significance of the carotid rete during changes in arterial blood pressure. *Am. J. Physiol.* 1988, 254, 770-775.
20. Ding Y., Shao B., Wang J.: The arterial supply to the brain of yak (*Bos Grunniens*). *Ann. Anat.* 2007, 189, 31-38.
21. Edelman N. H., Epstein P., Cherniack N. S., Fishman A.: Control of cerebral blood flow in the goat; role of carotid rete. *Amer. J. Physiol.* 1972, 223, 615-619.
22. Frąckowiak H., Dębiński D., Komosa M., Zdun M.: The arterial circle of the brain, its branches and connections in selected representatives of the Antilopinae. *J. Morphol.* 2015, 276, 766-771.
23. Frąckowiak H., Zdun M., Kowalczyk K., Komosa M., Kiełtyka-Kurc A.: Comparison of cerebral base arteries in antelopes of *Tragelaphus*, *Taurotragus* and *Boselaphus* genera. *Zoomorphology* 2014, 133, 351-357.
24. Frąckowiak H.: Magistrale tętnice głowy u niektórych rzędów ssaków. *Rocz. AR, Poznań* 2003, 336, 5-80.
25. Frąckowiak H., Giejdąs K.: Przebieg i zmienność tętnic na podstawie mózgowia u gatunków z rzędu Perissodactyla. *Rocz. AR, Poznań* 1998, 50, 109-117.
26. Frąckowiak H., Jakubowski H.: Arterial vascularization in the giraffe brain. *Ann. Zool. Fenn.* 2008, 45, 353-359.
27. Fukuta K., Kudo H., Sasaki M., Kimura J., Ismail D., Endo H.: Absence of carotid rete mirabile in small tropic ruminants: implications for the evolution of the arterial system in artiodactyls. *J. Anat.* 2007, 210, 112-116.
28. García-Villalón A., Dieguez G., Gomez B., Nava, Eduardo Santamaría L., Lluch S.: Mechanics of arteries forming the carotid rete of goat and cattle. *Microvasc. Res.* 1989, 37, 204-217.
29. Gillilan L. A.: Blood supply to brains of ungulates with and without a rete mirabile caroticum. *J. Comp. Neurol.* 1974, 153, 275-290.
30. Godynicki S.: Morfologia porównawcza układu głównych tętnic u niektórych zwierząt parzystokopytnych (Artiodactyla). *Rocz. AR, Poznań* 1972, 36, 1-60.
31. Godynicki S., Frąckowiak H., Jackowiak H.: Arterial branches supplying the rostral and caudal retia mirabilia in artiodactyls. *Folia Morphol. Warszawa* 1979, 4, 505-510.
32. Godynicki S., Frąckowiak H., Jackowiak H.: Internal carotid artery in rostral epidural rete mirabile in animals of the suborder ruminantia. *Folia Morphol. Warszawa* 1996, 4, 231-237.
33. Godynicki S., Wiland C.: Tętnice podstawy mózgowia u jelenia. *Rocz. WSR, Poznań* 1970, 49, 45-51.
34. Godynicki S., Wiland C.: Tętnice podstawy mózgowia u sarny (*Capreolus capreolus*). *Rocz. WSR, Poznań* 1971, 53, 47-54.
35. Goetz R.: Preliminary observations on the circulation in the giraffe. *Trans. Am. Coll. Cardiol.* 1955, 5, 239-248.
36. Goetz R., Kenn E.: Some aspects of the cardiovascular system in the giraffe. *Angiology* 1957, 8, 542-564.
37. Goshal N.: Thermoregulatory role of the cranial circulation in cerebral temperature control. *Vlaams Diergenm Tijd.* 1985, 54, 264-261.
38. Habermehl K. H.: Zur Topographie der Gehirngefäße des Hundes. *J. Vet. Med. C.* 1973, 2, 327-353.
39. Hawkins T. D., Scott W. C.: Bilateral rete carotidis in man. *Clin. Radiol.* 1967, 18, 163-165.
40. Hayward J., Baker M.: A comparative study of the role of the cerebral blood in the regulation of brain temperature in five mammals. *Brain Res.* 1969, 16, 417-440.
41. Jabłoński R.: Variation in the pattern of arteries of the encephalon base in roe deer. *Folia Biol. Kraków* 2005, 53, 31-34.
42. Jabłoński R., Wiland C.: Variation of the arteries of the brain sheep. *Folia Morphol. Warszawa* 1973, 32, 339-347.
43. Jenke T.: Die Gehirnarterien des Pferdes, Hundes, Rindes und Schweines verglichen mit denen des Menschen. *Inaug-Diss. Dresden* 1919.
44. Johnsen H., Blix A., Jørgensen L., Mercer J.: Vascular basis for regulation of nasal heat exchange in reindeer. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 1985, 249, 617-623.
45. Johnsen H., Blix A., Mercer J., Bolz K.: Selective cooling of the brain in reindeer. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 1987, 253, 848-853.
46. Johnsen H., Folkow L.: Vascular control of brain cooling in reindeer. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 1988, 254, 730-739.
47. Kiełtyka-Kurc A., Frąckowiak H., Brudnicki W.: The Arteries of Brain Base in Species of the Cervid Family. *Anat. Rec.* 2015, 298, 735-740.
48. König H.: Anatomie und Entwicklung der Blutgefäße in Schädelhöhle der Hauswiederkauer (Rind, Schaf und Ziege). *Ferdinand Enke Verl. Stuttgart* 1979.
49. Krzymowski T., Skipor J., Grzegorzewski W.: Cavernous sinus and carotid rete of sheep and sows as a possible place for countercurrent exchange of some neuropeptides and steroid hormones. *Anim. Reprod. Sci.* 1992, 29, 225-240.
50. Layunta J., Roldan R.: Contribution to the anatomic knowledge of brain blood supply in the goat. *Anat. Histol. Embryol.* 1982, 11, 242-249.
51. Längle D.: Korrosionsanatomische Untersuchungen am Blutgefäßsystem des Encephalon und der Meninges bei *Capra hircus*. *Inaug. Diss. München* 1973.
52. Lluch S., Dieguez G., García A. L., Gomez B.: Rete mirabile of goat: its flow-damping effect on cerebral circulation. *Am. J. Physiol.* 1985, 249, 482-489.
53. McKenna M., Bell S.: Classification of mammals above the species level. *Columbia University Press, New York* 1997.
54. Mitchell G., Lust A.: The carotid rete and artiodactyl success. *Biol. Lett.* 2008, 4, 415-418.
55. Narebski J.: Wewnątrzmożgowy wzorzec temperatury "set point" zwierząt stałocieplnych. *Acta Physiol.* 1973, suppl. 6, 77-89.
56. Nichelmann M.: Morphologische, funktionelle und praktische Aspekte von Gegenstromsystem im tierischen Organismus. *Mh. Vet. Med.* 1985, 40, 494-498.
57. Nichelmann M.: Thermoregulatorische Bedeutung der Mund- und Nasenhöhle von Hund und Katze. *Mh. Vet. Med.* 1981, 36, 64-69.
58. O'Brien H.: Cranial arterial pattern of the Sri Lankan spotted chevrotain, *Moschiola memmina*, and comparative basicranial osteology of the Tragulidae. *Peer J.* 2015, 3, e1451.
59. O'Brien H. D., Bourke J.: Physical and computational fluid dynamics models for the hemodynamics of the artiodactyl carotid rete. *J. Theor. Biol.* 2015, 386, 122-131.
60. O'Brien H. D., Gignac P. M., Hieronymus T. L., Witmer L. M.: A comparison of postnatal arterial patterns in a growth series of giraffe (*Artiodactyla*, *Giraffa camelopardalis*). *Peer J.* 2016, 4, e1696.
61. Ocal M. K., Aslan K.: A quantitative study on the retial arteries in the bovine fetus. *Ann. Anat.* 1994, 176, 151-153.
62. Rao K., Dayalu K., Puttanaiyah G.: A comparison of the circulus arteriosus of *Bos indicus* and *Bos bubalus*. *Mysore J. Agric. Sci.* 1968, 2, 35-37.
63. Rösslein C.: Angioarchitektonische Untersuchungen an den Arterien des Encephalon und der meninges beim Pferd. *Inaug-Diss., München* 1987.
64. Schramm U.: Zur funktionellen Morphologie des Rete caroticum der Hauskatze (*Felis sylvestris f. catus*). *Anat. Anz.* 1983, 153-239.
65. Shoshani J., McKenna M.: Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 1998, 9, 572-584.
66. Simoens P., Lauwers H., De Geest J., De Schaepe-drijver L.: Functional morphology of the cranial retia mirabilia in the domestic mammals. *Schweiz. Arch. Tierh.* 1987, 129, 295-307.
67. Simpson G.: The principles of classification and classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 1945.
68. Strauss W., Hetem R., Mitchell D., Maloney S., O'Brien H., Meyer L., Fuller A.: Body water conservation through selective brain cooling by the carotid rete: a physiological feature for surviving climate change? *Conserv. Physiol.* 2017, 5, 1-15.
69. Taylor C., Lyman C.: Heat storage in running antelopes: independence of brain and body temperatures. *Am. J. Physiol.* 1972, 222, 114-117.
70. Uehara M., Kudo N., Sugimura M.: Morphological studies on the rete mirabile epidurale in the calf. *Jap. J. Vet. Res.* 1978, 26, 11-18.
71. Wang X., Liu Y., Guo T., Wu J.: Anatomic peculiarities of the cerebral arterial system and blood supply in the yak (*Bos grunniens*). *J. Anim. Vet. Adv.* 2012, 11, 2533-2539.
72. Wang X., Liu Y., Zang L., Wang X., Wu J.: Comparative anatomical study of the epidural retia mirabilia in the yak and cattle. *Asian J. Anim. Vet. Adv.* 2012, 7, 884-890.
73. Węgrzyn M., Roskosz T., Makowiecka M.: Brain arteries of the European bison (*Bison bonasus*). *Ann. Warsaw Agric. Univ. SGGW* 1983, 11, 9-16.
74. Wible J.: Transformations in the extracranial course of the internal carotid artery in mammalian phylogeny. *J. Vertebr. Paleontol.* 1986, 6, 313-325.
75. Zdun M., Frąckowiak H., Kiełtyka-Kurc A., Kowalczyk K., Nabzdyk M., Timm A.: The arteries of brain base in species of Bovini tribe. *Anat. Rec.* 2013, 296, 1677-1682.
76. Zdun M., Jabłoński R., Dębiński D., Frąckowiak H.: The Eurasian Elk's (Alces alces) Brain Base Arteries in View of Vascular Variation. *Anat. Rec.* 2018, 345, 339-345.
77. Žedenov V.: Sosudistaja sistema Bovinae v sravnitel'no-anatomiočeskom izučeni i voprosy specifičnosti jeje morfoložii. IV. K voprosu oblitteracii vnutrennoj sonnoj arterii u krupnogo rogatego skota. *Arch. Anat. Gist. Embriol.* 1937, 16, 490-508.