

УДК 636.59:611.32.018.73

ДИНАМИКА МОРФОГЕНЕЗА ЛИМФОИДНОЙ ТКАНИ И ЕЕ ТОПОГРАФИЯ В СТЕНКЕ ЛИМФОИДНОГО ДИВЕРТИКУЛА ГУСЕЙ

Бырка Е.В.

Харьковская государственная зооветеринарная академия, г. Харьков, Украина

Определены динамика морфогенеза лимфоидной ткани и ее топография в стенке лимфоидного дивертикула (ЛД) тощей кишки у гусей крупной серой породы на 27 сутки инкубации и с суточного до 5-летнего возраста. В постэмбриональный период онтогенеза диффузная лимфоидная ткань является преобладающей в составе лимфоидной ткани стенки ЛД и всегда локализована в поверхностном слое собственной пластинки слизистой оболочки. Первичные и вторичные лимфоидные узелки сосредоточены в глубоком слое собственной пластинки и подслизистой основе слизистой, в мышечной и серозной оболочках. С 21-суточного возраста гусей лимфоидная ткань стенки ЛД имеет все уровни ее структурной организации: диффузную форму, предузелки, первичные и вторичные лимфоидные узелки. Наибольшая площадь лимфоидной ткани в стенке ЛД у гусей 3-месячного возраста. **Ключевые слова:** гуси, лимфоидный дивертикул тощей кишки, лимфоидная ткань.

DYNAMICS OF MORPHOGENESIS OF LYMPHOID TISSUE AND ITS TOPOGRAPHY IN THE WALL OF LYMPHOID DIVERTICULUM OF GEESE

Byrka E.V.

Kharkiv State Zooveterinary Academy, Kharkiv, Ukraine

The author has determined the dynamics of morphogenesis of lymphoid tissue and its topography in the wall of the lymphoid diverticulum (LD) of the jejunum in large gray geese on the 27th day of incubation and from 1 day-old to 5 years of age. In the postembryonic period of ontogenesis, diffuse lymphoid tissue is predominant in the lymphoid tissue of LD wall and is always localized in the surface layer of its mucous membrane plate. Primary and secondary lymphoid nodules are concentrated in the deep layer of its plate and submucosa of the mucous membrane, in the muscle and serous membranes. From the 21-day-old geese, the lymphoid tissue of the LD wall has all levels of its structural organization: diffuse form, pre-nodules, primary and secondary lymphoid nodules. The largest area of lymphoid tissue in the wall of LD is found in 3-month-old geese. **Keywords:** geese, lymphoid diverticulum of the jejunum, lymphoid tissue.

Введение. Лимфоидная ткань слизистых оболочек составляет более половины лимфоидной ткани организма [3]. Она формирует мощный биологический барьер, который защищает организм от чужеродных и, в первую очередь, инфекционных агентов, которые проникают через слизистые оболочки [1, 3]. Лимфоидная ткань пищеварительной трубки птиц, вместе с локализованными в ней иммунологически значащими клетками разных типов, образуют относительно самостоятельный отдел иммунной системы [3, 8]. Лимфоидные образования пищеварительной трубки являются компартментами, в которых лимфоидная ткань может располагаться диффузно, формировать скопления в виде лимфоидных узелков, миндалин, Пейеровых бляшек, лимфоидного дивертикула тощей кишки (дивертикула Меккеля) [2, 4, 7, 9].

Первые сообщения, опубликованные в 1984 году I. Olah, B. Glick, R.L.Jr. Taylor о происхождении, строении и функциональном значении лимфоидного дивертикула тощей кишки (дивертикула Меккеля) у птиц, положили начало морфологическим исследованиям его у разных видов птиц в онтогенезе [2]. Установлено, что индуктивные и эффекторные участки лимфоидной ткани формируются в разные периоды онтогенеза [6]. В последнее время появились сообщения о локализации лимфоидной ткани в лимфоидном дивертикуле водоплавающих птиц не только в слизистой, но и в мышечной и серозной оболочках [4, 7, 9]. Вопросы морфогенеза лимфоидной ткани и ее топографии в стенке лимфоидного дивертикула, в зависимости от возраста гусей, в специальной литературе освещены недостаточно, что и обусловило выбор темы наших исследований.

Материалы и методы исследований. Материалом для исследований послужил лимфоидный дивертикул тощей кишки от гусей крупной серой породы 1-, 3-, 7-, 14-, 21-суточного, 1-, 2-, 3-, 6-, 8-месячного и 1-, 2-, 3- и 5-летнего возраста (n=5). Исследуемый материал фиксировали в 8% водном нейтральном формалине и заливали в парафин. Серийные гистологические срезы толщиной 7-8 мкм окрашивали гематоксилином и эозином, анилино-блау-оранжем по Маллори [5].

Результаты исследований. Нами установлено, что на 27 сутки инкубации в собственном слое слизистой оболочки желточного стебелька как предшественника лимфоидного дивертикула (ЛД) выявляются отдельные структуры лимфоидной ткани (ЛТ).

У суточных гусят в подэпителиальном слое собственной пластинки слизистой оболочки ЛД продолжается процесс формирования структур ЛТ. В серозной оболочке наблюдается скопление лимфоцитов вокруг кровеносных сосудов. В составе ЛТ выявляются ретикулоциты, лимфоциты, макрофаги, эозинофилы, ретикулярные волокна и одиночные клетки фибробластиче-

ского ряда. Преобладающими в клеточной популяции ЛТ являются лимфоциты. Одиночные лимфоциты обнаруживаются интраэпителиально и на поверхности слизистой оболочки. Относительная площадь ЛТ составляет 50,30% площади стенки ЛД.

В последующий возрастной период гусей диффузная ЛТ постепенно занимает всю площадь собственной пластинки слизистой оболочки. Так, у гусят 3-суточного возраста, в сравнении с 1-суточными, ЛТ занимает 58,00% площади стенки ЛД. В этом возрасте в составе диффузной ЛТ впервые выявляются предузелки (3-4 в площади среза), которые представляют собой более плотные скопления лимфоцитов. В собственном слое слизистой оболочки верхушки ЛД и его средней части, вокруг крипт выявляются одиночные очаги формирования первичных лимфоидных узелков, которые являются составной частью иммунных структур, ассоциированных со слизистой оболочкой [8]. Их основой служит ретикулярная ткань, заселенная малыми лимфоцитами, эозинофильными лейкоцитами и одиночными макрофагами. Периферия первичных лимфоидных узелков окружена фибробластами и одиночными коллагеновыми волокнами.

У гусят 7-суточного возраста в собственном слое слизистой оболочки ЛД продолжается формирование диффузной ЛТ, предузелков и первичных лимфоидных узелков. Относительная площадь ЛТ достигает 72,20%. Лимфоциты выявляются как интраэпителиально, так и на поверхности слизистой оболочки ЛД. Диффузная ЛТ располагается подэпителиально в основной пластинке слизистой оболочки. Формирование предузелков и первичных лимфоидных узелков происходит в глубоком слое собственной пластинки вокруг крипт. В составе ЛТ преобладают лимфоциты с интенсивно пиронинофильной цитоплазмой. Диффузная ЛТ выявляется вокруг кровеносных сосудов, в мышечной и серозной оболочках.

У гусят 14-суточного возраста ЛТ представлена диффузной формой, предузелками и формирующимися первичными лимфоидными узелками. Лимфоидные узелки выявляются в глубоком слое собственной пластинки слизистой оболочки ЛД. Они окружены соединительнотканной оболочкой – «лимфоидным пояском». Лимфоциты выявляются интраэпителиально, на поверхности слизистой оболочки, а также в просвете крипт – в составе их секрета. В мышечной оболочке диффузная ЛТ выявляется между мышечными слоями. Первичные лимфоидные узелки появляются в серозной оболочке верхушки ЛД. Вместе с тем относительная площадь ЛТ уменьшается до 67,20%, что обусловлено увеличением площади крипт до 17,93%. При этом, абсолютная площадь ЛТ, по сравнению с такой у 7-суточных гусят, увеличивается в 1,4 раза.

У 21-суточных гусят ЛТ представлена всеми уровнями ее структурной организации: диффузной формой с предузелками, первичными и вторичными лимфоидными узелками. Абсолютная площадь ЛТ продолжает увеличиваться, а относительная уменьшается, составляя 64,70%, что объясняется также процессом увеличения площади крипт. Их площадь достигает 24,74%. Лимфоциты выявляются на поверхности слизистой оболочки ЛД, межэпителиально и в составе секрета крипт. В поверхностном слое основной пластинки слизистой оболочки лимфоциты размещены диффузно, местами относительно плотно. Площадь диффузной ЛТ с предузелками (87,00%) значительно превышает площадь лимфоидных узелков (13,00%). В глубоком слое собственной пластинки выявляются первичные лимфоидные узелки, относительная площадь которых составляет 11,30%. Сформированные первичные лимфоидные узелки округлой формы и окружены соединительнотканной оболочкой. Основу первичных лимфоидных узелков составляет ретикулярная ткань, в петлях которой равномерно размещены малые и средние лимфоциты. Преобладают средние лимфоциты с пиронинофильной цитоплазмой. В глубоком слое собственной пластинки слизистой оболочки выявляются также одиночные вторичные лимфоидные узелки, процент которых в ЛТ составляет 1,70. Их периферию заселяют малые лимфоциты, размещенные в 4-5 рядов. В центральной, светлой части узелков, клетки сосредоточены в виде «розеток». В центре каждой из них находится макрофаг, окруженный лимфоцитами, что указывает на антигенпрезентацию. Между розетками размещены малые, средние и большие лимфоциты с пиронинофильной цитоплазмой. Ретикулярный остов между клетками четко просматривается. Между слоями мышечной оболочки основы и средней части ЛД выявляется диффузная ЛТ. В тканях верхушки ЛД лимфоциты окружают кровеносные сосуды, образуя скопления в форме «муфт». На мезентериальной поверхности серозной оболочки ЛД, вокруг кровеносных сосудов выявляются одиночные первичные лимфоидные узелки.

У гусят месячного возраста относительная площадь ЛТ в стенке ЛД увеличивается до 76,08%. Преобладает диффузная ЛТ с наличием в ней отдельных скоплений в виде предузелков. Сосредоточена она подэпителиально в собственном слое слизистой оболочки и вокруг крипт. Средняя площадь первичных и вторичных лимфоидных узелков, по сравнению с такой у 21-суточных, увеличилась в 7,5 раз. Лимфоидные узелки выявляются в глубоком слое собственной пластинки слизистой оболочки, подслизистой основе, между слоями мышечной и в серозной оболочках. В центре отдельных лимфоидных узелков выявляются клетки с фигурами митоза, а также плазмобласты и плазматические клетки с эксцентрично расположенным ядром и интенсивно пиронинофильной цитоплазмой. То есть, имеет место антигенпрезентация, пролиферация и дифференциация клеток, характерных для антигенного ответа и формирования вторичных лимфоидных узелков.

У гусят 2-месячного возраста площади диффузной ЛТ и лимфоидных узелков соотносятся 85,60% и 14,40%. Диффузная ЛТ сформирована подэпителиально в собственном слое слизистой оболочки и вокруг крипт. Первичные лимфоидные узелки размещаются в глубоком слое собственной пластинки слизистой оболочки. Вторичные сосредоточены в глубоком слое собственной пластинки, в подслизистом слое слизистой оболочки, между слоями мышечной и в серозной оболочках.

Слизистая оболочка ЛД гусят 3-месячного возраста достигает наибольшего его развития – отношение ее площади к общей площади стенки составляет 92,08%. Относительная площадь ЛТ увеличивается до 83,77%. При этом площадь диффузной ЛТ уменьшается до 54,90%, а площадь лимфоидных узелков достигает 45,10%. Увеличение этих морфологических компонентов считается показателем степени активизации основной функции органа [10]. Диффузная лимфоидная ткань с предузелками от основы до верхушки ЛД сосредоточена в поверхностном слое собственной пластинки слизистой оболочки. Первичные лимфоидные узелки размещены в глубоком слое собственной пластинки, в подслизистой основе слизистой оболочки, а также в мышечной и серозной оболочках. Они окружены «лимфоидными поясками» и их относительная площадь составляет 7,80%. В собственном слое слизистой оболочки они овальной формы, размещены вдоль складок, а в подслизистой основе – шаровидные и овальные, размещены иногда по 2-3. Вторичные лимфоидные узелки сосредоточены преимущественно в глубоком слое собственной пластинки и подслизистой основе слизистой оболочки. Количество вторичных лимфоидных узелков на площади ЛТ составляет 28,10%. Считаем, что у гусят 3-месячного возраста структуры иммунной защиты в стенке ЛД достигают своего полного развития.

В 6-месячном возрасте гусей заметно изменяются количественные и качественные показатели ЛТ. Относительная площадь диффузной ЛТ у них, по сравнению с 3-месячными, увеличивается до 85,50%. Она размещена в собственном слое слизистой оболочки подэпителиально и вокруг крипт. Относительная площадь лимфоидных узелков составляет лишь 14,50%, что обусловлено уменьшением их количества и занимаемой ими площади. Первичные лимфоидные узелки овальной и шаровидной формы. Они размещены в глубоком слое собственной пластинки, подслизистой основе слизистой оболочки и между слоями мышечной оболочки. Вторичные лимфоидные узелки овальной формы, сосредоточены в глубоком слое собственной пластинки и подслизистой основе слизистой оболочки. Их относительная площадь сокращается до 5,10%.

В соответствии с биологическими особенностями гусей крупной серой породы, их 8-месячный возраст считается периодом достижения половой зрелости. При этом, площадь слизистой оболочки ЛД гусей в площади стенки составляет 88,54%. Относительная площадь диффузной ЛТ, по сравнению с 6-месячными, уменьшается до 84,30%, а лимфоидных узелков увеличивается до 15,70%. Увеличивается средняя площадь лимфоидного узелка, но количество их уменьшается. Их относительная площадь в лимфоидной ткани ЛД составляет 6,70%. Сформированные первичные лимфоидные узелки локализируются в глубоком слое собственной пластинки и подслизистой основе слизистой оболочки. В мышечной и серозной оболочках первичные лимфоидные узелки размещаются одиночно и группами, формируя лентовидные образования. Ретикулярная основа первичных лимфоидных узелков плотно заселена лимфоцитами. Увеличилось количество вторичных лимфоидных узелков. Их относительная площадь составляет 9,00%. Сформированные шаровидные вторичные лимфоидные узелки локализованы в глубоком слое собственной пластинки слизистой оболочки, а овальные - в ее подслизистой основе. Во вторичных лимфоидных узелках отчетливо выделяется светлый центр и периферия, плотно заселенная лимфоцитами, расположенными в 4-5 рядов.

У гусей, достигших годовалого возраста, уменьшается площадь слизистой оболочки ЛД до 80,87%. ЛТ представлена диффузной формой, предузелками, первичными и вторичными лимфоидными узелками. Относительная площадь лимфоидной ткани, по сравнению с такой у гусей 8-месячного возраста, уменьшается до 70,15%. В основной пластинке слизистой и мышечной оболочек ЛД преобладает диффузная ЛТ, с наличием в ней предузелков. Относительная площадь ее составляет 80,70%. Процент первичных лимфоидных узелков в площади ЛТ составляет 14,20. Они шаровидной формы, размещаются в одиночку в глубоком слое собственной пластинки слизистой и мышечной оболочек. Вторичные лимфоидные узелки выявляются в подслизистой основе слизистой оболочки. Их процент в общей площади ЛТ снижается до 5,10.

Структура лимфоидной ткани стенки ЛД у гусей 2-летнего возраста, по сравнению с годовалыми, остается без изменений, то есть она представлена диффузной формой, предузелками, первичными и вторичными лимфоидными узелками. Общая площадь ЛТ в площади среза стенки ЛД увеличилась до 75,71%. Диффузная ЛТ с одиночными предузелками размещается подэпителиально в основной пластинке слизистой оболочки и вокруг крипт. Относительная площадь диффузной ЛТ уменьшается до 76,00%, тогда как площадь лимфоидных узелков увеличивается до 24,00%. Относительная площадь первичных лимфоидных узелков (20,60%) существенно превалирует над вторичными (3,40%). Первичные и вторичные узелки преимущественно овальной формы. Размещены в одиночку в глубоком слое собственной пластинки сли-

зистой оболочки. В подслизистом слое слизистой, в мышечной и серозной оболочках лимфоидные узелки располагаются последовательно, формируя лентовидные образования.

У гусей 3-летнего возраста площадь ЛТ в стенке ЛД составляет 76,01%. Диффузная ЛТ размещается в основной пластинке слизистой оболочки подэпителиально и вокруг крипт. Предузелки одиночные. Диффузная ЛТ также выявляется в прослойках между слоями мышечной оболочки. Относительная площадь ее составляет 88,50%. Одиночные первичные лимфоидные узелки овальной формы размещаются в подслизистой основе слизистой оболочки. Уменьшение их количества на площади среза и средней их площади обусловили снижение их относительной площади до 7,08%. Уменьшилось количество вторичных лимфоидных узелков. Они размещаются в одиночку в глубоком слое основной пластинки и подслизистой основе слизистой оболочки. Некоторое увеличение средней площади вторичного лимфоидного узелка обусловило увеличение их относительной площади до 4,42%.

У гусей 5-летнего возраста имеет место некоторое уменьшение относительной площади ЛТ (73,68%). В основной пластинке слизистой оболочки ЛД преобладает диффузная ЛТ с одиночными предузелками. В мышечной оболочке диффузная ЛТ размещена преимущественно вокруг кровеносных сосудов. Ее относительная площадь уменьшается до 84,00%, а лимфоидных узелков увеличивается до 16,00%, что объясняется увеличением их количества и общей площади. Первичные лимфоидные узелки преобладают над вторичными. Их относительная площадь составляет 8,90%. Они размещаются в одиночку в глубоком слое собственной пластинки, подслизистом слое слизистой, а в мышечной оболочке - группами по 2-3. Вторичные лимфоидные узелки овальной формы, сосредоточены в подслизистой основе слизистой оболочки. Их относительная площадь - 7,10%.

Заключение. В конце эмбрионального периода онтогенеза гусей в основной пластинке слизистой оболочки ЛД выявляются формирующиеся структуры диффузной лимфоидной ткани. В постэмбриональный период диффузная лимфоидная ткань является преобладающей в составе лимфоидной ткани стенки ЛД и локализована в поверхностном слое собственной пластинки слизистой оболочки. С 7-суточного возраста она определяется в мышечной и серозной оболочках. С 21-суточного возраста гусей лимфоидная ткань стенки ЛД имеет все уровни ее структурной организации – диффузную форму, предузелки, первичные и вторичные лимфоидные узелки. У гусей 3-месячного возраста лимфоидная ткань в стенке ЛД достигает наибольшей площади, что свидетельствует о полном развитии структур иммунной защиты у этого вида птиц. Это необходимо учитывать при выращивании гусей крупной серой породы. У гусей, достигших половой зрелости, одногодичных и старше, общая площадь ЛТ в стенке ЛД несколько уменьшается. Первичные и вторичные лимфоидные узелки сосредоточены в глубоком слое собственной пластинки и в подслизистой основе слизистой, а также в мышечной и серозной оболочках. С 8-месячного возраста гусей в мышечной и серозной оболочках ЛД лимфоидные узелки располагаются последовательно, формируя лентовидные образования.

Литература. 1. Ganusov, V. *Experimental and mathematical approaches to quantify recirculation kinetics of lymphocytes* / V. Ganusov, M. Tomura // bioRxiv 268326. DOI: <https://doi.org/10.1101/268326>. 2. Olah, I. *Meckel's diverticulum. II. A novel lymphoepithelial organ in the chicken* / I. Olah, B. Glick, R.L.Jr. Taylor // *Anatomical Record*. – 1984. – Feb ; 208(2). – P. 253-263. 3. Olah, I. *Structure of the Avian Lymphoid System* // I. Oláh, N. Nagy, L.Vervelde // In K. Schat, B. Kaspers & P. Kaiser (Ed.), *Avian Immunology*. Academic Press in the United States of America, 2014. – P 11-44. 4. Бырка, Е. В. *Морфогенез лимфоидного дивертикула тощей кишки у гусей в постнатальный период онтогенеза* / Е. В. Бырка // *Ученые записки УО ВГАВМ*. – Витебск, 2018. – Т. 54. – В. 2. – С. 9–12. 5. Горальський, Л. П. *Основи гістологічної техніки і морфофункціональні методи досліджень у нормі та при патології* / Л. П. Горальський, В. Т. Хомич, О. І. Кононьський. – Житомир : Полісся, 2011. – 288 с. 6. Крок, Г. С. *Морфологические особенности сельскохозяйственных птиц в конце эмбриогенеза и в ранние периоды постэмбрионального онтогенеза* / Г. С. Крок // *Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных животных*. – М., 1962. – Вып. 1. – С. 11-14. 7. Мазуркевич, Т. А. *Особливості локалізації лімфоїдної тканини в імунних утвореннях стінки кишечника, дивертикулі Меккеля і сліпокишкових дивертикулах качок* / Т. А. Мазуркевич, В. Т. Хомич // *Науковий вісник ЛНУВМБ імені С.С. Гжицького*. – 2017. – Т. 19, № 82. – С. 30-35. 8. Сапин, М. Р. *Иммунные структуры пищеварительной системы* / М. Р. Сапин. – М. : Медицина, 1987. – 224 с. 9. Хомич, В.Т. *Особливості локалізації лімфоїдної тканини в імунних утвореннях стінки тонкої кишки і дивертикулі Меккеля качок* / В. Т. Хомич, Т. А. Мазуркевич // *Біологія тварин*. – 2015. – Т. 17, № 2. – С. 151-156. 10. Яблоков А. В. *Эволюционное учение* / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – 6-е изд. – М. : Высшая школа, 2006. – 310 с.

Статья передана в печать 05.04.2019 г.