DOI 10.52368/2078-0109-2023-59-4-51-56 УДК 636.5.034

#### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ФОЛЛИКУЛЯРНОГО ЭПИТЕЛИЯ В ОВОГЕНЕЗЕ У АУТОСЕКСНОГО ГИБРИДА ЯПОНСКОГО ПЕРЕПЕЛА

### \*Федотов Д.Н., \*Васютёнок В.И., \*\*Кусенков А.В.

\*УО «Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины», г. Витебск, Республика Беларусь

\*\*ОАО «Солигорская птицефабрика», г. Солигорск, Республика Беларусь

В статье представлены результаты изучения морфологических преобразований фолликулярного эпителия в овогенезе у аутосексного гибрида японского перепела в условиях промышленного выращивания. В зависимости от морфологии фолликулярного эпителия на разных этапах его развития впервые выделено 7 стадий, каждая из которых соответствует определенному диаметру овоцита и определенному этапу овогенеза. Установлено, что развитие овоцита и окружающего его фолликулярного эпителия в ходе овогенеза у аутосексного гибрида японского перепела представляет собой один из примеров сопряженных изменений внутри единой функциональной системы — фолликула. Фолликулярный эпителий птиц не может рассматриваться как примитивный ни филогенетический (эта класс достаточно высоко стоит в филогенетическом ряду позвоночных), ни онтогенетический. Ключевые слова: перепела, гибрид, фолликул, яичник, овоцит, эпителий, ядро, мембрана.

## MORPHOLOGICAL TRANSFORMATIONS OF FOLLICULAR EPITHELIUM DURING OOGENESIS IN AN AUTOSEX HYBRID OF JAPANESE QUAIL

\*Fiadotau D.N., \*Vasiutsionak V.I., \*\*Kusenkou A.V.

\*Vitebsk State Academy of Veterinary Medicine,
Vitebsk, Republic of Belarus

\*\*Soligorsk Poultry Farm,
Soligorsk, Republic of Belarus

The article presents the results of studies on the morphological transformations of the follicular epithelium during oogenesis in an autosex hybrid of the Japanese quail under industrial growing conditions. Depending on the morphology of the follicular epithelium at different stages of its development, 7 stages were first identified, each of which corresponds to a certain diameter of the oocyte and a certain stage of oogenesis. It has been established that the development of the oocyte and the surrounding follicular epithelium during oogenesis in an autosex hybrid of the Japanese quail is another example of covariation within a single functional system – the follicle. The follicular epithelium of birds cannot be considered primitive, neither phylogenetically (this class is quite high in the vertebrate phylogeny) nor ontogenetically. **Keywords:** quail, hybrid, follicle, ovary, oocyte, epithelium, nucleus, membrane.

**Введение.** Перепеловодство, поставленное на промышленный уровень, в Республике Беларусь является самой молодой из всех аграрных отраслей. Несмотря на это, темпы его развития, востребованность и конкурентоспособность продукции в современных рыночных условиях ставит перед исследователями задачи, направленные на увеличение яичной продуктивности [6].

Выявление возрастных закономерностей и видовых особенностей морфологической организации яичника и структурных эквивалентов его функционального состояния представляет одну из фундаментальных проблем не только морфологии, но и птицеводства [1, 4, 5,10, 13]. Несмотря на имеющиеся фундаментальные сведения в области функциональной морфологии половой системы самок, у представителей таких продуктивных птиц, как перепел, имеются единичные сообщения, посвященные анализу морфологической организации яичника и структурных преобразований, обусловленных возрастным фактором [2, 3, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15].

**Цель исследований**. Определить морфологические преобразования фолликулярного эпителия в овогенезе у аутосексного гибрида японского перепела.

**Материалы и методы исследований.** Морфологический материал отбирался от аутосексного гибрида японского перепела, выращиваемого в условиях ОАО «Солигорская птицефабрика». Для гистологического исследования брали яичники, фиксировали в 10%-ном нейтральном формалине, а в дальнейшем заливали в парафин. Из каждого блока изготавливали гистологические срезы (толщиной 5-8 мкм), окрашивали гематоксилин-эозином.

**Результаты исследований.** В зависимости от морфологии фолликулярного эпителия на разных этапах его развития выделено 7 стадий (стадии отражены в таблице 1), каждая из которых соответствует определенному диаметру овоцита и определенному этапу овогенеза. Все овариальные овоциты находятся на интрофолликулярной стадии.

Таблица 1 – Соотношение морфологии фолликулярного эпителия с диаметром (d) ооцита и высотой (h) эпителиального пласта (высота фолликулярного эпителия и диаметр ооцитов

даны в мкм)

даны в мкм)		
Стадии развития, вид эпителия	d, мкм	h, мкм
I стадия	30-60	3-5
Однослойный плоский фолликулярный		
II стадия	70-130	6-8
Однослойный кубический фолликулярный		
III стадия	150-250	10-12
Однослойный призматический		
IV стадия	290-500	14-18
«Временно неупорядоченный» фолликулярный		
V стадия	600-1000	18-22
Однослойный многорядный призматический фолликулярный		
VI стадия	1000-2500	9-12
Однорядный призматический фолликулярный		
VII стадия		
Однослойный кубический	10000-14000	6-8
Однослойный плоский	25000	3-5

І стадия. Однослойный плоский фолликулярный эпителий характерен для овоцитов диаметром 30-60 мкм. Высота фолликулярных клеток — 3-5 мкм, ядра их уплощены параллельно поверхности овоцита, содержат, как и на последующих стадиях, по одному ядрышку со сгущенным хроматином, прилежащему к ядерной мембране. Цитоплазма фолликулярных клеток однородна, оксифильна. Тека фолликула еще отсутствует. Ядро овоцита находится на диплотенной стадии профазы мейоза, овоплазма оксифильна, за исключением наиболее мелких овоцитов (диаметром 20-30 мкм), у которых она слабо базофильна.

II стадия. Однослойный кубический фолликулярный эпителий одевает поверхность овоцита с диаметром 70-130 мкм; высота клеток — 6-8 мкм, ядра их округлой формы, расположены ближе к апикальному полюсу клетки. Цитоплазма фолликулярных клеток менее оксифильна, чем на предыдущей стадии. Тека фолликула еще не выражена. Хромосомы в ядре овоцита окрашиваются менее интенсивно, на них расположены многочисленные ядрышкоподобные (белковые) тела.

III стадия. У овоцитов с диаметром 150-250 мкм фолликулярный эпителий приобретает вид однослойного призматического. Высота клеток — 10-12 мкм. Становление призматической формы клеток происходит неодновременно по всей поверхности овоцитов (так как на поверхности овоцита у перепелят можно наблюдать участки плоского, кубического и призматического по форме своей клеток фолликулярного эпителия). Само появление в составе фолликулов участков с призматическим эпителием у перепелят наблюдается при меньших диаметрах овоцитов (110-120 мкм), чем у половозрелых перепелов. Ядра в клетках призматического фолликулярного эпителия обычно расположены апикально, в отдельных клетках — базально. Возрастает базофилия цитоплазмы фолликулярных клеток, наиболее интенсивная — в их базальных частях. У перепелят базофилия цитоплазмы фолликулярных клеток появляется неодновременно с изменением их формы с кубической на призматическую. В прилежащей к фолликулу соединительнотканной строме яичника дифференцируется внутренняя тека, представленная слоем сильно уплощенных веретеновидных клеток. Хромосомы ядра овоцита имеют вид ламповых щеток, в кариоплазме располагаются белковые тела разных размеров.

IV стадия. «Временно неупорядоченный» фолликулярный эпителий характерен для овоцитов диаметром 290-500 мкм, высота его клеток — 14-18 мкм. Часть клеток располагается характерным для однослойного многорядного призматического эпителия образом, то есть во всю высоту пласта, с ядрами, располагающимися на разных его уровнях; местами же эпителиоциты группируются один над другим либо заклинены базально или апикально между другими клетками, не достигая противоположной части пласта. В данный период наблюдается значительное количество митозов фолликулярных клеток, плоскости деления которых проходят преимущественно параллельно поверхности овоцитов. Базофилия цитоплазмы фолликулярного эпителия возрастает. В ядре овоцита располагаются белковые тела, хромосомы постепенно перестают выявляться. Желточная оболочка тонкая, незначительно определяется.

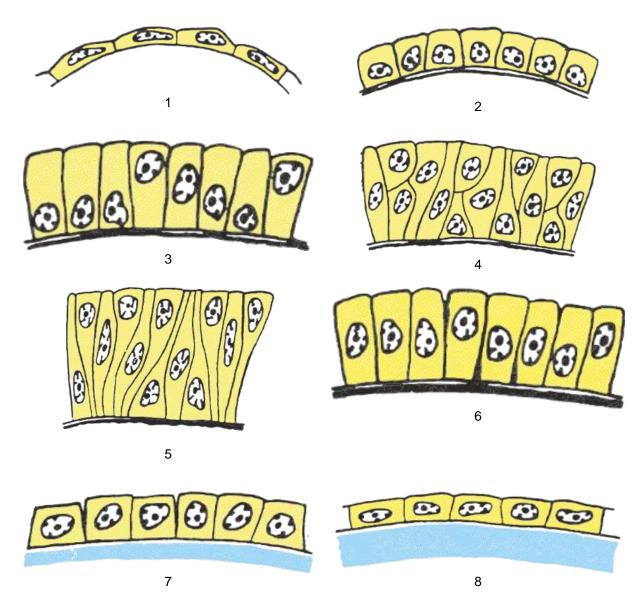


Рисунок 1 - Схематическое изображение морфологических изменений фолликулярного эпителия перепелов в ходе овогенеза:

- 1 однослойный плоский фолликулярный эпителий;
- 2 однослойный кубический фолликулярный эпителий; 3 однослойный призматический эпителий; 4 «временно неупорядоченный» фолликулярный эпителий:
- 5 однослойный многорядный призматический фолликулярный эпителий; 6 вторично однорядный призматический фолликулярный эпителий; 7 вторично однослойный плоский

V стадия. Однослойный многорядный призматический фолликулярный эпителий с расположением ядер в два-три ряда наблюдается у овоцитов диаметром 600-1000 мкм, высота клеток — 18-22 мкм. В клетках с расширенным апикальным полюсом ядра смещены к базальному участку расширения. Митозы чаще наблюдаются в апикально расположенных ядрах, но встречаются и в срединной, и в базальной частях пласта. Плоскости деления клеток проходят в разных направлениях, но чаще перпендикулярно по отношению к поверхности овоцита. Базофилия цитоплазмы фолликулярных клеток возрастает, особенно в их апикальных участках. В фолликулярном эпителии на этой стадии иногда выявляются поодиночке или группами (3-5 клеток) эпителиоциты с темноокрашенной базофильной цитоплазмой. В крупнозернистой кариоплазме овоцита ни хромосомы, ни белковые тела не выявляются. На границе овоплазмы и желточной оболочки обнаруживается радиально исчерченный слой (zona radiata). Желточная оболочка неравномерной толщины, оксифильна.

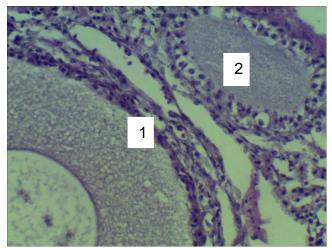


Рисунок 2 - Морфологические изменения фолликулярного эпителия:

1 – однослойный плоский фолликулярный эпителий в овоците диаметром 25 000 мкм; 2 – однослойный кубический фолликулярный эпителий в овоците диаметром 130 мкм (окраска гематоксилин-эозином, ×200)

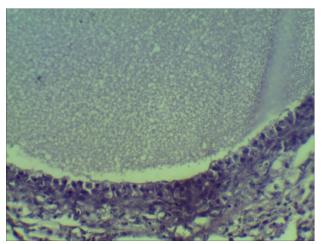


Рисунок 3 - «Временно неупорядоченный» фолликулярный эпителий в овоците диаметром 500 мкм (окраска гематоксилин-эозином, ×200)

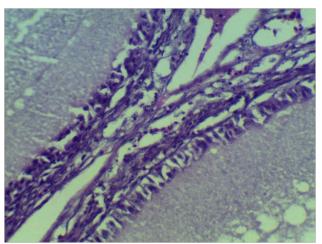


Рисунок 4 - Однослойный многорядный призматический фолликулярный эпителий в овоците диаметром 1 000 мкм (окраска гематоксилин-эозином, ×200)

VI стадия. При увеличении диаметра овоцита от 1000 до 2500 мкм происходит постепенное превращение однослойного многорядного призматического эпителия в однорядный призматический фолликулярный эпителий. Высота клеток уменьшается вдвое до 9-12 мкм, ядра располагаются в клетках на одном уровне, в их срединных частях, а у овоцитов диметром более 2 000 мкм занимают в клетках базальное положение. Метозы встречаются реже, плоскости деления клеток направлены перпендикулярно к поверхности овоцитов, иногда наклонно. Цитоплазма апикальных участков фолликулярных эпителиоцитов интенсивно базофильна. Базальная мембрана фолликулярного эпителия значительно утолщается, она по-прежнему оксифильна. В соединительнотканной теке фолликула четко выражены два слоя — состоящий из более плотно расположенных веретеновидных клеток — во внутренней теке и более рыхлый — в наружной теке. Желточная оболочка утолщается.

VII стадия. У овоцитов диаметром 10000-14000 мкм фолликулярный эпителий становится *однослойным кубическим* (высота клеток – 6-8 мкм), а позже – *однослойным плоским* (в овоцитах диаметром 25 000 мкм) с высотой клеток 3-5 мкм, цитоплазма эпителиоцитов сохраняет базофилию. Митозы встречаются очень редко. Межклеточные пространства увеличиваются и распространяются часто на всю высоту эпителиального пласта. Желточная оболочка утолщается до 5-6 мкм и приобретает волокнистое строение.

**Заключение.** Таким образом, развитие овоцита и окружающего его фолликулярного эпителия в ходе овогенеза у аутосексного гибрида японского перепела представляет собой один из примеров сопряженных изменений внутри единой функциональной системы — фолликула. Сохраняя на всех

стадиях развития свою однослойность, фолликулярный эпителий перепелов претерпевает, однако, на протяжении овогенеза значительные морфологические перестройки. Из плоского он превращается в кубический, призматический (период малого роста овоцита), приобретает однорядномногослойное строение (начальные этапы большого роста овоцитов), далее происходит постепенное сокращение числа рядов в расположении ядер, и фолликулярный эпителий вторично превращается в однорядный призматический, кубический и, наконец, плоский.

Фолликулярный эпителий птиц не может рассматриваться как примитивный ни филогенетический (эта класс достаточно высоко стоит в филогенетическом ряду позвоночных), ни онтогенетический

**Conclusion.** Thus, the development of the oocyte and the surrounding follicular epithelium during oogenesis in an autosex hybrid of the Japanese quail is another example of covariation within a single functional system – the follicle. While maintaining its single-layer structure at all stages of the development, the follicular epithelium of quails undergoes, however, significant morphological changes during oogenesis. From squamous it turns into the cuboidal, prismatic (the period of small growth of the oocyte), acquires a single-row multilayer structure (the initial stages of large growth of oocytes), then a gradual reduction in the number of rows occurs in the arrangement of nuclei, and the follicular epithelium again turns into the single-row prismatic, cuboidal and, finally, into squamous epithelium.

The follicular epithelium of birds cannot be considered primitive, neither phylogenetically (this class is quite high in the *vertebrate phylogeny*) nor ontogenetically.

Список литературы. 1. Барсуков, В. Ю. Гистология : учебное пособие / В. Ю. Барсуков. – Саратов : Научная книга, 2012. – 161 с. 2. Белоусов, Л. В. Введение в общую эмбриологию / Л. В. Белоусов. – Москва : Издательство МГУ, 1980. – 216 с. 3. Вракин, В. Ф. Морфология сельскохозяйственных животных. Анатомия с основами цитологии, эмбриологии и гистологии / В. Ф. Вракин, М. В. Сидорова. – Санкт-Петербург : Квадро, 2021. – 528 с. 4. Козлов, Н. А. Общая гистология. Ткани домашних млекопитающих животных : учебное пособие для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности 310800 - Ветеринария / Н. А. Козлов. – Санкт-Петербург : Лань, 2004. – 223 с. 5. Микулич, Е. Л. Морфология сельскохозяйственных животных. Особенности анатомического строения сельскохозяйственной птицы : учебно-методическое пособие / Е. Л. Микулич, С. Н. Лавушева, В. И. Бородулина. – Горки : БГСХА, 2022. – 94 с. 6. Основы перепеловодства и повышения яйценоскости птицы : монография / Х. Б. Юнусов [и др.]. – Ташкент : Издательство «Fan ziyosi», 2022. – 136 с. 7. Соколов, В. И. Цитология, гистология и эмбриология : учебник для студентов высших учебных заведений по специальности 310800 «Ветеринария» / В. И. Соколов, Е. И. Чумасов. — Москва: «КолосС», 2004. – 350 с. 8. Федотов, Д. Н. Гистология диких животных: монография / Д. Н. Федотов. – Витебск : ВГАВМ, 2020. – 212 с. 9.Федотов, Д. Н. Цитология. Эмбриология. Гистология : учебник для студентов по специальностям «Ветеринарная медицина», «Ветеринарная диагностика и лабораторное дело», «Ветеринарно-санитарная экспертиза» и «Ветеринарная фармация» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, Н. Б. Дилмуродов. – Ташкент : Издательство «Fan ziyosi», 2022. – 468 с. 10. Федотов, Д. Н. Частная гистология домашних животных : учебник для студентов по специальности «Ветеринарная медицина» / Д. Н. Федотов, Х. Б. Юнусов, Н. Б. Дилмуродов. – Ташкент : издательство «Fan ziyosi», 2023. – 288 с. 11. Atlas of histology: with functional and clinical correlations / Dongmei Cui [et al.]. - 1st ed. - Baltimore: Lippincott Williams & Wilkins, 2011. - 456 p. 12. Histology for Pathologists / S. E. Mills [et al.]. - 3st ed. - Lippincott Williams & Wilkins, 2007. – 1236 p. 13. Junqueira, L.C. Basic histology: text & atlas (eleventh edition) / L.C. Junqueira, J. Carneiro. – New York: McGraw-Hill, 2005. - 502 p. 14. Nomina embryologica veterinaria: International Committee on Veterinary Embryological Nomenclature. - Ghent (Belgium): World Association of Veterinary Anatomist, 2006. - Second edition. -40 p. 15. Nomina histologica veterinaria: International Committee on Veterinary Histological Nomenclature. – Leipzig: World Association of Veterinary Anatomist, 2017. - 66 p.

References. 1. Barsukov, V. YU. Gistologiya: uchebnoe posobie / V. YU. Barsukov. - Saratov: Nauchnaya kniga, 2012. – 161 c. 2. Belousov, L. V. Vvedenie v obshchuyu embriologiyu / L. V. Belousov. – Moskva : Izdateľstvo MGU, 1980. – 216 s. 3. Vrakin, V. F. Morfologiya sel'skohozyajstvennyh zhivotnyh. Anatomiya s osnovami citologii, embriologii i gistologii / V. F. Vrakin, M. V. Sidorova. - Sankt-Peterburg : Kvadro, 2021. - 528 c. 4. Kozlov, N. A. Obshchaya gistologiya. Tkani domashnih mlekopitayushchih zhivotnyh : uchebnoe posobie dlya studentov vysshih uchebnyh zavedenij, obuchayushchihsya po special'nosti 310800 - Veterinariya / N. A. Kozlov. – Sankt-Peterburg: Lan', 2004. – 223 s. 5.Mikulich, E. L. Morfologiya sel'skohozyajstvennyh zhivotnyh. Osobennosti anatomicheskogo stroeniya sel'skohozyajstvennoj pticy : uchebno-metodicheskoe posobie / E. L. Mikulich, S. N. Lavusheva, V. I. Borodulina. – Gorki : BGSKHA, 2022. – 94 s. 6. Osnovy perepelovodstva i povysheniya yajcenoskosti pticy : monografiya / H. B. YUnusov [i dr.]. - Tashkent : Izdatel'stvo «Fan ziyosi», 2022. - 136 s. 7. Sokolov, V. I. Citologiya, gistologiya i embriologiya: uchebnik diya studentov vysshih uchebnyh zavedenij po special'nosti 310800 «Veterinariya» / V. I. Sokolov, E. I. CHumasov. - Moskva: «KolosS», 2004. - 350 s. 8. Fedotov, D. N. Gistologiya dikih zhivotnyh: monografiya / D. N. Fedotov. - Vitebsk : VGAVM, 2020. - 212 s. 9.Fedotov, D. N. Citologiya. Embriologiya. Gistologiya : uchebnik dlya studentov po special'nostyam «Veterinarnaya medicina», «Veterinarnaya diagnostika i laboratornoe delo», «Veterinarno-sanitarnaya ekspertiza» i «Veterinarnaya farmaciya» / D. N. Fedotov, H. B. YUnusov, N. B. Dilmurodov. - Tashkent : Izdatel'stvo «Fan ziyosi», 2022. - 468 s. 10. Fedotov, D. N. CHastnaya gistologiya domashnih zhivotnyh: uchebnik dlya studentov po special'nosti «Veterinarnaya medicina» / D. N. Fedotov, H. B. YUnusov, N. B. Dilmurodov. - Tashkent: izdatel'stvo «Fan ziyosi», 2023. - 288 s. 11. Atlas of histology: with functional and clinical correlations / Dongmei Cui [et al.]. - 1st ed. - Baltimore : Lippincott Williams & Wilkins, 2011. - 456 p. 12. Histology for Pathologists / S. E. Mills [et al.]. - 3st ed. - Lippincott Williams & Wilkins, 2007. - 1236 p. 13. Junqueira, L.C. Basic

histology: text & atlas (eleventh edition) / L.C. Junqueira, J. Carneiro. – New York: McGraw-Hill, 2005. – 502 p. 14. Nomina embryologica veterinaria: International Committee on Veterinary Embryological Nomenclature. – Ghent (Belgium): World Association of Veterinary Anatomist, 2006. – Second edition. – 40 p. 15. Nomina histologica veterinaria: International Committee on Veterinary Histological Nomenclature. – Leipzig: World Association of Veterinary Anatomist, 2017. – 66 p.

Поступила в редакцию 20.10.2023.

DOI 10.52368/2078-0109-2023-59-4-56-59 УДК 619:612.017.1:636.4

# ФОРМИРОВАНИЕ КЛЕТОЧНОГО ИММУНИТЕТА У ПОРОСЯТ, ВЫРАЩИВАЕМЫХ ПОД ПЕРЕБОЛЕВШИМИ ПОСЛЕРОДОВЫМИ БОЛЕЗНЯМИ СВИНОМАТКАМИ

Шахов А.Г. ORCID ID 0000-0002-6177-8858, Сашнина Л.Ю. ORCID ID 000-0001-6477-6156, Владимирова Ю.Ю. ORCID ID 0000-0001-8888-7264, Никоненко Г.В. ORCID ID 0000-0003-4983-7170 ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский ветеринарный институт патологии, фармакологии и терапии», г. Воронеж, Российская Федерация

В статье представлены результаты изучения состояния специфического клеточного иммунитета у поросят-сосунов в промышленном свиноводческом хозяйстве. У выращиваемых поросят под свиноматками, переболевшими послеродовыми болезнями, установлен в двадцатидневном возрасте клеточный иммунодефицит, обусловленный недостаточной активацией функционирования собственной иммунной системы и характеризующийся пониженным содержанием относительного и абсолютного лимфоцитов, Тлимфоцитов, теофиллинрезистентных и теофиллинувствительных Т-клеток и В-лимфоцитов. Полученные данные свидетельствуют о замедлении формирования у них специфической клеточной защиты, что может оказать негативное влияние на формирование адаптивного иммунитета при специфической профилактике инфекционных болезней. Ключевые слова: поросята, свиноматки, послеродовые болезни, лейкоциты, лимфоциты, Т- и В-клетки, Т-хелперы, Т-супрессоры.

### FORMATION OF CELLULAR IMMUNITY IN PIGLETS REARED UNDER THE SOWS THAT HAD EXPERIENCED POSTPARTUM DISEASES

Shakhov A.G., Sashnina L.Yu., Vladimirova Yu.Yu., Nikonenko G.V.
FSBSI "All-Russian Veterinary Research Institute of Pathology, Pharmacology and Therapy",
Voronezh. Russian Federation

The article presents the results of a study on the state of specific cellular immunity in suckling piglets at an industrial pig breeding farm. In the piglets reared under the sows that had experienced postpartum diseases, cellular immunodeficiency was established at the age of 20 days, caused by insufficient activation of the functioning of the own immune system and characterized by a reduced abandance of relative and absolute lymphocytes, T-lymphocytes, theophylline-resistant and theophylline-sensitive T-cells and B-lymphocytes. The data obtained indicate a slowdown in the formation of specific cellular defense in them, which may have a negative effect on the formation of adaptive immunity during the specific prevention of infectious diseases. **Keywords:** piglets, sows, postpartum diseases, leukocytes, lymphocytes, T- and B-cells, T-helpers, T-suppressors.

Введение. Развитие адаптивного (приобретенного) иммунного ответа у поросят обусловлено состоянием Т- и В- систем иммунитета [12].

В ранний постнатальный период у поросят отмечают функциональную незрелость иммунной системы [2], которая компенсируется за счет материнского молозива, содержащего гуморальные и клеточные элементы, включающие Т- и В-лимфоциты, обеспечивающие лактогенный иммунитет [2, 3, 6, 13].

Рост функциональной активности иммунной системы находит отражение в количественном приросте клеток и тканей лимфоидной системы [5, 10].

Исследованиями клеточного иммунитета у поросят в возрастном аспекте установлено, что у них абсолютное содержание лимфоцитов повышается на 10-е сутки [1], относительное и абсолютное количество Т- и В- лимфоцитов, начиная с 3-его дня после рождения, существенно увеличивается, достигая высокого уровня к 10-дню [4], относительное содержание В-лимфоцитов практически не повышается, а их абсолютное количество значительно возрастает к 10-дневному возрасту [1, 4].

Отмеченная тенденция к снижению на 14 сутки жизни у поросят количества лейкоцитов, лимфоцитов, Т- и В-лимфоцитов по сравнению с 7-дневными показателями обусловлена уменьшением поступления их с молоком свиноматок, а последующее повышение их содержания связано с активацией функционирования собственной иммунной системы, становление которой зависит от влияния микробной контаминации [11].