



ЛОГВІНОВА Віта Володимирівна,
канд. ветеринар. наук, доцент,
Дніпровський державний
аграрно-економічний університет
ORCID ID: 0000-0002-2084-6850

ВІКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ГІСТОАРХІТЕКТОНІКИ ЛІМФОЇДНИХ УТВОРЕНЬ ТОНКОГО КИШЕЧНИКА МУСКУСНИХ КАЧОК

ВСТУП. В наш час найбільш гостро ставиться питання щодо детальних досліджень особливостей будови і функції імунної системи, зокрема, лімфоїдних структур, асоційованих із слизовими оболонками трубкоподібних органів, морфофункціональний статус яких визначає стан природньої резистентності та реактивності організму, що набуває значної актуальності у період стрімкого розвитку промислового птахівництва та обумовлює показники життєздатності та продуктивності птиці. Через травну систему надходить величезний потік антигенного матеріалу, стимуляція яким сприяє розвитку, вдосконаленню і диференціації його лімфоїдних утворень, що забезпечують імунний захист як на рівні органу, так і в масштабах всього організму. Для підтримки відносної сталості внутрішнього середовища травний канал птиці володіє потужними механізмами захисту (GALT- gut associated lymphoid tissue), основними з яких є клітинні (інтраепітеліальні лімфоцити, лімфоцити lamina propria, плазматичні клітини, макрофаги та ін.) і структурні елементи (поодинокі та агреговані лімфатичні вузлики)¹.

Серед лімфоїдних утворень кишечника значне місце за масою лімфоїдної тканини належить агрегованим лімфатичним вузликам, які являють собою найбільш високоорганізовані компоненти імунної системи цього органу².

1 Yasuda M., Tanaka S., Arakawa A. A comparative study of gut-associated lymphoid tissue in chicken II Anat. Rec- 2002. V.266. N4. P. 207-217.

2 Kolomiets, I. A. (2010). Structural and functional features of lymphoid tissue of Peyer's intestinal plaques in chickens. Problems of Zoo Engineering and Veterinary Medicine, 1(2), 35–38.;

Особливості морфогенезу лімфоїдних структур кишечника свійської птиці, особливо в період від народження і до настання фізіологічної зрілості, коли відбувається інтенсивне становлення імунної системи, необхідно пильно враховувати в умовах інтенсивного птахівництва, яке визначає широке використання біологічних препаратів, що мають активну антигенну дію³.

Проте, закономірності морфогенезу периферійних лімфоїдних органів найбільш детально досліджені в людини, лабораторних тварин та деяких видів продуктивних ссавців⁴. Особливості будови лімфоїдних структур, асоційованих із слизовими оболонками трубкоподібних органів мускусної качки до сьогодні залишаються не з'ясованими. Відсутні також відомості про закономірності архітекτονіки ретикулярного остова та динаміку клітинного складу на різних стадіях формування імунних структур тонкої кишки мускусної качки.

В імунній системі розрізняють центральні і периферичні органи. До центральних органів птиці відносяться: ембріональний жовтковий мішок, кістковий мозок, тимус і клоакальна сумка, а до периферичних – селезінка, залоза Гардера, слізна залоза, дивертикул Меккеля, мигдалини сліпих кишок, ДЛТ (дифузна лімфоїдна тканина) трубкоподібних органів. Така розкиданість ЛТ (лімфоїдної тканини) пояснюється тим, що у курей, через відсутність лімфатичних вузлів, речовини, що володіють властивістю антигенів, фіксуються поблизу місць проникнення – в органах травлення і дихання – з подальшим розвитком у відповідь реакції у вигляді активної проліферації лімфоїдних клітин. Якщо ж антиген проникає в кров, то він елімінується і фіксується головним чином в селезінці.

Загальна кількість ЛТ у птиць досягає 1 % від маси тіла. Експериментально встановлено, що у птиці диференціювання і дозрівання лімфоцитів контролюються двома органами – тимусом і клоакальною сумкою. В тимусі дозрівають і диференціюються Т-лімфоцити. У клоакальній сумці –

3 Kalinovskaya, I. G. (2005). Growth and development of Peyer's plaque of the ileum of chickens in the postnatal period of ontogeny. *News of Dnipropetrovsk State Agrarian University*, 2, 229–232; Kalinovskaya, I. G. (2005). Growth and development of Peyer's plaque of the ileum of chickens in the postnatal period of ontogeny. *News of Dnipropetrovsk State Agrarian University*, 2, 229–232; Stoyanovsky, V. G. (2011). Probiotics and the immune system of the gastrointestinal tract of the bird. *Modern Poultry Farming*, 4, 21–25.

4 Імунологія. Підручник. Кузнецова Л.В., Бабаджян В.Д., Харченко Н.В. Вінниця, 2013. 565 с.; Гаврилін П. М., Нікітіна М.О. Морфометричні показники кишечника та агрегованих лімфатичних вузликів кролів м'ясного напрямку використання. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017. Вип. 8, №4. С. 649–655.; Горальський Л.П. Особливості гістоархітекτονіки імунних органів сільськогосподарських тварин. *Вет. медицина України*. 2003. №2. С. 22–23.; Самойлюк В.В., Гаврилін П.М., Білий Д.Д., Козій М.С., Масліков С.М. Топографія і мікроструктурна організація лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*. 2019. 7 (4). С. 189–197.

В-лімфоцити. Таку особливість імунної системи птиці було підтверджено дослідженнями при використанні антисироваток проти Т-лімфоцитів і В-лімфоцитів⁵.

При експериментальному видалення одного з органів (тимуса або бурси) після вилуплення з подальшим опроміненням, дозволили виявити дві клітинні системи в периферичних тканинах селезінки і кишечника. У ссавців клоакальної сумки немає. Її аналогами є лімфоїдні утворення – мигдалики, апендикс ПБ в кишечнику, а також кістковий мозок і лімфатичні вузли.

Периферичні органи характеризуються мезодермальним походженням, лімфоепітеліальний симбіоз у них не виражений. Поява лімфоїдних елементів відбувається в пізньому ембріональному періоді або після народження. Вони зберігаються впродовж всього життя. Вираженість реакцій в цих органах повністю залежить від антигенних стимул-реакцій, утворення зародкових центрів і плазматичних клітин добре виражене після дії антигенів⁶. У дорослої птиці у зв'язку з атрофією тимуса і фабриці-свої сумки функції, які виконували ці органи, в значній мірі реалізуються вторинними лімфоїдними органами⁷.

1. Аналіз останніх досліджень і публікацій

Вивчення анатомо-топографічних особливостей і структури органів ШКТ ссавців і птиць до теперішнього часу залишається актуальним. Цьому питанню присвячено багато досліджень, проведених як вітчизняними, так і зарубіжними авторами. Мікроскопічна, гістохімічна і субмікроскопічна будова органів шлунково-кишкового тракту вивчена рядом авторів⁸.

5 Ivanyi J., Lydyard P. Delineation of chicken's lymphocyte populations by specified anti-thymus and anti-bursa sera. Cell. Immunol., 1972, 5 p. 180-189

6 Калиновська І.Г. Насиченість слизової оболонки тонкої кишки курей лімфоїдними утвореннями у постнатальному періоді онтогенезу. Науковий вісник Львівської національної академії ветеринарної медицини ім. С.З. Гжицького. 2006. Т.8, №3(30), ч. 2. С. 40–44.

7 Коцюмбас І.Я., Жила М.І., П'ятничко О.М., Шкодяк Н.В. Морфофункціональні особливості імунної системи птиці. Науково-технічний бюлетень Державного науково-дослідного контрольного інституту ветеринарних препаратів та кормових добавок і Інституту біології тварин. 2019. Вип. 20(1). С. 255–262.

8 Калиновська І.Г. Насиченість слизової оболонки тонкої кишки курей лімфоїдними утвореннями у постнатальному періоді онтогенезу. Науковий вісник Львівської національної академії ветеринарної медицини ім. С.З. Гжицького. 2006. Т.8, №3(30), ч.2. С. 40–44.; Logvinova, V.V., Oliyar, A.V., & Lieshchova, M.A. Формування імунних структур тонкої кишки мускусних качок (*Cairina moschata*). Theoretical and Applied Veterinary Medicine. 2020. 8(1). С. 50–55.; Pabst, O., Herbrand, H., Worbs, T., Friedrichsen, M., Yan, S., Hoffmann, M. W., Körner, H., Bernhardt, G., Pabst, R., & Förster, R. (2004). Cryptopatches and isolated lymphoid follicles: dynamic lymphoid tissues dispensable for the generation of intraepithelial lymphocytes. European Journal of Immunology. 35(1). P. 98–107.; Zaher, M., El-Ghareeb, A.-W., Hamdi, H., & AbuAmod, F. (2012). Anatomical, histological and histochemical adaptations of the avian alimentary canal to their food habits: *I-Coturnix coturnix*. Life Science Journal. 9(3). P. 253–275.

Травний канал має ряд захисних механізмів від патогенних антигенних факторів. Серед них антибактеріальні властивості слини, соку підшлункової залози, жовчі, протеолітична активність секретів, моторна діяльність кишечника, характерна ультраструктура поверхні слизової оболонки тонкої кишки, що попереджує проникнення через неї бактерій. До цих неспецифічних бар'єрних механізмів слід додати специфічну імунну систему захисту, локалізовану в травному каналі, яка займає важливу частину загальної багатокомпонентної імунної системи людини⁹.

Шлунково-кишковий тракт (ШКТ) виконує не лише травну, але й імунну функцію, зокрема, бере участь в реалізації захисних реакцій організму проти патогенних, умовно-патогенних мікроорганізмів і багатьох неорганічних речовин.

Близько 80 % всіх імунокомпетентних клітин організму локалізовано саме в слизовій оболонці кишечника; 25 % слизової оболонки кишечника складається з імунологічно активної тканини і клітин; кожен метр кишечника містить близько 1010 лімфоцитів.

В травному каналі є три групи імунокомпетентних елементів лімфоїдної тканини:

- 1) лімфатичні вузлики по всьому травному каналу; в клубовій кишці і сліпій кишці ці вузлики утворюють великі скупчення у вигляді групових ЛВЗ (пейєрові бляшки);
- 2) плазматичні і Т-лімфоцити слизової оболонки травного каналу;
- 3) малі не ідентифіковані лімфоїдні клітини.

До органів імунної системи травного каналу, де локалізовані ці елементи відносяться мигдалики глоткового кільця в основі дихальної і травної системи; поодинокі лімфатичні вузлики, розміщені в стінці кишки на всьому її проміжку, згруповані лімфатичні вузлики – пейєрові бляшки переважно розташовані в клубовій кишці, зустрічаються в дванадцятипалій і порожній кишках; сліпій кишці, плазматичні клітини слизової оболонки шлунка і кишечника¹⁰.

Місцева імунна система травного каналу забезпечує дві функції:

- 1) розпізнавання та індукцію толерантності до кормових антигенів;

⁹ Основи імунології: функції та розлади імунної системи: 6-е видання / Абул К. Аббас, Ендрю Р. Ліхтман, Шив Пілл

¹⁰ Маслянюк Р.П. Формування периферичних органів імунної системи у тварин. Біологія тварин (науково-теоретичний журнал). Львів, 2004. Т. 6, № 1–2. С. 39–43.; Zaher, M., El-Ghareeb, A.-W., Hamdi, H., & AbuAmod, F. (2012). Anatomical, histological and histochemical adaptations of the avian alimentary canal to their food habits: I-Coturnix coturnix. Life Science Journal. 9(3). P. 253–275

2) блокуючий ефект по відношенню до патогенних мікроорганізмів. Мигдалини здійснюють місцевий захист шляхом виділення в порожнину глотки імуноглобулінів, інтерферону, лізоциму, лімфоцитів, макрофагів і простагландинів. Вони сприяють формуванню імунної пам'яті шляхом утворення клону лімфоцитів, які готують імунну систему до повторної зустрічі з антигенами.

Групові лімфатичні вузлики, або ПБ, будучи імунокомпетентними елементами тонкої кишки приймають участь у розпізнанні кормових антигенів хімусу і формуванні місцевої імунної відповіді. Імунокомпетентна (лімфоїдна) тканина ШКТ представлена організованими структурами (ПБ, апендикс, мигдалини, лімфатичні вузли) і окремими клітинними елементами (інтраепітеліальні лімфоцити, плазматичні клітини, макрофаги, тучні клітини, гранулоцити). Популяція клітин лімфоїдної тканини різно-рідна і складається з безлічі груп, підгруп і клонів клітин з різними функціональними властивостями і специфічністю рецепторів до антигенів¹¹.

Багато робіт присвячено вивченню будову ЛТ тонкої кишки курчат, що по своїм гістологічним характеристикам відповідає пейеровим бляшкам ссавців. ЛТ складається з багаточисельних лімфатичних вузликів, розміщених у власній пластинці слизової оболонки. Поверхня ЛТ направлена в просвіт кишки, представлена ворсинками. Клітини епітелія, що лежать поверх ворсинок, морфологічно ідентичні клітинам ссавців¹². ПБ – це добре організовані імунокомпетентні структури шлунково-кишкового тракту (ШКТ) птиці. ПБ тонких кишок необхідні для дозрівання Т- і В-лімфоцитів і забезпечення організму секреторним IgA, вони формують імунну відповідь на місцевому рівні й детермінують системну імунну відповідь.

Дані, щодо кількості ПБ тонкої кишки ссавців і птиці є досить суперечливими і не однозначними, Корабльова Т.Р.¹³ підтверджує наявність

11 Маслянюк Р.П. Морфологічні особливості розвитку вторинних лімфоїдних органів у тварин. Р.П. Маслянюк, А.В. Венерин, Р.І. Кравців. Наук. вісник Львів. нац. акад. вет. мед. ім. С.З. Гжицького. Львів: ЛНАВМ. 2005. Т. 7 (№ 2), ч.2. С. 31–38.

12 Korableva, T.R. (2011). Limfoidnye obrazovaniya kishechnika mlekopitayushchih. Naukovi Praci Pivdennoho Filialu Nacional'nogo Universitetu Bioresursiv i Prirodokoristuvannya Ukrainy «Krimskij Agrotekhnologichnij Universitet». P. 133 (in Ukrainian); Гаврилін П. М., Нікітіна М.О. Морфометричні показники кишечника та агрегованих лімфатичних вузликів кролів м'ясного напрямку використання. Regulatory Mechanisms in Biosystems. 2017. Вип. 8, №4. С. 649–655. Горальський Л.П. Особливості гістоархітеконики імунних органів сільськогосподарських тварин. Вет. медицина України. 2003. №2. С. 22–23.; Самойлюк В.В., Гаврилін П.М., Білий Д.Д., Козій М.С., Масліков С.М. Топографія і мікроструктурна організація лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят. Theoretical and Applied Veterinary Medicine. 2019. 7 (4). С. 189–197.

13 Korableva, T.R. (2011). Limfoidnye obrazovaniya kishechnika mlekopitayushchih. Naukovi Praci Pivdennoho Filialu Nacional'nogo Universitetu Bioresursiv i Prirodokoristuvannya Ukrainy «Krimskij Agrotekhnologichnij Universitet». P. 133 (in Ukrainian).

даних структур у складі дванадцятипалої кишки – 1 ПБ, порожньої від 14 до 38 ПБ. Результати досліджень В.Г. Стояновського¹⁴ вказують на наявність в дванадцятипалій кишці лише однієї бляшки, яка виявляється не у всіх особин в дванадцятипалій кишці функціонує лише 1 бляшка, яка виявляється не у всіх особин; у порожній – 2–6 бляшок, у клубовій – 1 бляшка, яка постійно реєструється у всіх особин.

За твердженням Коломієць І.А.¹⁵ попередніми дослідженнями показано, що у дванадцятипалій кишці функціонує одна бляшка, яка локалізується через 4,5–6 см після поперечного згину кишки; у порожній – 5–6 бляшок, вони локалізуються в краніальній і каудальній частинах, а в центральній частині, де розташовується дивертикул Меккеля, за 30 см до нього і 6 см нижче від нього вони не спостерігаються взагалі; в клубовій – одна бляшка, яка постійно реєструється лише у початковому відділі.

За даними Калиновської І.Г. 16 у слизовій оболонці тонкої кишки дорослих курей макроскопічно виявляється від 5 до 12 ПБ, які розташовані майже рівномірно по всій її довжині. З них, по одній ПБ знаходиться в 12-палій та клубовій кишках, в порожній кишці дорослих курей нараховується від 3 до 7 ПБ. Рідко їх кількість сягає 10¹⁶.

У дванадцятипалій та клубовій кишках така плямка одна, а в порожній – 3. Найбільша кількість плямок нараховується у сліпих кишках 30–62. Їх розміри збільшуються з віком качок¹⁷.

При дослідженні товстого кишечника курчат породи білий леггорн, було визначено, що з моменту автономного харчування значно змінюється структура м'язової і особливо слизової оболонки (потовщення, пов'язане з ростом, появою складок і ворсинок, в епітелії – бокало-видних клітин).

Процес диференціації в апікальній частині сліпих кишок завершується пізніше. Диференціація слизової і м'язової оболонок пов'язана, вірогідно, з характером корма при зміні раціону в різних групах. Поява лімфоцитарної

14 Stoyanovsky, V. G. (2011). Probiotics and the immune system of the gastrointestinal tract of the bird. *Modern Poultry Farming*, 4, 21–25.

15 Kolomiets, I. A. (2010). Structural and functional features of lymphoid tissue of Peyer's intestinal plaques in chickens. *Problems of Zoo Engineering and Veterinary Medicine*, 1(2), 35–38.

16 Kalinovskaya, I. G. (2005). Growth and development of Peyer's plaque of the ileum of chickens in the postnatal period of ontogeny. *News of Dnipropetrovsk State Agrarian University*, 2, 229–232.

17 Хомич В.Т., Мазуркевич Т.А., Усенко С.І. Топографія і макроскопічні показники імунних утворень кишечника качок віком 1–20 діб. *Вісн. Націонал. аграр. ун-ту. Київ*, 2012. Вип. 20. С. 191–193.

інфільтрації і лімфатичних вузликів пов'язано з особливостями фізіології травлення птиці або з редукцією клоакальної сумки¹⁸.

Найважливіша властивість системи місцевого імунітету кишечника – феномен рециркуляції лімфоцитів. Сенсibilізовані антигенами (як харчовими, так і інфекційними) лімфоцити пейєрових бляшок мігрують у брижові лімфатичні вузли, а звідти по лімфатичних судинах через грудну протоку і систему кровообігу спрямовуються до власного шару слизової оболонки кишечника, головним чином в якості клітин, секретуючих IgA.

Цей механізм забезпечує формування клонів лімфоцитів і утворення специфічних антитіл в ділянках слизової оболонки, віддалених від вогнища первинної сенсibilізації.

Наряду з проліферацією клітин лімфоїдного ряду в ЛТ органів травного апарату відбувається диференціювання клітинних елементів, при цьому важливу роль відіграє середовище мікрооточення, специфічне для кожного органа імуногенеза. Таке специфічне мікрооточення для кровотворної і ЛТ створюють ретикулярні клітини і волокна, фібробласти і макрофаги, а також тканинні компоненти кровоносних і лімфатичних судин.

Основу імунних утворень кишечника складає лімфоїдна тканина, яка в своєму розвитку послідовно проходить 4 рівні структурної організації: ДЛТ – передвузлик – первинний ЛВЗ – вторинний ЛВЗ¹⁹.

Першим етапом розвитку лімфоїдних утворень вважається поява вогнищевих скупчень дифузної форми ЛТ. Ці скупчення мають більш менш однакову будову (без помітних ущільнень або розріджень).

Другий етап характеризується диференціюванням лімфоїдних утворень і появою в дифузній формі ЛВЗ без центрів розмноження. ЛТ ніби «дозріває», приходить в стан функціональної зрілості і активності для зустрічі з чужорідними агентами. Деякі автори доводять, що ЛВЗ формуються не у всіх скупченнях ДЛТ. Так, ЛВЗ не виявлено в стінці стравоходу, трахеї і бронхів, сечовивідних шляхів.

18 Mazurkevych, T.A. (2014). Morfohenez pliamky Peiera klubovoi kyshky kachok Blahovarskoho krosu vikom 25–120 dib [Morphogenesis of the Peyer's patch of duck ileum at Blahovarsky cross aged from 25 to 120 days]. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences. 16, 2(59). P. 212–218 (in Ukrainian).

19 Mazurkevych, T.A. (2014). Morfohenez pliamky Peiera klubovoi kyshky kachok Blahovarskoho krosu vikom 25–120 dib [Morphogenesis of the Peyer's patch of duck ileum at Blahovarsky cross aged from 25 to 120 days]. Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Veterinary Sciences. 16, 2(59). P. 212–218 (in Ukrainian).; Коцюмбас І.Я., Жила М.І., П'ятничко О.М., Шкодяк Н.В. Морфофункціональні особливості імунної системи птиці. Науково-технічний бюлетень Державного науково-дослідного інституту ветеринарних препаратів та кормових добавок і Інституту біології тварин. 2019. Вип. 20(1). С. 255–262.

Третім етапом формування лімфоїдних утворень вважається поява в ЛВЗ центрів розмноження. Центри розмноження утворюються в компактних скупченнях ЛВЗ і збільшуються в розмірах при контакті організму з антигенами ендogenous та екзогенного походження.

Наявність в окремих імунних утвореннях вторинних ЛВЗ свідчить про їх морфофункціональну зрілість, тобто їх можливість давати повноцінну імунну відповідь на дію антигену.

Четвертим етапом змін лімфоїдних утворень в онтогенезі є зникнення ЛВЗ в результаті їх зворотного розвитку при віковій трансформації лімфоїдних утворень. Одночасно зменшується кількість ДЛТ.

2. Матеріал і методи досліджень

Матеріал для морфологічних досліджень (дванадцятипала, порожня, клубова кишки) відбирали від клінічно здорових тварин 1-; 5-; 10-; 15-; 20-25-; 30-; 60-; 90-; 120-; 150-; 180-; 210-; 240- добового віку (по 5 голів у кожній групі). Всього досліджено 210 органів. Визначення анатомо-топографічних особливостей агрегованих та поодиноких лімфатичних вузликів проводили за допомогою методики Hellman 20. Для гістологічних досліджень лімфоїдних утворень відбирали дванадцятипалу, порожню та клубову кишки. Дослідження органів проводили із використанням комплексу методик. Матеріал фіксували в декілька етапів: спочатку в 5 % розчині нейтрального формаліну – 5 діб, в подальшому органи до закінчення досліджень зберігали в 10 % нейтральному розчині формаліну.

Гістологічні зрізи стінки тонкої кишки виготовляли за допомогою полозкового мікротому МС-2, (товщиною 5–10 мкм – для оглядових препаратів та гістологічних досліджень, 3–5 мкм для цитологічних досліджень). Для фіксації гістозрізів на предметному склі використовували розчин на основі плазми крові тварин. Фарбування гістологічних зрізів гематоксиліном та еозином; азур II-еозином проводили за загальноприйнятими методиками²⁰.

Імпрегнацію зрізів азотнокислим сріблом за Футом проводили із використанням заморожених зрізів. Дослідження гістопрепаратів проводили за допомогою світлових мікроскопів Olympus CH-20, CX-41

20 Horalskyi, L. P., Khomych, V. T., & Kononskyi, O. I. (2019). Osnovy histologichnoyi tekhniki i morfofunktsionalni metody doslidzhen u normi ta pry patolohiyi [Fundamentals of histological techniques and morphological methods of investigation in normal and pathological conditions]. Zhytomyr, Polissya Publ (in Ukrainian).

(окуляр 10×; об'єктив 10×; 40×; 100×) і мікроскопа біологічного стереоскопічного МБС-10 (окуляр 8×, об'єктив 4×, 7×).

Відносну площу тканинних компонентів (дифузної лімфоїдної тканини, лімфатичних вузликів з центрами та без центрів розмноження, епітелія і крипт, сполучної тканини) визначали за методикою „крапкового підрахунку” за допомогою стандартної окулярної сітки-вставки. Весь цифровий матеріал, обробляли за допомогою стандартних комп'ютерних програм StatSoft STATISTICA 8.0.550 Portable. Достовірність різниці між середніми арифметичними та рівня вірогідності визначали за таблицями Стюдента.

3. Результати досліджень

Структури лімфоїдних утворень стінки тонкої кишки мускусних качок характеризуються рядом закономірностей. Процес морфофункціональної диференціації і спеціалізації лімфоїдних утворень тонкої кишки в мускусних качок відбувається у певній послідовності: від стадії концентрації лімфоїдних клітин, що розміщені у власній пластинці слизової оболонки тонкої кишки добових каченят, представлених невеликою кількістю поодинокі розташованих лімфоцитів, до формування поодинокі, а в подальшому й агрегованих лімфатичних вузликів без центрів та з центрами розмноження у 90- 240- добової птиці.

До 20-добового віку каченят лімфоїдні утворення всіх відділів тонкої кишки представлені дифузними лімфоїдними клітинами, що локалізовані у власній пластинці слизової оболонки та мають вигляд однорідних за своєю будовою вогнищевих скупчень дифузної лімфоїдної тканини без видимих розріджень та ущільнень в центрі. В подальшому, в процесі диференціації лімфоїдної тканини починають формуватися ЛВЗ.

Вперше ДЛТ зустрічається у складі порожньої кишки 5-добової птиці і становить 0,46 %.

У 10-добової птиці в порожній кишці відмічається збільшення вмісту ДЛТ на 0,23 %. В цей період відбувається активне формування ЛВЗ (рис. 1).

У 15-добових каченят спостерігається поступове збільшення ВП ДЛТ – на 0,38 %.

Лімфоїдні структури слизової оболонки дванадцятипалої кишки у мускусних качок представлені виключно ДЛТ та поодинокими ЛВЗ, що

з'являються, починаючи з 20-25-добового віку, кількість яких поступово збільшується до настання статевої зрілості.

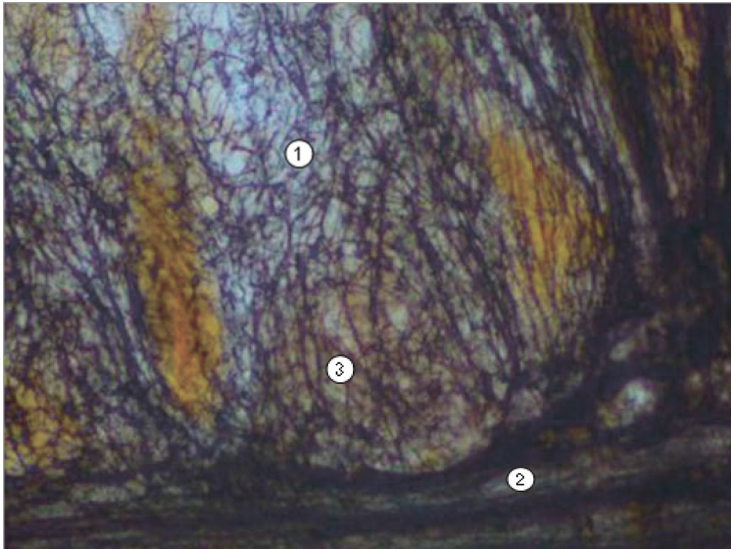


Рис. 1. Гістологічний зріз порожньої кишки 10-добового каченяти:
1- власна пластинка слизової оболонки; 2 – м'язова оболонка;
3- лімфатичний вузлик. Імпрегнація азотнокислим сріблом
за Футом. $\times 600$, Leica CX100.

Вторинні ЛВЗ, як основні морфологічні маркери імункомпетентності, в слизовій оболонці дванадцятипалої кишки качок виявляються, переважно, у статевозрілих (210-240-добових) особин. Характерні для даного органу ссавців агреговані ЛВЗ у качок до 240 – добового віку не виявляються.

Лімфоїдні утворення порожньої кишки 20-добової птиці, у порівнянні з 15-добовими, характеризуються збільшенням ВП ДЛТ на 0,13 %, а також появою ЛВЗ без центрів розмноження, вміст яких становить 0,86. В слизовій оболонці клубової кишки вміст ДЛТ становить 9,22 %. У складі дванадцятипалої кишки ДЛТ виявляється вперше, її вміст становить 1,41 %.

На відміну від дванадцятипалої кишки основними лімфоїдними структурами слизової оболонки порожньої і клубової кишок качок є агрегати лімфатичних вузликів або Пейєрові бляшки (ПБ).

В порожній кишці мускусних качок ПБ вперше виявляються в 25 – добовому віці і містять всі характерні для даних структур паренхіматозні та стромальні компоненти.

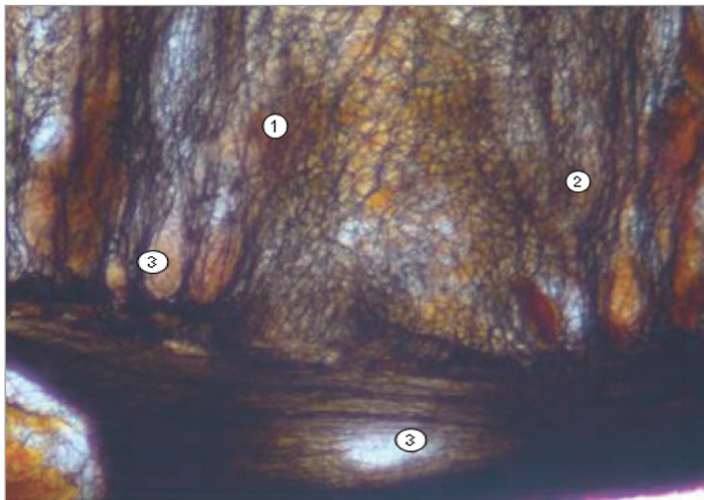


Рис. 2. Гістологічний зріз порожньої кишки 25-добового каченяти:
1- власна пластинка слизової оболонки; 2 – м'язова оболонка;
3- лімфатичний вузлик. Імпрегнація азотнокислим сріблом
за Футом. $\times 600$, Leica CX100.

В період від 20- до 25-добового віку в слизовій оболонці дванадцятипалої кишки, лімфодні структури характеризуються переважним розвитком ДЛТ.

В бляшках порожньої кишки 25 – добових каченят відносна кількість ДЛТ ($4,10 \pm 0,62$ %) практично рівномірна вмісту вузликової (вузлики без центрів розмноження $2,69 \pm 1,41$ %, з центрами $3,61 \pm 1,44$ %) (рис. 2).

У 30-добової птиці в слизовій оболонці дванадцятипалої кишки вміст ВП ДЛТ має тенденцію до збільшення (на 1,68 %), порівняно з 25-добовою, а ЛВЗ без центрів розмноження виявляються вперше в цей період, їх частка становить 1,12 %.

В порожній кишці відмічається збільшення ВП ДЛТ, ЛВЗ без центрів розмноження у складі агрегованих ЛВЗ – на 0,29 %, 2,64 %, відповідно, і навпаки, зменшення ВП ЛВЗ з центрами розмноження на 3,04 %. ВП компонентів агрегованих ЛВЗ клубової кишки характеризується: збільшенням ДЛТ на 4,25 %, появою ЛВЗ без центрів розмноження, ВП яких сягає 6,75 %.

В слизовій оболонці порожньої та клубової кишки каченят починаючи з 30-добового віку паралельно з ДЛТ відмічається формування ретикулярної строми лімфатичних вузликів, що спочатку представлена

густою сіткою звивистих волокон, які з'єднуються між собою утворюють рівномірні дрібні комірки. В подальшому формуються так звані «ретикулярні кошики» (рис. 3). Гермінативний центр лімфатичного вузлика має більш розріджені ретикулярні волокна, між відростками яких розташовуються лімфоцити і макрофаги.

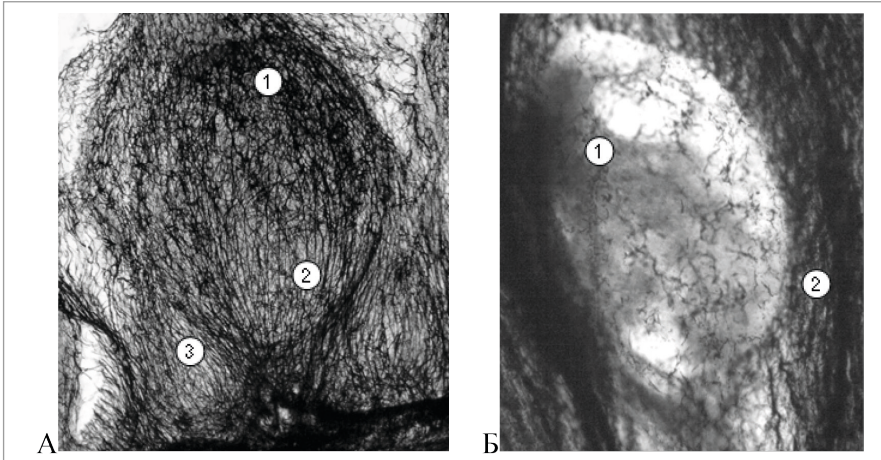


Рис. 3. Гістологічний зріз порожньої кишки: А- 60-добового каченяти, Б- 210-добового каченяти: 1-лімфатичний вузлик; 2 – ретикулярні кошики; 3-білявузликова зона. Імпрегнація азотнокислим сріблом за Футом. $\times 600$, Leica CX100.

Архітектоніка ретикулярних волокон агрегованих лімфатичних вузликів 30-добових мускусних качок характеризується формуванням рівномірних сіток ретикулярних волокон. До 60-добового віку ретикулярні волокна стають більш щільними, розташовуються без певної орієнтації. Поміж товстих волокон виявляються тонкі ретикулярні волокна. Переплітаючись між собою і товсті і тонкі ретикулярні волокна утворюють густу сітку (рис. 3).

У зрілому (реактивному) вузлику чітко виділяється гермінативний центр і периферична частина – мантия, в склад якої входять, переважно, малі лімфоцити. Характерно, що кількість і розміри вузликів з віком збільшуються. Ретикулярна сітка лімфатичних вузликів, при цьому розріджується, до її часткового витончення, а в подальшому й фрагментації.

В цей період в порожній та клубовій кишці відносна кількість клітинних компонентів (великих лімфоцитів, плазмочитів і макрофагів, середніх

лімфоцитів і ретикулярних клітин) у складі лімфоїдної тканини має тенденцію до збільшення.

Слід відмітити, що повний комплекс морфологічних ознак імунологічної реактивності в ЛВЗ порожньої та клубової кишки виявляється лише у 60-добової птиці. На тканинному рівні кишкову бляшку формують лімфатичні вузлики, що розміщуються у власній пластинці слизової оболонки, переважно, у ділянці основи кишкових ворсин. Лімфатичні вузлики локалізовані серед ДЛТ, яка повністю заповнює проміжки між кишковими ворсинками та криптами, місцями руйнуючи їх, що утворює вигляд своєрідних «септ» (рис. 4).

Результатами наших досліджень свідчать, що найбільш суттєве збільшення ДЛТ в агрегованих ЛВЗ порожньої кишки мускусних качок відбувається в період з 30 до 60 добового віку. В результаті у 60-добових каченят ВП ДЛТ в агрегованих ЛВЗ порожньої кишки є максимальною. В подальшому динаміка ДЛТ в агрегованих ЛВЗ порожньої кишки характеризується чітко вираженою тенденцією до зниження на фоні інтенсивного розвитку ЛВЗ як без центрів так з центрами розмноження. Архітектоніка ретикулярного остова агрегованих та поодиноких ЛВЗ характеризується наявністю сіток ретикулярних волокон, які краще виражені в підслизовій основі.



Рис. 4. Гістологічний зріз клубової кишки 90-добового каченяти:
1- власна пластинка слизової оболонки; 2 – м'язова оболонка;
3- лімфатичний вузлик. Імпрегнація азотнокислим сріблом
за Футом. х600, Leica CX100.

Ретикулярна основа вторинних лімфатичних вузликів має великокомірчасту архітектуру із слабо вираженими «ретикулярними кошиками» по периферії. Деякі лімфатичні вузлики проривають м'язову пластинку слизової оболонки та розміщуються у товщі м'язової оболонки групами по декілька штук, утворюючи скупчення, відмежовані один від одного м'язовими прошарками. Розмір лімфатичних вузликів м'язової оболонки значно поступається тим, що розташовані у власній пластинці слизової оболонки.

Починаючи з 90-добового віку каченят у стінці порожньої та клубової кишок відбувається стрімкий розвиток вторинних ЛВЗ на тлі зменшення ВП ДЛТ у складі агрегованих ЛВЗ. ЛВЗ збільшуються у розмірах та локалізуються у власній пластинці слизової оболонки у основи та на рівні середини висоти кишкових ворсин (рис. 4.). В слизовій оболонці дванадцятипалої кишки в цей період відмічаємо появу ЛВЗ з центрами розмноження їх вміст становить 1,10 %, а ВП ДЛТ і ЛВЗ без центрів розмноження зменшується (на 0,61 % і 0,56 %, відповідно).

Від 120-добового віку до настання статевої зрілості (240-днів) в слизовій оболонці усіх відділів тонкої кишки завершується формування ЛВЗ як з центрами, так і без центрів розмноження. У порожній і клубовій кишках збільшується розмір і кількість агрегованих ЛВЗ (рис. 5.), в складі яких преvalюють ЛВЗ із центрами розмноження. У складі дванадцятипалої кишки відмічаємо зменшення ВП ДЛТ за рахунок збільшення ЛВЗ без центрів розмноження.

Лімфоїдні утворення дванадцятипалої кишки мускусних качок 150-добового віку характеризуються стабільним збільшенням ДЛТ – на 1,27 %, та незначним зменшенням ВП вузликової ЛТ (без центрів та з центрами розмноження – на 0,03 % і 0,08 %, відповідно), порівняно з 120-добовими. У агрегованих ЛВЗ порожньої кишки спостерігається збільшення вузликової лімфоїдної тканини, а саме ЛВЗ без центрів – на 10,24 %, з центрами розмноження – на 0,41 %. В клубовій кишці тенденцію до зменшення мають як ДЛТ, так і вузликова (ДЛТ – на 8,78 %, ЛВЗ без центрів розмноження – на 2,90 %, з центрами розмноження – на 1,45 %).

До 180-добового віку спостерігається тенденція до зменшення, як ДЛТ так і вузликової тканини у складі дванадцятипалої кишки. ВП ДЛТ зменшується на 0,02 %, ЛВЗ без центрів та з центрами розмноження – на

0,04 % і 0,07 %, відповідно. В агрегованих ЛВЗ порожньої кишки відбувається збільшення ДЛТ, ЛВЗ з центрами розмноження (на 11,35 %; 2,11 %, відповідно). За рахунок зменшення ВП ЛВЗ без центрів розмноження – на 8,65 %. Стабільно збільшується, відносно структур 150-добових качок, ВП ДЛТ, ЛВЗ з центрами розмноження та, у складі агрегованих ЛВЗ клубової кишки: ДЛТ – на 5,60 %, ЛВЗ з центрами розмноження на – 1,71 %. ВП ЛВЗ без центрів розмноження, навпаки, зменшується – на 1,17 %.

Лімфоїдні утворення дванадцятипалої кишки 210-добової птиці характеризуються збільшенням ВП її компонентів: ДЛТ – на 0,62 %, ЛВЗ без центрів та з центрами розмноження – на 0,15 %. В порожній кишці ВП ДЛТ і ЛВЗ з центрами розмноження зменшується (на 10,79 % і 0,56 %), відповідно, в той час як ВП ЛВЗ без центрів розмноження – поступово збільшується (на 7,99 %). У агрегованих ЛВЗ клубової кишки ВП ДЛТ і ЛВЗ з центрами розмноження збільшується на 8,71 % і 0,36 %, за рахунок зменшення ВП ЛВЗ без центрів розмноження (на 7,71 %).

До 240-добового віку ВП структурних компонентів лімфоїдних утворень дванадцятипалої кишки має чітку тенденцію до зменшення: ДЛТ – на 1,00 %, ЛВЗ без центрів та з центрами розмноження – на 0,07 % і 0,16 %, відносно 210-добових качок (рис. 5.). В порожній кишці ВП ДЛТ і ЛВЗ з центрами розмноження збільшується на – 12,58 % і 1,31 %, за рахунок зменшення частки ЛВЗ без центрів розмноження – на 4,46 % .

В цей період особливістю динаміки агрегованих ЛВЗ клубової кишки є зменшення ВП вузликової ЛТ, тоді як вміст ДЛТ, навпаки, збільшується. ВП ЛВЗ з центрами та без центрів розмноження зменшується на – 0,64 % і 2,74 %, відповідно, а частка ДЛТ, навпаки, збільшується на – 8,38 %.

У фізіологічно зрілих 240 – добових качок (рис.5.), спостерігається зворотній процес – кількість ДЛТ і ЛВЗ з центрами розмноження збільшується до рівня 90- добових особин, за рахунок незначного зменшення ВП ЛВЗ без центрів розмноження.

Тобто, у морфогенезі лімфоїдних структур порожньої та клубової кишки, на відміну від дванадцятипалої, в мускусних качок можна виділити три основних періоди: переважний розвиток ДЛТ (5-25-добового віку); ЛВЗ без центрів розмноження (25-60-добового віку) та вузликів з центрами розмноження (60-240-добового віку) на тлі активного формування агрегованих ЛВЗ.

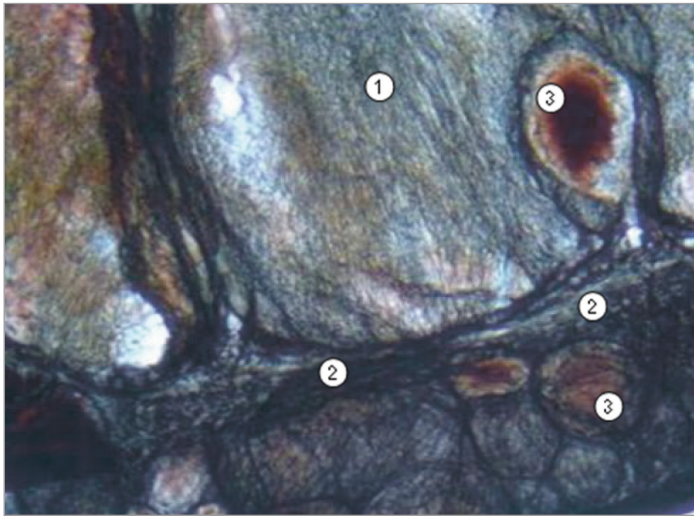


Рис. 5. Гістологічний зріз порожньої кишки 240-добового качки:
1- власна пластинка слизової оболонки; 2 – м'язова оболонка;
3 – лімфатичний вузлик. Імпрегнація азотнокислим сріблом
за Футтом у модифікації П. М. Гавриліна. х600, Leica CX100.

Аналіз результатів власних досліджень свідчить, що комплекс морфологічних ознак функціональної зрілості відносно імунологічної реактивності імунних утворень слизової оболонки тонкої кишки мускусної качки, у ранньому постнатальному онтогенезі формується у більш пізніші строки, ніж у відповідних органах ссавців. Імунні утворення, які забезпечують специфічну імунологічну реактивність, активно формуються в перші тижні та місяці життя поступово, починаючи з лімфоїдних структур слизової оболонки органів травлення і закінчуючи лімфоїдними органами внутрішнього середовища організму, що підтверджується роботами І.А. Коломієць, В.Т. Хомича та І. Г. Калиновської²¹.

21 Kolomiets, I. A. (2010). Structural and functional features of lymphoid tissue of Peyer's intestinal plaques in chickens. *Problems of Zoo Engineering and Veterinary Medicine*, 1(2), 35–38.; Kalinovskaya, I. G. (2005). Growth and development of Peyer's plaque of the ileum of chickens in the postnatal period of ontogeny. *News of Dnipropetrovsk State Agrarian University*, 2, 229–232.; Калиновська І.Г. Насиченість слизової оболонки тонкої кишки курей лімфоїдними утвореннями у постнатальному періоді онтогенезу. *Науковий вісник Львівської національної академії ветеринарної медицини ім. С.З. Гжицького*. 2006. Т.8, №3(30), ч.2. С. 40–44.; Хомич В.Т., Мазуркевич Т.А., Усенко С.І. Топографія і макроскопічні показники імунних утворень кишечника качок віком 1-20 діб. *Вісн. Націонал. аграр. ун-ту Київ*, 2012. Вип. 20. С. 191–193.; Pabst, O., Herbrand, H., Worbs, T., Friedrichsen, M., Yan, S., Hoffmann, M. W., Körner, H., Bernhardt, G., Pabst, R., & Förster, R. (2004). Cryptopatches and isolated lymphoid follicles: dynamic lymphoid tissues dispensable for the generation of intraepithelial lymphocytes. *European Journal of Immunology*. 35(1). P. 98–107.; Takeuchi, T., Kitagawa, H., Imagawa, T., & Uehara, M. (1998). Proliferation and cellular kinetics of villous epithelial cells and M cells in the chicken caecum. *Journal of Anatomy*. 193(2). P. 233–239.; Zaher, M., El-Ghareeb, A.-W., Hamdi, H., & AbuAmod, F. (2012). Anatomical, histological and histochemical adaptations of the avian alimentary canal to their food habits: *I-Coturnix coturnix*. *Life Science Journal*. 9(3). P. 253–275.

Отже, диференціація лімфоїдних структур тонкої кишки мускусних качок має регіонарні особливості, відбувається у певній послідовності та проходить декілька етапів²².

На першому етапі у власній пластинці слизової оболонки формується невелика кількість поодинокі розташованих лімфоцитів. В подальшому утворюються скупчення дифузної лімфоїдної тканини, яка має однотипову будову без помітного зростання щільності розміщення лімфоцитів.

На другому етапі серед дифузної лімфоїдної тканини утворюються первинні лімфатичні вузлики й починають формуватися їх агрегати.

На третьому етапі, поряд із збільшенням розмірів лімфатичних вузликів та утворенням маргінальної зони, з'являються центри розмноження і формуються вторинні лімфатичні вузлики, на тлі зменшення відносної кількості дифузної лімфоїдної тканини.

Тобто повний комплекс морфологічних ознак, який свідчить про функціональну зрілість паренхіми органів у відношенні імунологічної реактивності, не залежно від відділу тонкої кишки мускусних качок, формується у постнатальному онтогенезі протягом перших двох місяців життя тварин.

На четвертому етапі збільшується розмір лімфатичних вузликів та локалізація – майже по всій товщині власної пластинки слизової оболонки, що призводить до місцевого руйнування кишкових залоз та утворення своєрідних «септ». В подальшому лімфатичні вузлики проривають м'язову пластинку слизової оболонки та розміщуються також у м'язовій оболонці групами, відмежованими м'язовими прошарками.

4. Аналіз результатів експериментальних досліджень

Порівнюючи результати наших досліджень з іншими авторами відмічаємо: що стосується будови і розвитку лімфоїдної тканини в тонкому відділі кишечника у білих щурів лімфоїдні пляшки починають формуватися на 19-у добу антенатального періода онтогенезу і продовжують розвиватися до одного місяця життя²³. Динаміка клітинного складу виражається в

22 Logvinova, V., & OliyarA. (2021). Histoarchitectonics of Lymphoid Formations of the Mucosa of the Small Intestine of Musky Ducks. Bulletin of Sumy National Agrarian University. The Series: Veterinary Medicine, (1 (52), 31-37. DOI: <https://doi.org/10.32845/bsnau.vet.2021.1.5>

23 Siervo F., Pringault E., Assman P. S., Kraehenbuhl J. P., Debard N. Transient expression of M-cell phenotype by enterocyte-like cells of the follicle-associated epithelium of mouse Peyer's patches. Gastroenterology. 2000. 119(3). P. 734--743. DOI: <https://doi.org/10.1053/gast.2000.16481>.

збільшенні абсолютної кількості всіх видів клітин і зміні їх співвідношення до місячного віку до показників, відповідних дорослої тварини. Спостерігається зниження кількості всіх видів клітин по зонах, змінюється їх співвідношення, гальмується лімфо- і плазмоцитоз.

У кроликів мигдалина клубової кишки складається з двох шарів: кишково-залозистого поверхневого і глибше лежачого лімфоїдного. Гладком'язова тканина з м'язової оболонки проходить у вигляді тяжів в горизонтальному напрямі і формує пучки довкола судин, нервів і залоз²⁴.

У ховрахів встановлена сезонна інволюція лімфоїдної тканини тонкого відділу кишечника. Лімфоїдна тканина власної пластинки слизової оболонки у складі пейєрових бляшок впродовж річного циклу піддається істотним змінам. Основною ознакою є загасання проліферації лімфоїдних клітин восени перед зимівлею (у жовтні), майже повна зупинка проліферації в першу половину періоду сплячки (у листопаді – грудні) і її активізації в другій половині періоду зимівлі (у січні-березні).

За результатами досліджень встановлено, що формування лімфоїдних вузликів, пов'язаних з утворенням імунокомпетентних клітин, відбувається в сліпокишкових лімфоїдних бляшках лише до 30-денного віку. На відміну від центральних органів імунітету, лімфоїдні бляшки досягають максимальної морфофункціональної зрілості значно пізніше, лише до 180-денного віку, тобто в період розквіту організму²⁵.

Надалі кількість і розміри лімфоїдних вузликів зменшуються, розростаються сполучнотканинні елементи і відбувається вікова регресія лімфоїдних структур сліпокишкових бляшок.

Отримані результати свідчать про те, що до кінця передзлучного віку (ювенільного) у лабораторних щурів кількість, розміри і відношення площі поверхні пейєрових бляшок до площі поверхні тонкої кишки

24 Gavrilin, P.M., & Nikitina, M.O. (2019). Microanatomical aspects of the intestines and gut-associated lymphoid tissue of meat rabbits. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*. 7(1). P. 42–46.; Гаврилін П. М., Нікітіна М.О. Морфометричні показники кишечника та агрегованих лімфатичних вузликів кролів м'ясного напрямку використання. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017. Вип. 8, №4. С. 649–655.; Romero C., Rebollar P. G., Dal Bosco A., Castellini C., Cardinali R. Dietary effect of short-chain organic acids on growth performance, mortality and development of intestinal lymphoid tissues in young non-medicated rabbits. *World Rabbit Science*. 2011. 19(3). P. 133–142. DOI: <https://doi.org/10.4995/wrs.2011.866>.

25 Горальський Л.П. Особливості гістоархітекtonіки імунних органів сільськогосподарських тварин. *Вет. медицина України*. 2003. №2. С. 22–23.; Самойлюк В.В., Гаврилін П.М., Білий Д.Д., Козій М.С., Масліков С.М. Топографія і мікроструктурна організація лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*. 2019. 7 (4). С. 189–197.

зростають. Мабуть, це пов'язано із зростаючою активністю периферичних органів імунної системи у тварин даного вигляду²⁶.

З віком у тварин відбувається збільшення довжини і діаметру тонкої кишки, зменшення кількості ПБ, а також відношення площі їх поверхні до загальної площі поверхні тонкої кишки, що говорить про зниження активності периферичних органів імунного захисту у щурів зрілого віку. Відстані між ПБ мають обернено пропорційну залежність з показниками кількості і ширини ПБ. Площі ПБ тонкої кишки і відношення площі їх поверхні до загальної площі внутрішньої поверхні тонкої кишки прямо пропорційно залежать від їх довжини і ширини. Довжина, діаметр і площа внутрішньої поверхні тонкої кишки прямо пропорційно залежать від маси тварини. Відстань між ПБ має обернено пропорційну залежність від кількості ПБ у всіх вікових групах тварин²⁷.

Анатомічна і гістологічна будова лімфоїдних утворень кишечника свійської птиці, а також їх вікові перетворення вивчені рядом авторів:

За твердженням Калиновської І.Г.²⁸ у добових курчат імунні утворення представлені тільки окремими осередками ДЛТ у власній пластинці слизової оболонки. Так, у 5-добових курчат в ДЛТ імунних утворень виникають ПБ дванадцятипалої та порожньої кишок з 10-добового віку, а клубової – з 15-добового віку. Вторинні ЛВ, що свідчать про початок настання морфофункціональної зрілості, починають формуватися в ПБ дванадцятипалої та порожньої кишки курчат віком 15 діб, а в ПБ клубової кишки – з 20-добового віку. Максимального розвитку імунні утворення кишечника досягають у 3–4-місячному віці, тобто ще до настання статевої зрілості. У курей старшого віку вміст лімфоїдної тканини дещо зменшується, але залишається високим до 2-річного віку. Формування і розвиток імунних утворень кишечника курей відбувається асинхронно

26 Sierro F., Pringault E., Assman P. S., Kraehenbuhl J. P., Debard N. Transient expression of M-cell phenotype by enterocyte-like cells of the follicle-associated epithelium of mouse Peyer's patches. *Gastroenterology*. 2000. 119(3). P. 734–743. doi: 10.1053/gast.2000.16481.

27 Гаврилін П. М., Нікітіна М. О. Морфометричні показники кишечника та агрегованих лімфатичних вузликів кролів м'ясного напрямку використання. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2017. Вип. 8, №4. С. 649–655.; Горальський Л. П. Особливості гістоархітеконики імунних органів сільськогосподарських тварин. *Вет. медицина України*. 2003. №2. С. 22–23.; Самойлюк В. В., Гаврилін П. М., Білий Д. Д., Козій М. С., Масліков С. М. Топографія і мікроструктурна організація лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*. 2019. 7 (4). С. 189–197.; Масляк Р. П., Венгрин А. В. Формування периферичних органів імунної системи у тварин. *Біологія тварин (науково-теоретичний журнал)*. Львів, 2004. Т. 6, №1–2. С. 39–43.

28 Калиновська І. Г. Насиченість слизової оболонки тонкої кишки курей лімфоїдними утвореннями у постнатальному періоді онтогенезу. *Науковий вісник Львівської національної академії ветеринарної медицини ім. С. З. Гжицького*. 2006. Т. 8, №3(30), ч. 2. С. 40–44.

протягом 15-25 діб після вилуплення. Морфофункціональна зрілість ПБ дванадцятипалої та порожньої кишок настає у 15-добовому віці, клубової кишки – у 20-добовому віці. Максимальний вміст лімфоїдної тканини в імунних утвореннях, зареєстрований у курей 3-4-місячного віку, а максимальна лімфоїдних вузликів в ній – у 6-7-місячних²⁹.

За даними окремих авторів морфо-функціональна зрілість ПБ у курей настає з 20-добового віку. Але у дослідників не має єдиної думки щодо процесів становлення специфічної функції цих органів імуногенезу впродовж постнатального онтогенезу і, особливо, у продуктивний яйценосний період життя курей³⁰.

Коломієць І.А. 31 вважає, що ПБ 120-, 150-, 180-добових курей мають всі ознаки функціональної активності. У них виявлені передвузликові форми, первинні та вторинні лімфоїдні вузлики і дифузна лімфоїдна тканина. Підводячи підсумки розгляду структурної організації лімфоїдних бляшок слід зазначити, що у птиці і ссавців ці периферичні органи імуногенезу, мають загальний план будови і розрізняються лише за топографічним принципом: у ссавців в основному групові лімфоїдні вузлики розташовуються в області тонкого кишечника, а птиці – в області товстого³¹.

За даними Стояновського В.Г.³² у курчат 5-добового віку в тонких кишках виявлено $3,4 \pm 0,245$ ПБ і до 42-добового віку їх кількість зростає до $6,2 \pm 0,374$ шт. Відмічається тенденція до збільшення кількості ПБ у тонких кишках курчат 20- та 30-добового віку та зростання розмірів ПБ протягом дослідного періоду.

Як показують дослідження Хомич В.Т.³³ макроскопічні морфометричні показники ПБ тонкої кишки поступово стабільно збільшуються від добо-вого до двадцятидобового віку.

29 Kolomiets, I. A. (2010). Structural and functional features of lymphoid tissue of Peyer's intestinal plaques in chickens. Problems of Zoo Engineering and Veterinary Medicine, 1(2), 35–38.; Коцюмбас І.Я., Жила М.І., П'ятничко О.М., Шкод-
дяк Н.В. Морфофункціональні особливості імунної системи птиці. Науково-технічний бюлетень Державного
науково-дослідного контрольного інституту ветеринарних препаратів та кормових добавок і Інституту біології
тварин. 2019. Вип. 20(1). С. 255–262.

30 Коцюмбас І.Я., Жила М.І., П'ятничко О.М., Шкод-
дяк Н.В. Морфофункціональні особливості імунної системи птиці. Науково-технічний бюлетень Державного науково-дослідного контрольного інституту ветеринарних препаратів
та кормових добавок і Інституту біології тварин. 2019. Вип. 20(1). С. 255–262.

31 Kolomiets, I. A. (2010). Structural and functional features of lymphoid tissue of Peyer's intestinal plaques in chickens. Problems of Zoo Engineering and Veterinary Medicine, 1(2), 35–38.

32 Stoyanovsky, V. G. (2011). Probiotics and the immune system of the gastrointestinal tract of the bird. Modern Poultry Farming, 4, 21–25.

33 Khomych, V.T., & Mazurkevych, T.A. (2013). Rost i razvitie Peyerovoy blyashki dvenadtsatiperstnoy kishki u utok v vozraste ot odnih do 120 sutok [Growth and development of the duodenum Peyer's patch in one-day old to 120-day-old ducks]. Aktualnye Voprosy Veterinarnoy Meditsiny Sibiri. 1. P. 146–14951.

ВИСНОВКИ

Аналіз наукової літератури свідчить, що значного успіху, досягнули у вивченні структурної організації імунної системи в цілому, міжорганні та міжсистемні взаємовідносини, призвели до узагальнення знань про імунну систему слизових оболонок, які поєднують в собі лімфоїдні утворення травної, дихальної систем, сечовивідних шляхів, молочної залози та ін. Лімфоїдні структури асоційовані із слизовою оболонкою кишечника мають виключне значення в підтримці імунного гомеостазу організму людини і тварин. Дослідження лімфоїдних утворень трубкоподібних органів травної системи у продуктивних тварин небагаточисельні і не носять системного характеру. Як правило, увага дослідників більше направлена на з'ясування росту і розвитку шлунку і кишечника. Нам не вдалося знайти роботи, що містять повні відомості про топографічні та морфологічні особливості лімфоїдних утворень кишечника мускусних качок в період раннього постнатального онтогенезу, а також їх взаємозв'язок із структурними компонентами кишкової стінки.

Не дивлячись на виявлення лімфоїдних утворень СО трубкоподібних органів у ссавців та птиці ще в XVII столітті, до нашого часу немає єдиної думки про їх структурні особливості та вікові зміни. Найбільш детально досліджені тільки мигдалини у тварин і людини. Дещо більше робіт, які присвячені морфогенезу лімфоїдних утворень апендикса людини і лабораторних тварин. Зустрічаються роботи присвячені дослідженню клоакальної бурси і сліпих кишок птиці. Питання морфології лімфоїдних утворень асоційованих із СО передньої середньої і товстої кишок поодинокі, розрізнені та суперечливі. Особливу увагу привертає відсутність узагальнюючих робіт по виявленню закономірностей морфогенеза лімфоїдних утворень СО кишечника у водоплаваючої птиці. Також відсутня інформація про структурну організацію ПБ тонкої кишки та її відділів у мускусних качок. Більшість дослідників, які вивчають кишечник у ссавців і птиці, звертають увагу на функції структурних компонентів кишкової стінки у процесі травлення, ніж на зв'язок з лімфоїдними утвореннями.

Зустрічається велика кількість робіт присвячених дослідженню лімфоїдних утворень асоційованих із слизовими оболонками тонкої кишки людини і тварин а також клоакальною сумки у птиці. Однак дотепер

дослідники не приділяють належної уваги структурі лімфоїдних утворень кишечника у зв'язку з участю у формуванні місцевого імунітету.

Зазначимо, що клітинний рівень структурної організації лімфоїдних утворень асоційованих із СО трубкоподібних органів досліджені в недостатній мірі і свідчать про функціональну значимість лімфоцитів у формуванні як місцевого так і загального імунітету організму. Особливого функціонального значення для лімфоїдних утворень кишечника має взаємозв'язок лімфоцитів з клітинами епітелія, де складається специфічне мікрооточення для презентації і розпізнання антигенів що проникають в епітеліальний шар. Однак до нашого часу в науковій літературі відсутні відомості про роль інфільтрації лімфоцитами структурних компонентів СО в процесі формування ЛТ³⁴.

Поряд з цим аспекти морфофункціональних перетворень та морфогенезу периферичних лімфоїдних органів у птиці є менш дослідженими, особливо агреговані лімфоїдні утворення кишечника, а існуючі літературні дані в багатьох випадках є суперечливими. До сьогоденного дня відсутня єдина думка про характер тканинного і клітинного складу агрегованих лімфатичних вузликів тонкої кишки водоплаваючої птиці³⁵.

Відсутність основних відомостей стосовно принципів будови периферичних лімфоїдних органів у водоплаваючої птиці є стримуючим фактором для широкого застосування сучасних імуно- та цитохімічних методик для більш глибоких досліджень специфіки їх структурно-функціональної організації. Цей факт надасть особливого значення для морфологічного обґрунтування ефективності і доцільності використання технологій інтенсивної штучної антигенної стимуляції органів імунітету птиці, що найпростіше пов'язано з використанням різних схем вакцинації молодняка птиці в умовах промислового птахівництва.

Імунні структури кишечника в основному формуються з лімфоїдної тканини, яка проходить чотири послідовні рівні організаційного розвитку: дифузна лімфоїдна тканина (ДЛТ), передвузликова стадія, первинні лімфоїдні вузлики (ЛВЗ) і вторинні ЛВЗ.

34 Owen J. A., Punt J., Stranford S. A. Kuby immunology. New York: WH Freeman, 2013. 944 p.; Olivares-Villagómez D., Van Kaer L. Intestinal intraepithelial lymphocytes: sentinels of the mucosal barrier. Trends in Immunology. 2018. 39(4). P. 264–275. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.it.2017.11.003>.

35 Khomych, B.T., & Mazurkevych, T.A. (2013). Rost i razvitie Peyerovoy blyashki dvenadtsatiperstnoy kishki u utok v vozraste ot odnih do 120 sutok [Growth and development of the duodenum Peyer's patch in one-day old to 120-day-old ducks]. Aktualnye Voprosy Veterinarnej Meditsiny Sibiri. 1. P. 146–14951.

Початковим етапом є формування скупчень лімфоїдних клітин, щільність яких нижча на периферії порівняно з центром, і які ще не мають чітких меж – це стадія дифузної або передвузликової організації.

Другий етап характеризується виникненням щільних округлих або овальних клітинних скупчень – лімфоїдних вузликів, що свідчить про готовність лімфоїдної тканини до імунної відповіді.

Третій етап – це поява гермінативних (світлих) центрів у вузликах, відомих також як «реактивні центри», які збільшуються під впливом антигенів.

На четвертому етапі спостерігається інволюція – зменшення та зникнення лімфоїдних вузликів з віком.

На нашу думку, структурно-функціональні зони Пейєрових бляшок тонкої кишки мускусних качок відповідають аналогічним утворенням у ссавців. Лімфоїдна тканина представлена ретикулярними клітинами, дрібними та середніми лімфоцитами, плазматичними клітинами і макрофагами.

Гістоархітектоніка ретикулярних волокон може варіювати. У деяких пейєрових бляшках волокна розташовані вздовж периферії лімфоїдних вузликів, утворюючи волокнисту облямівку у вигляді сітчастої капсули. За результатами наших досліджень, така облямівка з ретикулярних волокон або повністю охоплює вузлик, або переривається з боку, що прилягає до епітеліального шару кишечника. У межах однієї бляшки можуть одночасно зустрічатися як вузлики з ретикулярною облямівкою, так і без неї.

Імунні структури, що відповідають за специфічну імунологічну реактивність, інтенсивно формуються протягом перших тижнів і місяців життя. Цей процес відбувається поступово: він розпочинається з розвитку лімфоїдних структур слизової оболонки органів травної трубки та завершується формуванням лімфоїдних органів, розташованих у внутрішньому середовищі організму.

DOI: 10.51587/9798-9917-51926-2025-023-238-260