

## Original researches

### Topography and microstructural organization of lymphoid formations associated with pig intestinal mucosa

Received: 07 October 2019  
Revised: 15 October 2019  
Accepted: 13 November 2019

Dnipro State Agrarian and Economic  
University, Sergii Efremov Str., 25, Dnipro,  
49600, Ukraine

Tel.: +38-066-221-69-47  
E-mail: samoiliuk.v.v@dsau.dp.ua

Petro Mohyla Black Sea National University,  
Desantnykiv Str., 10, Mykolayiv, 54000,  
Ukraine

Tel.: +38-051-250-03-33  
E-mail: Mykhaylo.Koziy@chmnu.edu.ua

**Cite this article:** Samoiliuk, V. V., Gavrilin, P. M., Bilyi, D. D., Koziy, M. S., & Maslikov, S. M. (2019). Topography and microstructural organization of lymphoid formations associated with pig intestinal mucosa. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*, 7(4), 189–197. doi: 10.32819/2019.74034

V. V. Samoiliuk\*, P. M. Gavrilin\*, D. D. Bilyi\*, M. S. Koziy\*\*, S. M. Maslikov\*

\*Dnipro State Agrarian and Economic University, Dnipro, Ukraine

\*\* Petro Mohyla Black Sea National University, Mykolayiv

**Abstract.** The study of the dynamics of the area of the lymphoid formations of the intestine was carried out using the technique of total staining by Helman. The topographic, macrostructural and microstructural features of lymphoid formations associated with the intestinal mucous membranes of neonatal and mammary piglets and the absolute and relative area of lymphoid formations in pigs of different ages were determined. It is established that the intestinal lymphoid tissue of piglets is diffusely located cells of the lymphoid row and their layers in the form of clusters of diffuse lymphoid tissue, lymph nodes are grouped in the small intestine and are solitary in thickness. The microscopic structure of the aggregated nodules is characterized by the presence of group lymphoepithelial nodules and diffuse lymphocytic-tissue complex associated with the structural components of the submucosa and mucous membrane. The lymph nodes are located in the submucosal base, and their dome is in its own lining of the mucosa. The structure of the lymphoid nodule includes cells of the lymphoid row, and the dome zone contacts the structural components of the interstitial diffuse lymphocytic-tissue complex. In lymphoid tissue, lighter areas are found – herminative reproduction centers, where cells are more loose. The number of these centers throughout the gut is unevenly distributed. Intestinal associated lymphoid tissue in piglets during morphogenesis has its own topographic features. Most lymphoid tissue in the small intestine is in the ileum, especially in its caudal region, and in the thick in the colon, where the number of lymphoid formations increases proportionally in the caudal direction. In the empty gut, the largest area of lymphoid formations also occurs in the caudal region. The patterns of lymphoid tissue formation during postnatal ontogeny can be useful in developing optimal vaccination time for piglets, drawing up treatment regimens and methods for the prevention of gastrointestinal diseases.

**Keywords:** gut; absolute area; relative area; thin section; thick section.

### Топографія і мікроструктурна організація лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят

V. V. Самойлюк\*, П. М. Гаврилін\*, Д. Д. Білий\*, М. С. Козій\*\*, С. М. Масліков\*

\* Дніпровський державний аграрно-економічний університет, Дніпро, Україна

\*\* Чорноморський національний університет ім. Петра Могили, Миколаїв, Україна

**Анотація.** Вивчення динаміки площі лімфоїдних утворів кишечника проводили із застосуванням методики тотального фарбування за Хелман. Визначено топографічні, макроструктурні і мікроструктурні особливості лімфоїдних утворів асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят неонатального і молочного періодів та їх абсолютну та відносну площу. Встановлено, що до кишковоасоційованої лімфоїдної тканини кишечника поросят належать дифузно розташовані клітини лімфоїдного ряду та їх скупчення у вигляді пластів, згруповані лімфоїдні вузлики у тонкому відділі кишечника та поодинокі у товстому. Мікроскопічна будова агрегованих вузликів характеризується наявністю групових лімфоепітеліальних вузликів і дифузного лімфоцитарно-тканинного комплексу, асоційованого зі структурними компонентами підслизової основи і слизової оболонки. Лімфоїдні вузлики розташовані в підслизовій основі, а їх купол – у власній пластинці слизової оболонки. До складу лімфоїдного вузлика входять клітини лімфоїдного ряду, а зона купола контактує зі структурними компонентами міжвузликового дифузного лімфоцитарно-тканинного комплексу. У лімфоїдній тканині трапляються більш світлі ділянки – гермінативні центри розмноження, де клітини розташовані більш пухко. Кількість цих центрів на протязі кишечника розподілена нерівномірно. У поросят протягом морфогенезу кишковоасоційована лімфоїдна тканина має свої топографічні особливості. Найбільша кількість лімфоїдної тканини в тонкому відділі кишечника міститься в клубовій кишці, особливо в каудальній її ділянці, а в товстому – в ободовій, де кількість лімфоїдних утворів пропорційно збільшується в каудальному напрямку. В порожній кишці найбільша площа лімфоїдних утворень має місце також у каудальній ділянці. Інформація про закономірності формування лімфоїдної тканини протягом постнатального періоду онтогенезу може бути корисною для розроблення оптимальних термінів вакцинації поросят, складання схем лікування та методів профілактики захворювань шлунково-кишкового каналу.

**Ключові слова:** кишка; абсолютна площа; відносна площа; тонкий відділ; товстий відділ.

## Вступ

Важливим бар'єром, що попереджує проникнення в організм екзогенної мікрофлори, постає лімфоїдна тканина, асоційована зі шкірою, яка включає кератиноцити, дендритні клітини (клітини Лангерганса), нейтрофільні гранулоцити, тканинні базофіли та лімфоцити, а також мигдалики, поодинокі та згруповані лімфоїдні вузлики, що локалізовані в слизовій оболонці органів травлення, дихання, сечовидільної та статеві систем (Kuperg, 2006; Mazzoni et al., 2011), лімфоїдна тканина, асоційована з кон'юнктивою ока (Knop & Knop, 2005). Особливе значення мають імунокомпетентні структури кишечника (Brandtzaeg, 2011). Лімфоїдна тканина, асоційована зі слизовою оболонкою шлунково-кишкового тракту, відіграє провідну роль у захисті організму від шкідливих агентів. Основна функція цієї тканини полягає в ініціюванні місцевих імунних відповідей IgA (Elmore, 2006; Cerutti, 2008; Takebayashi et al., 2011).

Органи травлення, дихання, сечових і статевих шляхів являють собою місця проникнення в організм антигенів. У зв'язку з цим тут міститься велика кількість лімфоїдних вузликів і агрегованої лімфоїдної тканини, асоційованої зі слизовими оболонками. Це невеликі скупчення ретикулярної тканини, які здатні до лімфоїдного кровотворення, становлять важливу ділянку ланцюга захисних реакцій та мають свої топографічні особливості. Дані літературних джерел свідчать, що стан резистентності та реактивності органів травлення залежить саме від особливостей морфологічного і функціонального стану лімфоїдних структур, асоційованих зі слизовими оболонками, що складають значний відносний вміст загальної лімфоїдної тканини у кролів, великої рогатої худоби та птахів (Casteleyn et al., 2010) та виконують особливо важливі функції імунологічного захисту організму.

У поросят до цих лімфоїдних утворень належать агреговані лімфоїдні утвори та лімфоїдні вузлики, що містяться у слизовій оболонці, дифузна лімфоїдна тканина, лімфоїдні клітини власної пластинки та міжепітеліальні лімфоцити. Враховуючи, що шлунково-кишковий тракт має найбільшу площу поверхні слизової оболонки в організмі, наразі все ще не існує цілісного і повного уявлення про морфологічні особливості лімфоїдних утворів, а повідомлення стосовно їх ролі в імунній відповіді досить суперечливі (Faulk et al., 1970; Junt et al., 2008; Helander & Fändriks, 2014).

Імунна система кишечника постає першою лінією захисту організму від патогенних мікроорганізмів слизової оболонки і відіграє вирішальну роль у підтримці гомеостазу цієї оболонки (Miller, 2007). Асоційовані з нею імунні утвори відіграють важливу роль у контролі інфекції. Зокрема, це відбувається завдяки наявності тут М-клітин – спеціалізованих епітеліальних клітин, що ініціюють імунні відповіді слизової кишечника (Barreau et al., 2010; Wang et al., 2014; Nakamura et al., 2018; Yang et al., 2017). Крім цього, асоційована зі слизовою оболонкою лімфоїдна тканина відіграє певну роль у формуванні антитіл являє собою місце розвитку В-клітин (Liebler et al., 1994; Yasuda et al., 2006; Brandtzaeg, 2010).

Імунітет кишечника – один із найважливіших факторів для нормального росту і продуктивності сільськогосподарських тварин; від його функціонального стану значною мірою залежить їх здоров'я та резистентність до інфекційних та інших захворювань (Lee et al., 2016), стійкість до стресових чинників (McLamb et al., 2013). Але також існує припущення, що лімфоїдна тканина, асоційована зі слизовою оболонкою кишечника, не відіграє майже ніякої ролі в розвитку запалення в його товстому відділі (Koboziev et al., 2010; Constantinovits et al., 2012).

Слід зазначити, що кишковоасоційована лімфоїдна тканина має суттєві видові відмінності (Haley, 2017). Наразі у дослідників немає єдиної думки щодо особливостей морфології

та топографії лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят упродовж неонатального періоду онтогенезу. Особливо дискусійними постають питання про кількість, локалізацію та наявність або відсутність реактивних утворів (лімфоїдних вузликів із гермінативними центрами) у слизовій оболонці товстого і тонкого відділів кишечника.

Незважаючи на значну кількість праць, присвячених топографії і морфології кишковоасоційованої тканини в сільськогосподарських тварин, наразі стосовно цих структур у свині свійської постає багато дискусійних питань, які потребують досліджень та об'єктивного оцінювання. Зокрема, ці питання стосуються визначення окремих структурно-функціональних зон згрупованих лімфоїдних вузликів і вікових особливостей їх топографії.

Розуміння морфофункціональних особливостей цих біологічних об'єктів у нормі важливе для вирішення питань етіології, діагностики та патогенезу захворювань органів травлення. У зв'язку з цим морфологічні та імунологічні дослідження в цьому напрямку бачаться актуальними і потребують поглибленого і ретельного вивчення.

Мета дослідження – визначити закономірності топографії, мікроструктурної і макроструктурної організації лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят неонатального і молочного періодів розвитку.

## Матеріал і методи досліджень

Матеріалом для досліджень слугували тонкий і товстий кишечник поросят добового, 10-денного, місячного і двомісячного віку великої білої породи (в кожній віковій групі по 5 тварин). Свиней з характерними для породи і віку масою тіла і середньодобовим приростом живої маси відбирали в приватних домогосподарствах. Забір матеріалу проводили за загальноприйнятими методиками від клінічно здорових не вакцинованих тварин, підібраних методом аналогів, задовільної вгодованості (в усіх тварин визначали живу масу). Забій проводили на базі кафедри хірургії і акушерства сільськогосподарських тварин факультету ветеринарної медицини Дніпровського державного аграрно-економічного університету. Під час забою керувалися положеннями біологічної етики: «Загальними етичними принципами експериментів над тваринами», які були затверджені 1-м Національним конгресом з біоетики (Київ, 2001 р.), узгодженими з положеннями «Європейської конвенції з захисту хребетних тварин, які використовуються за експериментальними та іншими науковими цілями» (Страсбург, 18.03.1986 р.).

Забірали матеріал таким чином: після розтину черевної порожнини промивали кишечник проточною водою і визначали довжину і ширину розрізаних лінією прикріплення брижі тонкої і товстої кишок. Кожну кишку рівномірно розділяли на краніальну, середню і каудальну частини. Визначення динаміки площі лімфоїдних утворів кишечника проводили згідно з методикою тотального фарбування за Хелман. Ділянки кишечника промивали проточною водою, розправляли і поміщали у 2 % розчин оцтової кислоти на 2–3 доби, доки вони не ставали прозорими. У подальшому шматочки кишечника протягом 2 годин промивали проточною водою і фарбували гематоксиліном Гаріса, розведеним дистильованою водою 1 : 100.

На тотальних препаратах кишечника визначали абсолютну і відносну площу відділів кишечника і його лімфоїдних утворів. Кількість і щільність розташування поодиноких лімфоїдних вузликів визначали на площі 1 см<sup>2</sup> слизової оболонки кишки за допомогою морфометричної сітки, вставленої в окуляр стереомікроскопа МБС–10. Довжину і ширину кишечника та його лімфоїдних структур, які мали правильну геометричну форму, визначали за допомогою сантиметрової лінійки з ціною поділки 1 мм. Структури, які мали нерівномірну довжину і



**Рис. 1.** Згрупований лімфоїдний утвір порожньої кишки поросяти місячного віку. Освітлення 3 % оцтовою кислотою за Хелман. Гематоксилін Гаріса. Нативний препарат



**Рис. 2.** Лімфоїдні вузлики ободової кишки поросяти місячного віку. 1. Крайовий лімфоїдний вузлик. Освітлення 3 % оцтовою кислотою за Хелман. Гематоксилін Гаріса. Нативний препарат

ширину, вимірювали за власною методикою з використанням спеціальних трафаретів та макроскопічним методом точкового підрахунку.

Гістологічні препарати виготовляли із застосуванням модифікованої парафін-целоїдинової методики за М. С. Козієм. Здійснювали морфологічний аналіз структур лімфоїдних утворів кишечника з використанням мікроскопів МБІ-6 і МБС-10. Отримані дані обробляли методами варіаційної статистики.

### Результати

Як показали результати досліджень, до лімфоїдної тканини кишечника неонатальних поросят належить тканина, асоційована зі слизовою оболонкою у вигляді поодиноких і згрупованих лімфоїдних вузликів (рис. 1-2), дифузно розташованих клітин лімфоїдного ряду та їх скупчень у вигляді пластів дифузної лімфоїдної тканини. Згруповані лімфоїдні утвори порожньої кишки виступали над поверхнею слизової оболонки і мали вигляд овалів неправильної форми з помітними на них кратерами. Поодинокі лімфоїдні вузлики товстого відділу кишечника також виступали над слизовою і також мали добре помітні кратери.

Лімфоїдна тканина, асоційована з слизовою оболонкою кишечника, представлена складовими частинами на різних рівнях його стінки. Між ворсинками і криптами слизової оболонки та в її власній пластинці виявляються інтраепітеліальні лімфоцити, а також згруповані лімфоїдні вузлики в тонкому кишечнику та поодинокі – у товстому. Епітелій, що покриває ці вузлики, має велику кількість інтраепітеліальних лімфоцитів. Слід зазначити, що найбільше дифузної лімфоїдної тканини було виявлено в слизовій оболонці дванадцятипалої та порожньої кишки, а також у сліпій кишці.

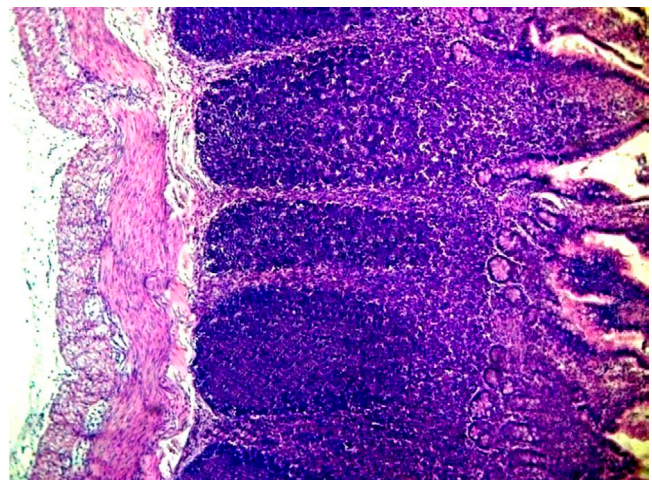
За результатами гістологічних досліджень також встановлено, що лімфоїдні утвори тонкого відділу кишечника неонатальних поросят складаються із групових лімфоепітеліальних вузликів і дифузного лімфоцитарно-тканинного комплексу, що асоційовані зі структурними компонентами підслизової основи і слизової оболонки (рис. 3).

Лімфоїдні вузлики розташовуються в підслизовій основі, а їх купол міститься у власній пластинці слизової оболонки. Лімфоїдний вузлик складається з клітин лімфоїдного ряду, які рівномірно розподіляються його площею. Зона купола контактує зі структурними компонентами міжвузликового дифузного лімфоцитарно-тканинного комплексу. У згрупованих лімфоїдних структурах помітні більш світлі ділянки – гермінативні

центри, або центри розмноження, де клітини лімфоїдного ряду розташовані більш пухко. Вони мають темнішу периферичну мантийну зону. Центри розмноження розподіляються по площі кишечника нерівномірно.

У дванадцятипалій кишці новонароджених поросят згрупованих лімфоїдних вузликів не виявлено, але мали місце скупчення лімфоїдних клітин, які містилися у підслизовій основі між криптами кишечника. У добових поросят у порожній кишці крім дифузної лімфоїдної тканини виявлялися поодинокі згруповані лімфоїдні утвори, які перебували на стадії формування. Реактивні центри не були виражені достатньо чітко. Окремі лімфоїдні клітини дифузно розташовувалися у власній пластинці слизової оболонки між кишковими криптами, часто у вигляді скупчень. У поросят віком 10 діб, місяця і двох місяців у слизовій порожньої кишки крім поодиноких лімфоцитів, що розташовувалися серед клітин епітелію, вдавалося виявити повністю сформовані згруповані лімфоїдні вузлики.

Кількість лімфоїдних вузликів із центрами розмноження в 10-денному віці становила близько 50 % їх загальної кількості. Купол вторинних вузликів виходив у власну пластинку слизової оболонки. Лімфоїдні вузлики агрегованої лімфоїдної тканини можна було розподілити на первинні і вторинні. У цей час первинні лімфатичні вузлики містилися переважно в перифе-



**Рис. 3.** Лімфоїдний утвір клубової кишки поросяти місячного віку. Гематоксилін Бюмера й еозин,  $\times 600$ .

**Таблиця 1.** Абсолютна і відносна площа лімфоїдних структур, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят добового віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ )

| Кишка і відділ | Відносна площа лімфоїдних структур, % |                            |                    | Абсолютна площа лімфоїдних структур, $cm^2$ | Абсолютна площа кишки / відділу кишечника, $cm^2$ | Відносна площа лімфоїдних утворів, % |
|----------------|---------------------------------------|----------------------------|--------------------|---|---|--------------------------------------|
|                | до площі кишки                        | до площі відділу кишечника | до площі кишечника |   |   |                                      |
| Дванадцятипала | *                                     | *                          | *                  | *   | 4,53 ± 1,08                                       | *                                    |
| Порожня        | 0,30 ± 0,14                           | 0,20 ± 0,12                | 0,16 ± 0,08        | 0,57 ± 0,28                                 | 195,55 ± 42,83                                    | 2,48                                 |
| Клубова        | 23,34 ± 7,65                          | 7,63 ± 4,72                | 6,40 ± 4,64        | 21,82 ± 12,54                               | 87,99 ± 26,03                                     | 94,74                                |
| Сліпа          | *                                     | *                          | *                  | *   | 5,56 ± 2,71                                       | *                                    |
| Ободова        | *                                     | *                          | *                  | *   | 63,69 ± 39,79                                     | *                                    |
| Пряма          | 11,93 ± 6,24                          | 1,34 ± 1,39                | 0,42 ± 0,25        | 0,64 ± 0,19                                 | 6,05 ± 2,38                                       | 2,78                                 |
| Тонкий відділ  | -                                     | 7,83 ± 4,72                | 6,56 ± 4,29        | 22,39 ± 10,03                               | 288,07 ± 23,31                                    | 97,22                                |
| Товстий відділ | -                                     | 1,34 ± 1,39                | 0,42 ± 0,25        | 0,64 ± 0,19                                 | 75,30 ± 25,10                                     | 2,78                                 |
| Разом          | -                                     | -                          | 6,98 ± 2,75        | 23,03 ± 5,11                                | 363,37 ± 24,20                                    | 100                                  |

Примітка: \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

ричний ділянці лімфоїдного утвору.

У добовому віці у свиней в підслизовій основі слизової оболонки порожньої кишки у вигляді овалів, що мають довгасту форму, виявляються згруповані лімфоїдні вузлики. У стінці дванадцятипалої, сліпої та ободової кишок мікроскопічно виявлялася дифузна лімфоїдна тканина, що мала вигляд незначних дифузних лімфоїдних пластів або поодиноких клітин лімфоїдного ряду. Найбільша відносна площа лімфоїдних утворів, особливо відносно площі зрізу, у цьому віці була в клубовій і прямій кишках (табл. 1).

Кількість лімфоїдних вузликів прямої кишки поступово зменшувалась у каудальному напрямку (табл. 2). Таким чином, лімфоїдні структури, асоційовані зі слизовою оболонкою у цьому віці, виявляються в основному у клубовій кишці (94,74 %) у вигляді стрічкоподібного утвору, а також у порожній і прямій.

**Таблиця 2.** Кількість лімфоїдних вузликів у прямій кишці поросят добового віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ )

| Ділянка прямої кишки | Кількість лімфоїдних вузликів |
|----------------------|-------------------------------|
| Краніальна           | 6,38 ± 5,05                   |
| Середня              | 4,78 ± 4,94                   |
| Каудальна            | 2,08 ± 1,31                   |

У десятиденному віці в поросят у підслизовій основі слизової оболонки порожньої кишки через 14–26 см від кінця дванадцятипалої кишки у вигляді витягнутих овалів виявляються згруповані лімфоїдні вузлики. У стінці дванадцятипалої, сліпої та ободової кишок мікроскопічно виявлялась дифузна лімфоїдна тканина, що також мала вигляд більше виражених, ніж у добовому віці, дифузних лімфоїдних пластів, а також поодиноких клітин лімфоїдного ряду. Площа лімфоїдних структур відносно площі поперечного зрізу кишки у поросят неонатального і молочного періодів розвитку була найбільшою у клубовій кишці. Якщо не брати до уваги клубову кишку, цей показник найбільший в ободовій і дещо нижчий відповідно в прямій і порожній кишках (табл. 3).

Від кінця порожньої кишки починається стрічкоподібний лімфоїдний утвір, який розташований впродовж усієї клубової кишки. Його площа поступово збільшувалась в каудальному напрямку і в каудальній частині була найбільшою, особливо перед переходом до товстого відділу. Найбільша кількість лімфоїдної тканини, асоційованої зі слизовою оболонкою, містилась саме в клубовій кишці (80,86 %). Стрічкоподібний лімфоїдний утвір у цьому віці займав майже половину її площі. Найбільша кількість лімфоїдної тканини товстого відділу кишечника містилась в ободовій кишці.

Асоційована зі слизовою оболонкою лімфоїдна тканина

**Таблиця 3.** Відносна площа лімфоїдних структур, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят 10-добового віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ )

| Кишка і відділ кишечника | Відносна площа лімфоїдних структур, % |                            |                    | Абсолютна площа лімфоїдних структур, $cm^2$ | Абсолютна площа кишки / відділу кишечника, $cm^2$ | Відносна площа лімфоїдних утворів, % |
|--------------------------|---------------------------------------|----------------------------|--------------------|---|---|--------------------------------------|
|                          | до площі кишки                        | до площі відділу кишечника | до площі кишечника |   |   |                                      |
| Дванадцятипала           | *                                     | *                          | *                  | *   | 12,65 ± 2,86                                      | *                                    |
| Порожня                  | 2,25 ± 0,17                           | 1,53 ± 0,28                | 1,20 ± 0,19        | 11,97 ± 1,70                                | 5534,71 ± 82,62                                   | 9,42                                 |
| Клубова                  | 41,17 ± 11,21                         | 12,27 ± 3,42               | 9,71 ± 2,89        | 102,72 ± 49,16                              | 260,57 ± 155,92                                   | 80,86                                |
| Сліпа                    | *                                     | *                          | *                  | *   | 21,32 ± 1,05                                      | *                                    |
| Ободова                  | 6,82 ± 0,44                           | 5,31 ± 0,53                | 1,12 ± 0,14        | 11,25 ± 2,11                                | 165,39 ± 34,58                                    | 8,86                                 |
| Пряма кишка              | 4,71 ± 1,46                           | 0,52 ± 0,02                | 0,11 ± 0,02        | 1,10 ± 0,10                                 | 24,68 ± 6,64                                      | 0,86                                 |
| Тонкий відділ            | -                                     | 13,79 ± 1,94               | 11,17 ± 1,49       | 114,69 ± 50,74                              | 807,93 ± 236,75                                   | 90,28                                |
| Товстий відділ           | -                                     | 5,83 ± 0,52                | 1,23 ± 0,14        | 12,35 ± 2,21                                | 211,39 ± 28,58                                    | 9,72                                 |
| Разом                    | -                                     | -                          | 12,14 ± 2,85       | 127,04 ± 52,92                              | 1019,32 ± 265,31                                  | 100                                  |

Примітка: \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

**Таблиця 4.** Кількість лімфоїдних вузликів в ободовій і прямій кишках поросят 10-добового віку ( $M \pm m, n = 5$ )

| Ділянка кишки | Кількість лімфоїдних вузликів |             |
|---------------|-------------------------------|-------------|
|               | ободова кишка                 | пряма кишка |
| Краніальна    | 0,93 ± 0,60                   | 1,59 ± 0,37 |
| Середня       | 3,74 ± 2,16                   | 1,40 ± 0,44 |
| Каудальна     | 5,35 ± 3,82                   | 1,49 ± 0,66 |

товстого кишечника у поросят 10-добового віку була виявлена у вигляді поодиноких лімфоїдних вузликів в ободовій і прямій кишках. Кількість лімфоїдних вузликів ободової кишки на одиницю площі слизової оболонки поступово збільшувалась у каудальному напрямку кишечника, а найбільша їх кількість містилася перед переходом у пряму кишку. Лімфоїдні вузлики прямої кишки розподілені відносно рівномірно (табл. 4).

Площа лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою порожньої, клубової та ободової кишок пропорційно збільшується в каудальному напрямку кишечника, а площа цих утворів прямої кишки дещо менша в каудальній ділянці (табл. 5).

Таким чином, у поросят 10-добового віку лімфоїдна тканина кишечника, асоційована зі слизовою оболонкою, представлена лімфоїдними утворами у порожній, клубовій, ободовій і прямій кишках.

У місячному віці у свиней в підслизовій основі слизової оболонки порожньої кишки виявлялись згруповані лімфоїдні вузлики. У стінці дванадцятипалої, сліпої та ободової кишок мікроскопічно виявляли дифузну лімфоїдну тканину, що мала вигляд значних дифузних лімфоїдних пластів та поодиноких

клітин лімфоїдного ряду.

У підслизовій основі порожньої кишки агреговані лімфоїдні вузлики виявлялися у вигляді 11–16 витягнутих овалів, площа яких становила  $1,74 \pm 0,68 \text{ см}^2$ , а відстань між ними –  $38,07 \pm 13,69 \text{ см}$ . Перші згруповані лімфоїдні вузлики траплялися через 10,5–64 см від кінця дванадцятипалої кишки, а останні – за 32–75 см до початку клубової. Найбільше згрупованих утворів містилося в краніальній частині порожньої кишки (від 8 до 10). Відстань між ними була найменшою порівняно з іншими частинами цього відділу кишечника – від 0,3 до 27 см. У середній частині містилося 4–5 згрупованих утворів на відстані від 2,9 до 85 см один від одного. В каудальній частині порожньої кишки бло 7–8 згрупованих лімфоїдних вузликів на відстані 1,5–7,5 см. Як і в 10-добових поросят, у місячних від кінця порожньої кишки починається стрічкоподібний лімфоїдний утвір, розташований уздовж усієї клубової кишки, але, на відміну від поросят неонатального періоду, він становить понад половину її площі.

Асоційована зі слизовою оболонкою лімфоїдна тканина товстої кишки представлена поодинокими лімфоїдними вузликами. У сліпій кишці поросят місячного віку макроскопіч-

**Таблиця 5.** Площа лімфоїдних утворів асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника в поросят 10-добового віку ( $M \pm m, n = 5, \text{ см}^2$ )

| Кишка          | Ділянка кишки |               |               |
|----------------|---------------|---------------|---------------|
|                | краніальна    | середня       | каудальна     |
| Дванадцятипала | *             | *             | *             |
| Порожня        | 1,84 ± 0,57   | 4,25 ± 0,86   | 5,59 ± 0,23   |
| Клубова        | 20,71 ± 7,57  | 32,01 ± 15,82 | 50,00 ± 26,62 |
| Сліпа          | *             | *             | *             |
| Ободова        | 1,27 ± 1,12   | 3,98 ± 0,62   | 6,00 ± 1,22   |
| Пряма          | 0,48 ± 0,03   | 0,40 ± 0,02   | 0,16 ± 0,01   |

*Примітка:* \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

**Таблиця 6.** Абсолютна і відносна площа лімфоїдних структур, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят місячного віку ( $M \pm m, n = 5$ )

| Кишка, відділ кишечника | Відносна площа лімфоїдних структур, % |                            |                    | Абсолютна площа лімфоїдних структур, $\text{см}^2$ | Абсолютна площа кишки / відділу кишечника, $\text{см}^2$ | Відносна площа лімфоїдних утворів, % |
|-------------------------|---------------------------------------|----------------------------|--------------------|--|--|--------------------------------------|
|                         | до площі кишки                        | до площі відділу кишечника | до площі кишечника |  |  |                                      |
| Дванадцятипала          | *                                     | *                          | *                  | *  | 19,23 ± 10,16  | *                                    |
| Порожня                 | 1,57 ± 0,64                           | 1,16 ± 0,41                | 0,86 ± 0,23        | 19,50 ± 6,97                                       | 1299,80 ± 29,93  | 5,64                                 |
| Клубова                 | 66,49 ± 12,06                         | 14,54 ± 5,69               | 11,16 ± 4,98       | 266,27 ± 170,28                                    | 445,81 ± 375,18  | 77,06                                |
| Сліпа                   | *                                     | *                          | *                  | *  | 28,57 ± 8,13   | *                                    |
| Ободова                 | 12,45 ± 5,79                          | 11,26 ± 6,10               | 2,50 ± 1,08        | 57,80 ± 33,40                                      | 457,92 ± 132,59  | 16,72                                |
| Пряма кишка             | 6,98 ± 2,18                           | 0,42 ± 0,25                | 0,09 ± 0,03        | 1,99 ± 0,76  | 30,78 ± 17,80  | 0,58                                 |
| Тонкий відділ           | -                                     | 17,16 ± 5,95               | 15,16 ± 0,59       | 285,77 ± 161,55                                    | 1757,53 ± 533,60   | 82,70                                |
| Товстий відділ          | -                                     | 11,69 ± 6,07               | 2,58 ± 1,05        | 59,79 ± 33,25                                      | 510,76 ± 114,46  | 17,30                                |
| Разом                   | -                                     | -                          | 17,74 ± 0,82       | 345,56 ± 194,79                                    | 2268,00 ± 471,00   | 100                                  |

*Примітка:* \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

**Таблиця 7.** Кількість лімфоїдних вузликів в ободовій і прямій кишках поросят місячного віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ )

| Ділянка кишки | Кишка       |             |
|---------------|-------------|-------------|
|               | ободова     | пряма       |
| Краніальна    | 0,56 ± 0,27 | 1,59 ± 0,37 |
| Середня       | 1,49 ± 0,81 | 1,40 ± 0,44 |
| Каудальна     | 2,07 ± 0,86 | 1,49 ± 0,66 |

но лімфоїдні структури не були виявлені, але мікроскопічно спостерігали суттєві дифузні пласти клітин лімфоїдного ряду. В ободовій і прямій кишках містилась велика кількість лімфоїдних вузликів. В ободовій кишці вони починалися через 29–34 см від сліпої.

Як видно з даних, наведених у таблиці 6, найбільше лімфоїдних утворів тонкого відділу кишечника, асоційованих зі слизовою оболонкою, зміститься в клубовій кишці (77,06 %), а товстого відділу – в ободовій (16,72 %).

Кількість лімфоїдних вузликів на 1 см<sup>2</sup> в ободовій кишці пропорційно збільшується в каудальному напрямку кишечника, а найбільша їх кількість міститься перед переходом у пряму кишку (табл. 7).

Найбільша площа згрупованих лімфоїдних утворів порожньої кишки мала місце в її каудальній ділянці. Площа стрічкоподібного лімфоїдного утвору клубової кишки пропорційно збільшується в каудальному напрямку кишечника і стає найбільшою перед переходом у товстий відділ. У прямій кишці лімфоїдні вузлики розподілені більш рівномірно (табл. 8).

У свиней двомісячного віку в підслизовій основі слизової

оболонки порожньої кишки виявлялись згруповані лімфоїдні вузлики, що змістились через 20–40 см від кінця дванадцятипалої кишки у вигляді 14–18 овалів, площа яких становила 4,95 ± 3,66 см<sup>2</sup>, а відстань між ними – 97,41 ± 58,26 см. У стінці дванадцятипалої, сліпої та ободової кишок мікроскопічно виявлялася дифузна лімфоїдна тканина, що мала вигляд значних дифузних лімфоїдних пластів та поодиноких клітин лімфоїдного ряду. Стрічкоподібний лімфоїдний утвір, розташований поздовжньо впродовж усієї клубової кишки, і в цьому віці також становив понад половину її площі.

Асоційована зі слизовою оболонкою лімфоїдна тканина товстої кишки представлена поодинокими лімфоїдними вузликами. У сліпій кишці поросят двомісячного віку лімфоїдні структури макроскопічно не були виявлені (виявлялися лише досить щільні пласти клітин лімфоїдного ряду), а в ободовій і прямій містилась велика кількість лімфоїдних вузликів.

Як видно з даних, наведених у таблиці 9, найбільша кількість і площа лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника, у тонкому відділі міститься в клубовій кишці (75,73 %), а товстому – в ободовій (7,13 %).

**Таблиця 8.** Площа лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника в поросят місячного віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ , см<sup>2</sup>)

| Кишка          | Ділянка кишки |              |                |
|----------------|---------------|--------------|----------------|
|                | краніальна    | середня      | каудальна      |
| Дванадцятипала | *             | *            | *              |
| Порожня        | 6,41 ± 1,99   | 6,08 ± 1,02  | 8,80 ± 2,00    |
| Клубова        | 34,35 ± 10,10 | 70,76 ± 9,01 | 161,16 ± 15,91 |
| Сліпа*         | *             | *            | *              |
| Ободова        | 4,13 ± 1,98   | 14,47 ± 8,86 | 39,20 ± 23,74  |
| Пряма          | 0,60 ± 0,14   | 0,52 ± 0,13  | 0,87 ± 0,29    |

*Примітка:* \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

**Таблиця 9.** Абсолютна і відносна площа лімфоїдних структур, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника поросят двомісячного віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ )

| Кишка, відділ кишечника | Відносна площа лімфоїдних структур, % |                            |                    | Абсолютна площа лімфоїдних структур, см <sup>2</sup> | Абсолютна площа кишки / відділу кишечника, см <sup>2</sup> | Відносна площа лімфоїдних утворів, % |
|-------------------------|---------------------------------------|----------------------------|--------------------|--|--|--------------------------------------|
|                         | до площі кишки                        | до площі відділу кишечника | до площі кишечника |  |  |                                      |
| Дванадцятипала          | *                                     | *                          | *                  | *  | 49,47 ± 7,30   | *                                    |
| Порожня                 | 3,47 ± 0,82                           | 2,18 ± 0,51                | 1,55 ± 0,34        | 67,69 ± 17,57  | 2 553,87 ± 375,62  | 16,81                                |
| Клубова                 | 57,04 ± 20,45                         | 9,46 ± 3,51                | 6,70 ± 2,31        | 304,96 ± 158,23                                      | 516,32 ± 81,26   | 75,73                                |
| Сліпа                   | *                                     | *                          | *                  | *  | 93,33 ± 44,19  | *                                    |
| Ободова                 | 2,61 ± 0,58                           | 2,24 ± 0,5                 | 0,65 ± 0,17        | 28,72 ± 10,58  | 1 086,00 ± 228,95  | 7,13                                 |
| Пряма                   | 1,80 ± 0,03                           | 0,10 ± 0,03                | 0,03 ± 0,01        | 1,33 ± 0,59  | 86,12 ± 16,40  | 0,33                                 |
| Тонкий відділ           | -                                     | 11,64 ± 3,68               | 8,25 ± 2,38        | 375,65 ± 172,64                                      | 3 119,30 ± 463,44  | 92,54                                |
| Товстий відділ          | -                                     | 2,34 ± 0,48                | 0,68 ± 0,17        | 30,05 ± 10,90  | 1 265,74 ± 288,60  | 7,46                                 |
| Разом                   | -                                     | -                          | 8,92 ± 2,5         | 402,70 ± 182,69                                      | 4 385,04 ± 741,21  | 100                                  |

*Примітка:* \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

**Таблиця 10.** Кількість лімфоїдних вузликів в ободовій і прямій кишках поросят двомісячного віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ )

| Ділянка кишки | Кишка       |             |
|---------------|-------------|-------------|
|               | ободова     | пряма       |
| Краніальна    | 2,82 ± 3,50 | 4,68 ± 1,48 |
| Середня       | 8,85 ± 6,12 | 3,85 ± 1,55 |
| Каудальна     | 9,25 ± 7,66 | 3,12 ± 2,35 |

**Таблиця 11.** Площа лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника, в поросят двомісячного віку ( $M \pm m$ ,  $n = 5$ ,  $cm^2$ )

| Кишка          | Ділянка кишки |               |                |
|----------------|---------------|---------------|----------------|
|                | краніальна    | середня       | каудальна      |
| Дванадцятипала | *             | *             | *              |
| Порожня        | 19,66 ± 1,78  | 9,30 ± 6,06   | 27,19 ± 7,45   |
| Клубова        | 63,03 ± 37,71 | 88,02 ± 36,61 | 153,91 ± 89,48 |
| Сліпа          | *             | *             | *              |
| Ободова        | 0,76 ± 0,37   | 9,82 ± 4,70   | 18,17 ± 6,21   |
| Пряма          | 0,51 ± 0,28   | 0,52 ± 0,22   | 0,31 ± 0,28    |

*Примітка:* \* – дифузно розрізнені клітини лімфоїдного ряду та їх пласти.

Перші лімфоїдні вузлики в ободовій кишці трапляються через 29–40 см від сліпої. Як видно з таблиці 10, найбільша кількість лімфоїдних вузликів на 1  $cm^2$  в ободовій кишці розміщується в середній і каудальній її ділянці, а в прямій кишці вони розподілені більш рівномірно. В ободовій кишці кількість лімфоїдних вузликів у середньому становить  $6,97 \pm 3,60 / 1 cm^2$ , а в прямій –  $3,84 \pm 0,84$ .

Дані таблиці 11 свідчать, що площа згрупованих лімфоїдних утворів порожньої кишки найбільша в її каудальній ділянці, дещо менша – в краніальній і найменша – в середній. У краніальній ділянці цієї кишки містилось 9–10 лімфоїдних утворів, у середній і каудальній – 2–3, але вони мали більший діаметр, ніж у краніальній. Відстань між згрупованими лімфоїдними утворами в краніальній частині була найменшою і становила  $34,06 \pm 5,76$  см, в середній і каудальній частині відповідно  $148,70 \pm 49,27$  см і  $97,41 \pm 58,26$  см. Таким чином, найбільша відстань між лімфоїдними утворами була в середній ділянці кишки.

Площа стрічкоподібного лімфоїдного утвору клубової кишки пропорційно збільшується в каудальному напрямку кишечника і стає найбільшою перед переходом у товстий відділ. Площа лімфоїдних вузликів ободової кишки також збільшується в каудальному напрямку і стає найбільшою в каудальній ділянці. У прямій кишці лімфоїдні вузлики розподілені рівномірно.

Таким чином, площа лімфоїдної тканини кишечника поросят має тенденцію до збільшення в каудальному напрямку кишечника. Слід зазначити, що топографія, макроструктурна і мікроструктурна організація лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника, у поросят неонатального і молочного періодів розвитку протягом постнатального морфогенезу підлягає певним динамічним віковим змінам та в кожному віці має свої особливості.

### Обговорення

Наші дослідження підтверджують та доповнюють результати, отримані вітчизняними та закордонними авторами, зокрема той факт, що до лімфоїдної тканини кишечника неонатальних поросят належить лімфоїдна тканина, асоційована зі слизовою оболонкою у вигляді поодиноких і згрупованих вузликів, дифузно розташованих клітин лімфоїдного ряду та їх скупчень у вигляді пластів дифузної лімфоїдної тканини, і те, що ця тка-

нина має певні видові відмінності (Rothkötter, 2009; Panikar et al., 2015).

Отримані нами результати досліджень стосовно абсолютної і відносної площі та топографії лімфоїдних утворів кишечника у свиней підтверджують дослідження закордонних авторів, які повідомляють, що ці утвори являють собою один із найбільших відділів імунної системи, і пов'язують це з тим, що кишечник має велику площу поверхні слизової оболонки (Helander & Fändriks, 2014).

Результати наших досліджень узгоджуються з повідомленнями інших авторів стосовно того, що в цій лімфоїдній тканині слід виділяти анатомічні та функціональні ознаки, що пов'язані з різними видами лімфоїдних фолікулів, міжфолікулярними ділянками, субепітеліальним куполом і епітелієм (Haley, 2017).

За даними літератури, виділяють індуктивну (де відбувається стимуляція антигенами лімфоцитів) та ефекторну зону (що відповідає за імунну відповідь та продукцію SIgA), утворені дифузно розташованими або організованими лімфоїдними утворами, частина з яких видоспецифічні. До перших утворів відносять інтраепітеліальні лімфоцити та лімфоцити у власній пластинці слизової оболонки, до других – компактно розміщені скупчення лімфоцитів у вигляді згрупованих лімфоїдних вузликів (Brandtzaeg, 2010). Наші дослідження підтверджують той факт, що лімфоїдній тканині кишечника властива морфофункціональна неоднорідність (Andersen et al., 1999).

Дослідники вважають лімфоїдну тканину кишечника «імунним датчиком кишечника» й одним із найбільших лімфоїдних органів (Jung et al., 2010), що підтверджується результатами наших досліджень.

Особливість імунної системи кишечника в тому, що вона контактує з великою кількістю мікробного і алергенного матеріалу. Ця система утворена скупченнями лімфоїдних структур у слизовій оболонці кишечника, окремими вузликами власної пластинки і лімфоцитами, розташованими у власній пластинці, та міжепітеліальними клітинами. Основна функція згрупованої лімфоїдної тканини полягає у вилучення антигену з просвіту кишки. У слизових оболонках, де немає постійної і тривалої дії антигенів, лімфоцити розташовуються не впорядковано та на деякій відстані один від одного і формують дифузну лімфоїдну тканину. Інтраепітеліальні лімфоцити – це важлива складова кишковоасоційованої лімфоїдної тканини (Cesta, 2006).

У тих ділянках, де частіше відбуваються контакти антигену

з алергеном, лімфоцити згруповуються в лімфоїдні вузлики з гермінативними центрами, що являють собою місця розмноження лімфоцитів і в яких існує потреба в тих ділянках, де є велика вірогідність антигенного вторгнення.

У результаті проведених досліджень ми встановили, що площа лімфоїдних утворів та дифузна лімфоїдна тканина в кишечнику поросят розподілені нерівномірно, що також стосується і гермінативних центрів – місць розмноження лімфоцитів. Наявність центрів розмноження свідчить про високу імунну активність (Panfilov, 2002). Можливо, такий нерівномірний розподіл пов'язаний з тим, що в різних ділянках слизової оболонки тривалість дії антигенів суттєво відрізняється, та чим сильніша і триваліша вона, тим більша за площею і функціонально активна лімфоїдна тканина тієї чи іншої ділянки кишечника.

Можна також припустити, що наявність великої кількості лімфоїдної тканини, асоційованої зі слизовою оболонкою клубової кишки, пов'язана зі збільшенням тривалості перебування харчових мас у цій ділянці через сповільнення їх руху порівняно з переднім відділом кишечника. Цим можна пояснити той факт, що найбільша кількість лімфоїдної тканини міститься в каудальному відділі названої кишки. Тим самим можна пояснити і наявність у цьому місці кишечника великої кількості лімфоїдних вузликів із центрами розмноження. В ободовій кишці, як і в клубовій, кількість і площа лімфоїдних утворів збільшується в каудальному напрямку кишечника, що, можливо, також пов'язано з більш тривалим перебуванням хімусу в каудальній ділянці ободової кишки. Згідно з результатами наших досліджень, найбільша відстань між лімфоїдними утворами була в середній ділянці порожньої кишки, що, на нашу думку, також пов'язано зі швидкістю руху хімусу.

Згідно з результатами наших досліджень, у свині свійської згруповані лімфоїдні утвори дещо відрізняються від асоційованої лімфоїдної тканини тварин інших видів. Відмінність будови полягає в тому, що лімфоїдна частина цих утворів у свиней локалізується не лише у підслизовій основі слизової оболонки стінки кишечника, як у тварин інших видів, а й у більш поверхневих шарах стінки кишкової трубки – безпосередньо в сполучнотканинній основі власної пластинки. Лімфоїдний апарат кишечника свині складається з чотирьох типів лімфоїдних утворів: куполоподібних фолікулів, власне фолікулів, лімфоїдних агрегацій та лімфогландулярних комплексів. У товстому відділі кишечника свині є тільки куполоподібні та власне фолікулярні лімфоїдні утвори, що беруть участь не тільки в імунній відповіді. Ці результати узгоджуються з повідомленнями Vulchanova et al., 2007. Їх присутність також постає необхідною умовою нормальної регенерації слизової оболонки товстого відділу кишечника (Sipos et al., 2009).

Лімфоїдна тканина як тонкого, так і товстого відділів кишечника складається зі спеціалізованого фолікулоасоційованого епітелію, що утворює субепітеліальний покрив куполів, який містить численні дендритні клітини, макрофаги, Т-клітини. Під час розвитку запалення зростають кількість, діаметр і щільність лімфоїдних утворів (Sipos et al., 2009).

Асоційована зі слизовою оболонкою лімфоїдна тканина являє собою початкову індуктивну ділянку імунітету слизової оболонки і відіграє важливу роль як її захисний бар'єр під час алергічних реакцій, стає важливим місцем поглинання антигену та індукції імунних відповідей. Ця тканина присутня в товщі стінки слизової оболонки і перебуває в тісному контакті з її поверхнею, має певну організацію та може існувати як в ізольованому, так і агрегованому вигляді. Саме тут розташовані близько половини лімфоцитів імунної системи (Mazzoni et al., 2011).

У поросят добового віку в усіх лімфоїдних утворах ми виявляли не тільки первинні, а і вторинні (з гермінативними центрами) лімфоїдні вузлики, що свідчить про імунокомпетентність. Наявність світлих центрів у лімфоїдних вузликах

вже у добовому віці свідчить про їх активний морфологічний і функціональний стан. Лімфоїдні структури слизової оболонки шлунка та кишечника поросят характеризуються поетапним розвитком. На першому етапі відбувається інфільтрація лімфоцитами епітелію слизової оболонки, на другому – утворення скупчень лімфоцитів у вигляді дифузної лімфоїдної тканини, а на третьому – формування лімфоїдних вузликів (Gavrilin & Slesarenko, 2005).

Утворенню лімфоїдних вузликів, що мають гермінативні центри, сприяють ендогенні фактори, які забезпечують імунний статус внутрішнього середовища організму, а також пов'язані з інтенсивною трансформацією пренатальних чинників. Лімфоїдні утвори, асоційовані зі слизовою оболонкою тонкого відділу кишечника поросят, постають бар'єром на шляху проникнення в організм сторонніх речовин. Лімфоїдні вузлики в агрегованих лімфоїдних структурах порожньої кишки розміщені в один ряд і локалізуються, в основному, в підслизовій основі, і під час постнатального морфогенезу в поросят піддаються значним змінам. В імунній системі слизових оболонок можна умовно виділити дві ділянки: індуктивну (лімфоїдна тканина) та ефекторну (безпосередньо слизова оболонка). У першій відбуваються процеси імунологічного розпізнання, презентації антигену, а також формується популяція антиген-специфічних лімфоїдних клітин. У другій ділянці накопичуються Т-лімфоцити, що забезпечують клітинно-опосередковані форми захисту слизових оболонок. Ступінь розвитку лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою кишечника свиней на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу, притаманний для цього виду тварин, залежить від їх віку і може слугувати критерієм оцінювання стану імунітету, а також імунологічної реактивності організму (Casteleyn et al., 2010; Panikar et al., 2015).

У зв'язку з цим виявлені нами закономірності формування лімфоїдної тканини протягом постнатального періоду онтогенезу можуть бути корисними для визначення оптимальних термінів вакцинації поросят. Ці дані можна також урахувати у складанні схем лікування та методів профілактики захворювань органів шлунково-кишкового тракту.

На перспективу, актуальними можуть бути дослідження лімфоїдних утворів, асоційованих зі слизовою оболонкою органів травлення, дихання, сечостатевої системи у свиней впродовж постнатального періоду онтогенезу, оскільки аналіз літературних джерел свідчить про недостатнє вивчення цих важливих питань.

## Висновки

Лімфоїдна тканина, асоційована зі слизовою оболонкою у поросят неонатального і молочного періодів розвитку, сконцентрована в каудальних ділянках клубової та ободової кишок, має вікові і видові особливості та представлена агрегованою і дифузною складовими. У дванадцятипалій та сліпій кишках ця тканина представлена лише дифузною формою, що складається з дифузно розташованих клітин лімфоїдного ряду та їх щільних пластів. Структуровані утвори в порожній кишці представлені згрупованими лімфоїдними вузликами, у клубовій – стрічкоподібним лімфоїдним утвором, а в ободовій і прямій – лімфоїдними вузликами.

Мікроструктура лімфоїдних утворів тонкого відділу кишечника поросят неонатального і молочного періодів розвитку характеризується наявністю згрупованих лімфоцитарно-тканинного комплексу, що асоційовані зі структурними компонентами слизової оболонки. Лімфоїдний вузлик складається з клітин лімфоїдного ряду, які рівномірно розподіляються по його площі. Зона купола контактує зі структурними компонентами міжвузликового дифузного лімфоцитарно-тканинного комплексу.



## References

- Andersen, J. K., Takamatsu, H., Oura, C. A., Brookes, S. M., Pullen, L., & Parkhouse, R. E. (1999). Systematic characterization of porcine ileal Peyer's patch, I. Apoptosis-sensitive immature B cells are the predominant cell type. *Immunology*, 98(4), 612–621.
- Barreau, F., Madre, C., Meinzer, U., Berrebi, D., Dussaillant, M., Merlin, F., Eckmann, L., Karin, M., Sterkers, G., Bonacorsi, S., Lesuffleur, T., & Hugot, J. P. (2010). Nod 2 regulates the host response towards microflora by modulating T cell function and epithelial permeability in mouse Peyer's patches. *Gut*, 59(2), 207–217.
- Brandtzaeg, P. (2010). Function of Mucosa-Associated Lymphoid Tissue in Antibody Formation. *Immunological Investigations*, 39(4-5), 303–355.
- Brandtzaeg, P. (2011). Potential of nasopharynx-associated lymphoid tissue for vaccine responses in the airways. *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine*, 183(12), 1595–1604.
- Gavrilin, P. M., & Slesarenko, V. V. (2005). Zakonomirnosti strukturno-funkcional'noï organizacii limfoïdних bljashok tonkoï kishki u porosjat. *Visnik Bilocerkiivs'kogo Derzhavnogo Agrarnogo Universitetu*, 33, 11–19 (in Ukrainian).
- Jung, C., Hugot, J., & Barreau, F. (2010). Peyer's patches: The immune sensors of the intestine. *International Journal of Inflammation*, 19, 1–12.
- Junt, T., Scandella, E., & Ludewig, B. (2008). Form follows function: lymphoid tissue microarchitecture in antimicrobial immune defence. *Nature Reviews Immunology*, 8(10), 764–775.
- Casteleyn, C., Doom, M., Lambrechts, E., Van den Broeck, W., Simoens, P., & Cornillie, P. (2010). Locations of gut-associated lymphoid tissue in the 3-month-old chicken: a review. *Avian Pathology*, 39(3), 143–150.
- Cesta, M. F. (2006). Normal structure, function, and histology of mucosa-associated lymphoid tissue. *Toxicologic Pathology*, 34(5), 599–608.
- Cerutti, A. (2007). Location, location, location: B-cell differentiation in the gut lamina propria. *Mucosal Immunology*, 1(1), 8–10.
- Elmore, S. A. (2006). Enhanced histopathology of mucosa-associated lymphoid tissue. *Toxicologic Pathology*, 34(5), 687–696.
- Faulk, P. W., McCormick, J. N., Goodman, J. R., Yoffey, J. M., & Fudenberg, H. H. (1970). Fudenberg peyer's patches: Morphologic studies. *Cellular Immunology*, 1(5), 500–520.
- Haley, P. J. (2017). The lymphoid system: a review of species differences. *Journal of Toxicologic Pathology*, 30(2), 111–123.
- Helander, H. F., & Fändriks, L. (2014). Surface area of the digestive tract – revisited. *Scandinavian Journal of Gastroenterology*, 49(6), 681–689.
- Knop, E., & Knop, N. (2005). The role of eye-associated lymphoid tissue in corneal immune protection. *Journal of Anatomy*, 206(3), 271–285.
- Kuper, C. F. (2006). Histopathology of mucosa-associated lymphoid tissue. *Toxicologic Pathology*, 34(5), 609–615.
- Koboziev, I., Karlsson, F., & Grisham, M. B. (2010). Gut-associated lymphoid tissue, T cell trafficking, and chronic intestinal inflammation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1207, E86–E93.
- Lee, I. K., Kye, Y. C., Kim, G., Kim, H. W., Gu, M. J., Umboh, J., Maaruf, K., Kim, S. W., & Yun, C. H. (2016). Stress, nutrition, and intestinal immune responses in pigs — A Review. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 29(8), 1075–1082.
- Liebler, E. M., Press, C. M., & Landsverk, T. L. (1994). Lymphocyte subpopulations in jejunal and ileal Peyer's patches of calves with experimental *Salmonella dublin* infection. *Journal of Veterinary Medicine, Series B*, 44(1–10), 113–125.
- Mazzoni, M., Bosi, P., De Sordi, N., & Lalatta-Costerbosa, G. (2011). Distribution, organization and innervation of gastric MALT in conventional piglet. *Journal of Anatomy*, 219(5), 611–621.
- Miller, H. (2007). Intestinal M cells: The fallible sentinels? *World Journal of Gastroenterology*, 13(10), 1477.
- McLamb, B. L., Gibson, A. J., Overman, E. L., Stahl, C., & Moeser, A. J. (2013). Early weaning stress in pigs impairs innate mucosal immune responses to enterotoxigenic *E. coli* challenge and exacerbates intestinal injury and clinical disease. *PLoS ONE*, 8(4), e59838.
- Nakamura, Y., Kimura, S., & Hase, K. (2018). M cell-dependent antigen uptake on follicle-associated epithelium for mucosal immune surveillance. *Inflammation and Regeneration*, 38(1).
- Panikar, I. I., Horalskyi, L. P., & Kolesnik, N. L. (2015). Morfolohiia ta imunohistokhimiia orhaniv imunohenezu svynei u period postnatalnoi adaptatsii [Morphology and immunohistochemistry of pigs immunogenesis during postnatal adaptation]. *Poltava (in Ukrainian)*.
- Panfilov, A. B. (2002). Morfogenez limfoïdnoj sistemy kishhechnika u mlekopitajushhih zhivotnyh [Morphogenesis of the intestinal lymphoid system in mammals]. Extended abstract of candidates thesis. *St. Petersburg (in Russian)*.
- Rothkötter, H. J. (2009). Anatomical particularities of the porcine immune systema physician's view. *Developmental & Comparative Immunology*, 33(3), 267–272.
- Sipos, F., Muzes, G., Galamb, O., Spisák, S., Krenács, T., Tóth, K., Tulassay, Z., & Molnár, B. (2009). The possible role of isolated lymphoid follicles in colonic mucosal repair. *Pathology & Oncology Research*, 16(1), 11–18.
- Constantinovits, M., Sipos, F., Molnár, B., Tulassay, Z., & Múzes, G. (2012). Organizer and regulatory role of colonic isolated lymphoid follicles in inflammation. *Acta Physiologica Hungarica*, 99(3), 344–352.
- Takebayashi, K., Koboziev, I., Ostanin, D. V., Gray, L., Karlsson, F., Robinson-Jackson, S. A., Kosloski-Davidson, M., Dooley, A. B., Zhang, S., & Grisham, M. B. (2011). Role of the gut-associated and secondary lymphoid tissue in the induction of chronic colitis. *Inflammatory Bowel Diseases*, 17(1), 268–278.
- Vulchanova, L., Casey, M. A., Crabb, G. W., Kennedy, W. R., & Brown, D. R. (2007). Anatomical evidence for enteric neuroimmune interactions in Peyer's patches. *Journal of Neuroimmunology*, 185(1-2), 64–74.
- Wang, M., Gao, Z., Zhang, Z., Pan, L., & Zhang, Y. (2014). Roles of M cells in infection and mucosal vaccines. *Human Vaccines & Immunotherapeutics*, 10(12), 3544–3551.
- Yang, L., Tian, Z., Yu, Y., Zhang, C., Li, X., Mao, T., & Zhang, S. (2017). Saccharomyces boulardii administration can inhibit the formation of gastric lymphoid follicles induced by *Helicobacter suis* infection. *Pathogens and Disease*, 75(1) ftx006.
- Yasuda, M., Jenne, C. N., Kennedy, L. J., & Reynolds, J. D. (2006). The sheep and cattle Peyer's patch as a site of B-cell development. *Veterinary Research*, 37(3), 401–415.