

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ
І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

ДИШЛЮК НАДІЯ ВОЛОДИМИРІВНА

УДК 636.5.09:611.32/.33/.4.018

**МОРФОГЕНЕЗ СТРАВОХОДУ І ШЛУНКА ТА ЇХ ІМУННИХ
УТВОРЕНЬ В ОНТОГЕНЕЗІ КУРЕЙ**

16.00.02 «Патологія, онкологія і морфологія тварин»

Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора ветеринарних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис

Роботу виконано в Національному університеті біоресурсів і природокористування України Міністерства освіти і науки України

Науковий консультант доктор ветеринарних наук, професор
Хомич Володимир Тимофійович,
Національний університет біоресурсів
і природокористування України,
професор кафедри анатомії, гістології
і патоморфології тварин
імені академіка В. Г. Касьяненка

Офіційні опоненти: доктор ветеринарних наук, професор
Тибінка Андрій Михайлович,
Львівський національний університет
ветеринарної медицини та біотехнологій
імені С. З. Гжицького,
професор кафедри нормальної та патологічної
морфології і судової ветеринарії

доктор ветеринарних наук, доцент
Гуральська Світлана Василівна,
Житомирський національний
агроекологічний університет,
професор кафедри анатомії і гістології

доктор біологічних наук, професор
Ковтун Михайло Фотійович,
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена
Національної академії наук України,
головний науковий співробітник
відділу еволюційної морфології

Захист відбудеться «3» липня 2019 року о 10⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.004.03 у Національному університеті біоресурсів і природокористування України за адресою: 03041, м. Київ, вул. Героїв Оборони, 15, навчальний корпус № 3, кімната 301

З дисертацією можна ознайомитися в науковій бібліотеці Національного університету біоресурсів і природокористування України за адресою: 03041, м. Київ, вул. Героїв Оборони, 13, навчальний корпус № 4, кімната 41а

Автореферат розіслано « » травня 2019 року

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради

Н. Г. Грушанська

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Останнім часом значна увага приділяється детальним дослідженням особливостей розвитку, будови та функцій центральних і периферичних органів кровотворення та імуногенезу птахів (Olah I. et al., 2003; Колич Н. Б., 2006; Бирка О. В., 2012; Мельник В. В., 2013; Хомич В. Т., Костюк А. В., 2016; Мазуркевич Т. А., 2017; Усенко С. І., 2018). У перших органах утворюються клітини крові, а у других – під впливом антигенів лімфоцити диференціюються в ефекторні клітини, які зумовлюють специфічний імунітет (Szenberg A., 1976; Козлов Н. А., 1982; Петров Р. В., 1982; Вершигора А. Е., 1990). У виникненні специфічного імунітету, поряд з лімфатичними вузлами (у водоплавних птахів) і селезінкою (Jeremy L. John., 1994; Гуральська С. В., 2011; Мельник В. В., 2010, 2013), значну роль відіграють імунні (лімфоїдні) утворення, які локалізовані у стінках трубчастих органів та шкірі (Fleischer B., 1981; Бирка О. В., 2012; Барсукова В. В., 2013; Усенко С. І., 2018). Клітинні і гуморальні складові цих утворень мають здатність розпізнавати все генетично чужорідне для організму і звільняти його від нього (Tizard I., 1979; Петров Р. В., 1982; Маслянко Р. П., 1990).

В організм птахів найбільше антигенів надходить через органи травлення. Вони безпосередньо контактують з об'єктами зовнішнього середовища, частина яких є джерелом їх живлення. У зв'язку з відсутністю у птахів глоткового лімфоїдного кільця Пирогова-Вальдейера, у стінках порожнистих органів травлення знаходиться біля 70–75 % лімфоїдної тканини, яка формує функціональну основу периферичних органів кровотворення та імуногенезу, у тому числі імунних утворень (King A. S., 1975; Glick B., 1979; Болотников И. А., Конопатов Ю. В., 1993; Davison F., Kaspers B., Schat K. A., 2008). Імунні утворення представлені інтраепітеліальними лімфоцитами, дифузною лімфоїдною тканиною та поодинокими і агрегованими лімфоїдними вузликами. Від їх зрілості значно залежать показники життєздатності та продуктивності птахів (Болотников И. А., Конопатов Ю. В., 1993).

Незважаючи на значну роль імунних утворень органів травлення, у тому числі стравоходу та шлунка у формуванні специфічного імунітету, морфогенез цих органів, гістотопографія, мікроструктура і функціональні особливості їх імунних утворень порівняно добре вивчені в людини (Сапин М. Р., Плявинь Л. А., 1986; Головацький А. С. та ін. 1994–2003; Сапин М. Р., Этинген Л. Е., 1996), частково в окремих видів свійських ссавців (Бяков И. А., 2007; Пестова И. В., 2008; Прокушенкова Е. Г., 2008), індиків, качок, перепелів (Бугай Л. О., 2008; Dönmez Н. Н. et al., 2012; Хомич В. Т., Усенко С. І., 2012–2018) та у статевозрілих диких птахів із різним типом живлення і способом життя (Харченко Л. П. та ін., 2002–2007; Хомич В. Т., Усенко С. І., 2014–2018), які викладені в багатьох статтях, матеріалах конференцій і монографіях. Разом із цим морфогенез стравоходу і шлунка курей та будова їх імунних утворень досліджені недостатньо. Особливо це стосується видів, порід та кросів, що відрізняються між собою за продуктивністю. З цього питання є

окремі літературні джерела (Jeurissen S. H. M. et al., 1989; Королева Н. А., 1989; Matsumoto R., Yoshiharu H., 2000; Жилин А. В., 2010; Akar Ü, Dönmez H. H., 2012). Дані в них неповні і суперечливі, а в онтогенезі курей відсутні.

У зв'язку з цим вивчення морфогенезу стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей є актуальним.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.

Дисертаційна робота була частиною наукової теми «Вивчити розвиток, макро- і мікроструктуру імунних утворень вола та шлунка курей» (номер державної реєстрації – 0106U003870, 2007–2011 рр.) та фрагментом ініціативної теми «Морфологія, кровопостачання і іннервація органів кровотворення та імунного захисту птахів у постнатальному періоді онтогенезу» (номер державної реєстрації – 0108U004981, 2008–2018 рр.) кафедри гістології, цитології та ембріології (нині кафедра анатомії, гістології і патоморфології тварин імені академіка В. Г. Касьяненка) Національного університету біоресурсів і природокористування України. У межах зазначених тем здобувачем були виконані розділи щодо дослідження морфогенезу стравоходу і шлунка та їх імунних утворень у курей.

Мета та задачі дослідження. Мета дисертаційної роботи – дослідити морфогенез стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей.

Для досягнення поставленої мети необхідно було вирішити такі задачі:

- з'ясувати терміни диференціації передньої кишки курей на стравохід і шлунок;
- дослідити морфогенез стравоходу і шлунка курей в онтогенезі;
- визначити мікроскопічні морфометричні показники товщини стінки і площу оболонок в окремих частинах стравоходу, вола та шлунка курей в онтогенезі;
- встановити зміни макроскопічних показників росту стравоходу і шлунка курей в онтогенезі;
- уточнити топографію стравохідного мигдалика курей, дослідити ріст та встановити його макроскопічні показники у віковому аспекті;
- дослідити розвиток, гістотопографію і мікроструктуру імунних утворень в окремих частинах стравоходу, вола та шлунка курей в онтогенезі;
- з'ясувати вплив вакцинації на терміни морфофункціональної зрілості імунних утворень в окремих частинах стравоходу, вола і шлунка курей;
- встановити строки максимального розвитку та інволюції імунних утворень стравоходу, вола і шлунка курей;
- встановити вміст складових лімфоїдної тканини, розміри та форму її вузликів у імунних утвореннях стравоходу та шлунка курей у віковому аспекті;
- з'ясувати клітинний склад і субмікроструктуру поверхневого епітелію, лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика та поверхневого епітелію і власної пластинки слизової оболонки залозистої частини шлунка курей;
- провести дослідження клітинного складу ділянки стравохідного мигдалика курей у постнатальному періоді онтогенезу;

– встановити розміщення та вміст субпопуляцій лімфоцитів, експресуючих антигенні маркери CD4⁺ (Т-хелпери), CD8⁺ (Т-цитотоксичні/Т-супресори), CD20⁺ (зрілі В-лімфоцити) і виявити наявність гемопоетичних клітин з маркером CD34⁺ у стравохідному мигдалику курей.

Об'єкт дослідження – стравохід і шлунок курей та їх імунні утворення.

Предмет дослідження – макро- й мікроструктура стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі, субмікроструктура клітин поверхневого епітелію, лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика і поверхневого епітелію та власної пластинки слизової оболонки залозистої частини шлунка і клітинний склад ділянки стравохідного мигдалика курей у віковому аспекті.

Методи дослідження. Морфологічні: *макроскопічні* – для визначення маси тіла курей, встановлення макроскопічних морфометричних показників стравоходу та шлунка; *мікроскопічні* – для з'ясування особливостей мікроскопічної будови стравоходу і шлунка курей та їх імунних утворень в онтогенезі; *електронно-мікроскопічні* – для виявлення клітинного складу поверхневого епітелію і лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика та поверхневого епітелію і власної пластинки слизової оболонки залозистої частини шлунка; *цитологічні* – для встановлення клітинного складу стравохідного мигдалика птиці у віковому аспекті; *імуногістохімічні* – для визначення поверхневих маркерів лімфоцитів CD4⁺, CD8⁺, CD20⁺ і наявності CD34⁺ у стравохідному мигдалику курей; *статистичні* – для обробки цифрових показників результатів дослідження.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше проведено комплексне дослідження морфогенезу стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей.

Встановлено, що диференціація передньої кишки курей на стравохід і шлунок починається у передплідів 8 доби та закінчується на 10 добу інкубації.

З'ясовано, що особливості морфогенезу стравоходу і шлунка у пренатальному періоді онтогенезу курей характеризуються змінами будови оболонок їх стінки та площею, яку вони займають у ній, а в постнатальному періоді – змінами площі оболонок стінки. Ріст стравоходу і шлунка та його частин в онтогенезі курей відбувається з неоднаковою інтенсивністю і збільшується до завершення першого періоду яйцекладки.

Розвиток імунних утворень у стінці стравоходу і шлунка та їх частинах також відбувається асинхронно. У пренатальному періоді онтогенезу виявляється лише стравохідний мигдалик, а інші імунні утворення частин стравоходу і шлунка з'являються у неоднакові строки постнатального періоду онтогенезу. Імунні утворення стравоходу локалізовані у слизовій оболонці, а у шлунку вони реєструються ще й у м'язовій та серозній оболонках.

Встановлено, що морфофункціональна зрілість імунних утворень стравоходу і шлунка настає у різні терміни постнатального періоду онтогенезу. Доведено, що вакцинація птиці у добовому віці проти хвороби Марека і інфекційного бронхіту та їх ревакцинація проти інфекційного бронхіту

стимулює розвиток і прискорює морфофункціональну зрілість імунних утворень.

З'ясовано, що розвиток імунних утворень стравоходу та шлунка курей не закінчується з настанням їх повної морфофункціональної зрілості. Він продовжується і після її настання, що підтверджується збільшенням їх площі у слизовій оболонці.

Уперше визначений і описаний субклітинний склад поверхневого епітелію, лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика і поверхневого епітелію та власної пластинки слизової оболонки залозистої частини шлунка птиці віком 180 діб. Новими є також результати досліджень клітинного складу стравохідного мигдалика курей у віковому аспекті та імуногістохімічних досліджень цієї ділянки стравоходу у птиці віком 25, 180 і 300 діб. Встановлено, що у стравохідному мигдалику відсутні стовбурові клітини крові (CD34⁺). У зв'язку з цим він не може виконувати кровотворну функцію. У ньому тільки відбувається остаточна диференціація лімфоцитів у ефекторні клітини. Серед них виражені лімфоцити з маркерами CD4⁺, CD8⁺ і CD20⁺.

Практичне значення одержаних результатів. Одержані дані про морфогенез стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей значно доповнюють та розширюють сучасні знання про розвиток і морфологію птахів. Вони можуть бути використані морфологами, фізіологами та імунологами у науковій роботі. Результати досліджень розвитку стравоходу і шлунка та їх імунних утворень дають змогу більш повно оцінити морфофункціональний статус курей певного віку, що використовують у своїй роботі технологи під час розробки науково-обґрунтованих технологій утримання, годівлі, використання курей і в селекційній роботі. Результати досліджень щодо впливу вакцинації на розвиток і морфофункціональну зрілість імунних утворень використовують фахівці ветеринарної медицини для встановлення оптимальних строків ревакцинації курей проти бактеріальних і вірусних інфекцій. Матеріали дисертаційної роботи будуть цінними в навчальній роботі під час вивчення органів кровотворення та імуногенезу птахів і підготовці відповідних розділів підручників, посібників та довідкової літератури.

Основні положення дисертаційної роботи впроваджені в навчальний процес і науково-дослідну роботу кафедр морфологічного профілю закладів вищої освіти України: анатомії, гістології і патоморфології тварин імені академіка В. Г. Касьяненка НУБіП України; анатомії і гістології Житомирського національного агроекологічного університету; нормальної та патологічної анатомії сільськогосподарських тварин Дніпровського державного аграрно-економічного університету; анатомії і гістології тварин імені професора Т. Г. Цимбала Харківської державної зооветеринарної академії; анатомії, нормальної та патологічної фізіології тварин Сумського національного аграрного університету; анатомії та гістології імені П. О. Ковальського Білоцерківського національного аграрного університету; нормальної і патологічної анатомії та фізіології тварин Полтавської державної

аграрної академії; патанатомії і гістології Вітебської ордена «Знак Пошани» державної академії ветеринарної медицини; анатомії, патологічної анатомії і гістології Казанської державної академії ветеринарної медицини імені М. Е. Баумана; ветеринарно-санітарної експертизи, гістології і патології Киргизського Національного аграрного університету імені К. І. Скрябіна; анатомії тварин Гродненського державного аграрного університету; морфології, патології, фармації і незаразних хвороб Башкирського державного аграрного університету; анатомії, гістології і патологічної анатомії тварин Самаркандського інституту ветеринарної медицини.

На основі результатів досліджень розроблені науково-методичні рекомендації «До встановлення оптимальних строків щеплення курчат і каченят проти інфекційних хвороб (за даними морфологічних досліджень)», які затверджені науково-методичною радою Державної ветеринарної та фітосанітарної служби України (протокол №1 від 21 грудня 2012 року).

Особистий внесок здобувача. Здобувач особисто провела пошук і аналіз літературних джерел за темою дисертаційної роботи, підготувала огляд літератури, відібрала матеріал, провела його дослідження, підготувала ілюстративні матеріали та здійснила статистичну обробку цифрових показників. В обговоренні одержаних результатів і формулюванні висновків брав участь консультант здобувача, доктор ветеринарних наук, професор В. Т. Хомич.

Електронно-мікроскопічні дослідження проведені за консультативної допомоги доктора медичних наук, професора Л. О. Стеченко, а імуногістохімічні дослідження – доктора медичних наук, професора О. М. Сулаєвої.

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертаційної роботи доповідались та обговорювались на Міжнародній науково-практичній конференції «Біохімія у вирішенні актуальних питань біології, ветеринарії та тваринництва» (м. Біла Церква, 2009 р.); науковому конгресі «IV Міжнародні Пироговські читання», V з'їзд анатомів, гістологів, ембріологів і топографоанатомів України (м. Вінниця, 2010 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Стан, проблеми та перспективи розвитку сучасної аграрної науки і практики» (м. Львів, 2010 р.); VIII Міжнародній науковій конференції «Морфологія XXI сторіччя» (м. Київ, 2010 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Інноваційність розвитку сучасного аграрного виробництва» (м. Львів, 2011 р.); науково-практичній конференції «Морфологічні аспекти мікроциркуляції в нормі та патології» (м. Тернопіль, 2011 р.); Международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы современной ветеринарии» (м. Краснодар, Російська Федерація, 2011 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Сучасні екологічні аспекти ветеринарної медицини» (м. Житомир, 2012 р.); науково-практичній конференції «Морфологія на сучасному етапі розвитку науки» (м. Тернопіль, 2012 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Інноваційність розвитку сучасного аграрного виробництва» (м. Львів, 2012 р.); IV симпозиумі

«Морфогенез органів і тканин під впливом екзогенних факторів» (м. Сімферополь–Алушта, 2013 р.); XI Міжнародній науковій конференції «Морфологія нового століття» (м. Київ, 2013 р.); Міжнародній науковій конференції «Біоресурси планети та біобезпека навколишнього середовища: проблеми та перспективи» (м. Київ, 2013 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Стан і актуальні проблеми відтворення тварин» (м. Житомир, 2014 р.); межвузовської науково-практичної конференції «Актуальные проблемы и перспективы развития ветеринарной медицины» (м. Сімферополь, 2014 р.); VI національному конгресі анатомів, гістологів, ембріологів та топографоанатомів України (м. Запоріжжя, 2015 р.); науково-практичній і навчально-методичній конференції «Проблеми, новітні здобутки та перспективи розвитку ветеринарної медицини» (м. Харків, 2015 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Сучасні аспекти та перспективи розвитку ветеринарної медицини», присвяченої 30-річчю факультету ветеринарної медицини Сумського НАУ (м. Суми, 2015 р.); Міжнародній науково-практичній конференції «Теорія, практика та перспективи ветеринарної медицини» (м. Київ, 2016 р.); XIII Міжнародній науково-практичній конференції морфологів України «Актуальні проблеми сучасної морфології» (м. Житомир, 2017 р.); наукових конференціях професорсько-викладацького складу, наукових співробітників та аспірантів Національного університету біоресурсів і природокористування України (м. Київ, 2007–2017 рр.).

Публікації. За темою дисертаційної роботи опубліковано 48 наукових праць, з них 28 – статей у фахових наукових виданнях, у тому числі 10 – у зарубіжних виданнях і таких, що входять до наукометричних баз даних, 17 – у матеріалах конференцій, 1 – методичні рекомендації, 2 – патенти на корисну модель.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається із анотацій, вступу, 4 розділів, висновків, пропозицій виробництву, списку використаних джерел і додатків. Текст дисертації викладено на 543 сторінках комп'ютерного тексту. Матеріали дисертації проілюстровано 136 рисунками і 77 таблицями. Список літератури містить 552 джерела, з них 172 латиницею.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ВИБІР НАПРЯМІВ ДОСЛІДЖЕНЬ, МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ВИКОНАННЯ РОБОТИ

Дослідження за темою дисертаційної роботи було проведено впродовж 2007–2019 рр. у науковій лабораторії імуноморфології кафедри гістології, цитології та ембріології (нині кафедра анатомії, гістології і патоморфології тварин імені академіка В. Г. Касьяненка) Національного університету біоресурсів і природокористування України. Електронно-мікроскопічні дослідження виконані в лабораторії електронної мікроскопії Національного

медичного університету імені О. О. Богомольця, а імуногістохімічні – у патоморфологічній лабораторії ТОВ «CSD HEALTH CARE», м. Київ.

Матеріал для макроскопічних і гістологічних досліджень (стравохід і шлунок) був відібраний від курей яйценосного кросу Шевер 579 в пренатальному і постнатальному періодах онтогенезу, а для цитологічних (ділянку стравохідного мигдалика) – лише в постнатальному періоді онтогенезу.

У пренатальному періоді матеріал відібрали в інкубаторії від 80 зародків, передплодів та плодів курей на 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15 і 20 добу інкубації, а у постнатальному періоді – від клінічно здорових курей двох груп, яких закупили у добовому віці на СТОВ «Старосолотвинська птахофабрика» Бердичівського району Житомирської області. Птиці першої групи (n=43) віком 1, 5, 10, 15, 20, 25 і 30 діб профілактичні щеплення не проводили. Курей другої групи (n=102) віком 5, 10, 15, 20, 25, 30, 60, 90, 120, 150, 180, 210, 270, 300 діб і 1, 2, 3 роки у добовому віці вакцинували проти хвороби Марека та інфекційного бронхіту, а в 12-, 30-, 80- і 100-добовому віці була проведена їх ревакцинація проти інфекційного бронхіту. Курей другої групи проти хвороби Марека вакцинували живою вакциною Nobilis Rismavac – SA+126 (фірми «Інтервет», Нідерланди), а проти інфекційного бронхіту – живою ліофілізованою вакциною штаму Н-120 серотипу Массачусетс (на першу і 30 доби), живою ліофілізованою вакциною штаму 4-91 (на 12 та 80 доби) та інактивованою вакциною ІБ/ХН/СЗН (на 100 добу) (фірми «Інтервет», Нідерланди). Вакцинація у добовому віці курей проводилась безпосередньо в інкубаторії, а ревакцинацію виконували відповідно до плану щеплень ремонтного молодняку. Птицю обох груп утримували у віварії Національного університету біоресурсів і природокористування України в однакових умовах та годували кормами, які відповідали раціону вказаної вище птахофабрики.

Для електронно-мікроскопічних досліджень матеріал (ділянку стравохідного мигдалика і залозисту частину шлунка) відібрали від вакцинованих курей віком 180 діб (n=3), а для імуногістохімічних досліджень (ділянку стравохідного мигдалика) – віком 25, 180 і 300 діб (n=12).

Матеріал був відібраний також від 8 голів свійських курей (невстановлених порід та кросів) віком 4 і 7 років.

Усі втручання та евтаназію птахів проводили методом гострого знекровлення після ефірного наркозу з дотриманням вимог «Європейської конвенції про захист хребетних тварин, які використовуються для експериментальних і наукових цілей» (Страсбург, 1986 р.), ухвали Першого національного конгресу з біоетики (Київ, 2001 р.) і Закону України № 692 «Про захист тварин від жорстокого поводження» (3447-IV) від 21.02.2006 р.

Дослідження починали із визначення маси тіла курей за допомогою електронних (А-250R) та комбінованих настільних двочашкових ваг (ТИП-СКД). Після цього проводили розтин птахів і препарували стравохід і шлунок. Їх відділяли від тушки і оточуючих тканин, м'язову частину шлунка звільняли від його вмісту і кутикули. Визначали абсолютну масу стравоходу і шлунка та

окремо його частин (залозистої та м'язової з пілоричною) шляхом зважування на електронних вагах А-250R, а у пренатальному періоді онтогенезу (у передплодів та плодів) окремі його частини – на торсійних вагах типу ВТ. За абсолютною масою стравоходу і шлунка встановлювали їх відносну масу.

Макроскопічними морфометричними дослідженнями визначали довжину тіла курей, загальну довжину та довжину краніальної і каудальної частин стравоходу, довжину, ширину і висоту вола та залозистої і м'язової частин шлунка. Їх вимірювали за допомогою штангенциркуля ГОСТ 166-89 і лінійки ГОСТ 17485-72 (Плохинский Н. А., 1970; Автандилов Г. Г., 1990).

Для гістологічних досліджень вирізали гострим лезом шматочки з різних ділянок органів (краніальної та каудальної частин стравоходу, залозистої і беззалозистої частин вола, переходу стравоходу у шлунок, залозистої, її проміжної зони, м'язової та пілоричної частин шлунка), які етикетували і фіксували у 5–10 % водному розчині нейтрального формаліну і 70 % етиловому спирті (матеріал фіксувався від зародків, передплодів і плодів). Після фіксації у формаліні відібраний матеріал промивали у проточній воді (матеріал, фіксований у 70 % спирті, не промивали), зневоднювали у спиртах зростаючої концентрації, ущільнювали і заливали у парафін за загальноприйнятою методикою (Меркулов Г. А., 1969; Горальський Л. П., Хомич В. Т., Кононський О. І., 2005). Матеріал, залитий у парафін, поміщали на дерев'яні блоки, з них на санному мікромомі МПС-2 виготовляли гістологічні зрізи товщиною 5–10 мкм. Зрізи фарбували гематоксиліном Караці та еозином, за Маллорі, Ван Гізон, Вейгертом та Стідменом (Меркулов Г. А., 1969; Горальський Л. П., Хомич В. Т., Кононський О. І., 2005).

Для пом'якшення м'язову частину шлунка проводили через рицинову олію (патент України на корисну модель № 125244 МПК: G01N 1/28 «Модифікований спосіб заливки м'язової тканини в парафін»), а ретикулярні волокна виявляли за методом Келемена (Келемен І., 1971) шляхом імпрегнації зрізів 1–2 % водним розчином аргентуму нітрату, який був модифікований співробітниками кафедри гістології, цитології та ембріології Національного університету біоресурсів і природокористування України (патент України на корисну модель № 92763 МПК: G01N 33/00 «Спосіб імпрегнації парафінових гістозрізів азотнокислим сріблом»).

Зафарбовані та імпрегновані гістозрізи досліджували за допомогою світлових мікроскопів “Olympus”, МБИ-2 та МБС-2. На одержаних препаратах вивчали особливості мікроскопічної будови оболонок стравоходу та шлунка курей в онтогенезі, визначали різновиди форм лімфоїдної тканини, яка формує основу імунних утворень та гістотопографію останніх. Підраховували площу оболонок стравоходу і шлунка в онтогенезі, а також площу лімфоїдної тканини імунних утворень у цих органах та вміст їх складових (в стравохідному мигдалику, залозистій частині шлунка та її проміжній зоні) в постнатальному періоді онтогенезу птиці методом «крапкового підрахунку» за допомогою бінокулярного мікроскопа МБС-2 та вимірювальної сітки, яка входить до його комплексу. Товщину стінки частин стравоходу і шлунка та розміри їх

лімфоїдних вузликів встановлювали за допомогою мікроскопа МБИ-2 і окуляр-мікрометра МОВ-1-15^x (Плохинский Н. А., 1970; Автандилов Г. Г., 1990).

Цитологічні дослідження проводили на препаратах-відбитках. Для їх виготовлення лезом розрізали ділянку стравохідного мигдалика, видаляли з неї надлишок вологи фільтрувальним папером і прикладали зрізаною поверхнею до знежиреного предметного скла. Отримані відбитки висушували на повітрі і фарбували за Райтом комерційними фарбами ЛейкоДиф 200 (*Erba Lachema*, Чеська республіка) та за Папенгеймом фарбами Немосолор (*Merck*, Федеративна республіка Німеччина) (Silverman J. F., Frable W. J., 1990; Storch A. et al., 2005). Їх вивчали за допомогою мікроскопа “Olympus” (ок.х10, об. х100). У препаратах-відбитках диференціювали клітини та підраховували їх кількість у 5 полях зору мікроскопа (в одному препараті). В одному полі мікроскопа рахували 50–70 клітин (Автандилов Г. Г., 1990).

Електронно-мікроскопічні дослідження поверхневого епітелію, лімфодної тканини ділянки стравохідного мигдалика і поверхневого епітелію та власної пластинки залозистої частини шлунка проводили за методикою Уикли Б. (1975). Для цих досліджень матеріал відбирали не пізніше 5 хвилин після забою птиці. Досліджувані структури розрізали на шматочки завбільшки 1,5 мм³, фіксували у 2,5 % глутаральдегіду впродовж 1 год за t+4⁰С, промивали 0,1М Na-кокадилатним буфером і знову фіксували у 2 % розчині осмієвої кислоти. Потім шматочки зневоднювали в етанолах зростаючої концентрації та в ацетоні і заливали у суміш епон-аралдит за загальноприйнятою методикою. Зразки вміщували у капсули та заливали сумішшю епоксидних смол (епону і аралдиту), які полімеризувалися протягом 24 год за t +37⁰С і 24 год за t+60⁰С.

Для більш точного дослідження необхідних структур ділянки стравохідного мигдалика і залозистої частини шлунка із частини блоків виготовляли товсті зрізи для світлової мікроскопії й подальшого відбору зразків для ультрамікромного нарізання. Ультратонкі зрізи товщиною 50–90 нм одержували на ультрамікромомі LKB-III В із застосуванням скляних одноразових ножів. На зрізи наносили плівки-підкладки (колодієві) та переносили на опорні сітки, контрастували розчинами ураніацетату і плюмбуму цитрату та досліджували під електронним трансмісійним мікроскопом SELMI ПЭМ-125К. Морфологічні сюжети фотографували фотоапаратом, що був вмонтований в електронний мікроскоп на чорно-білу плівку й аналізували.

Імуногістохімічні дослідження основних реакцій клітинного та гуморального імунітету проводили на гістологічних зрізах із використанням моноклональних антитіл (данської фірми DAKO) і системи візуалізації (система детекції DAKO EnVision FLEX+). Препарати додатково забарвлювали гематоксиліном Майєра упродовж 1–3 хв, після чого їх поміщали у середовище Eukitt (George L. et al., 2011). На гістопрепаратах виявляли субпопуляції лімфоцитів, експресуючих антигенні маркери CD4⁺ (Т-хелпери), CD8⁺ (Т-цитотоксичні/Т-супресори), CD20⁺ (зрілі В-лімфоцити) і визначали наявність гемопоетичних клітин (CD34⁺). Їх розглядали за допомогою мікроскопа

“Olympus” ($\times 200$, $\times 400$, $\times 1000$) і встановлювали особливості розміщення та вміст лімфоцитів із різними типами маркерів. На гістопрепаратах кількість лімфоцитів, що експресують маркери, рахували на 10 випадково обраних полях зору мікроскопа (на умовну одиницю площі, за збільшення $\times 400$).

Отримані результати проведених досліджень записували у протоколи, а їх цифрові показники обробляли статистично (Плохинский Н. А., 1970; Автандилов Г. Г., 1990) за допомогою персонального комп'ютера із використанням програм Excel. Матеріал для ілюстрацій фотографували за допомогою мікроскопів “Olympus”, МБИ-2 і MICROmed XS-6320 фотоапаратом Nikon Coolpix S3100.

РУЗУЛЬТАТИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ АНАЛІЗ

Морфогенез стравоходу і шлунка курей та їх морфометричні показники у пренатальному періоді онтогенезу. Аналізуючи одержані результати, ми не можемо погодитися з даними окремих авторів, що у курей стравохід починає формуватися на 3 добу, а залозиста частина шлунка добре виражена на 5–7 добу ембріонального розвитку (Плешакова В. И. и др., 1992; Бессарабов Б. Ф., 2006). За даними наших досліджень, у зародків курей кросу Шевер 579 5–7 доби інкубації кишкова трубка не диференційована на стравохід і шлунок. Вона має вигляд вузької трубки, яка на 7 добу формує петлі, передня з яких розширена. У кишкової трубці відбуваються процеси диференціювання її стінки на оболонки – слизову, м'язову і адвентиційну (серозну). Поверхневий шар слизової оболонки представлений декількома рядами епітеліоцитів, а в глибше розташованих її ділянках знаходяться мезенхімоцити з відростками, які поблизу м'язової оболонки утворюють скупчення. Можливо, на нашу думку, це місця початку формування кровоносних судин. М'язова оболонка одношарова, утворена гладкою м'язовою тканиною. Зовні від неї лежать клітини мезенхіми, а в каудальній ділянці початкової частини кишкової трубки – над ними виявляється простий плоский епітелій.

Ми приєднуємося до загальновідомого факту, що джерелом розвитку оболонок стінки кишкової трубки є похідні внутрішнього (ентодерми) і середнього (мезодерми) зародкових листків (Seto F., 1981; Arai N. et. al., 1988; Grapin–Botton A., Melton D. A., 2000; Roberts D. J., 2000; Stainier D. V., 2002; Фисинин В., Сурай П., 2012). З ентодерми розвивається епітелій слизової оболонки, а з несегментованої частини мезодерми – простий плоский епітелій (мезотелій). Із сомітів мезодерми виділяється мезенхіма, з якої розвиваються усі інші складові оболонки стінки кишки, у тому числі кровоносні судини.

За нашими спостереженнями, у 8-добових передплідів курей, передня частина кишкової трубки диференціюється на стравохід і шлунок, а на 9 добу – ці органи чітко виражені макроскопічно. Стравохід має краніальну (шийну) і каудальну (грудо-черевну) частини. Шлунок розділений на залозисту і м'язову частини. Його пілорична частина ледь проглядається і представлена випуклістю

стілки краніального сліпого мішка м'язової частини шлунка, від якого починається дванадцятипала кишка.

Як ми відмітили вище, наші дані щодо термінів формування стравоходу і шлунка курей не співпадають з даними інших авторів. Це, на нашу думку, пов'язано з тим, що ми і згадані автори досліджували початок формування названих органів у курей різних порід і кросів.

У передплідів курей 8–9 доби інкубації відбувається формування шарів оболонки стінки стравоходу та шлунка. Їх слизова оболонка стає тришаровою (епітелій, власна пластинка і підслизова основа) і утворює на 8 добу слабо помітні, а на 9 – низькі поздовжні складки. У стравоході, залозистій частині шлунка та її проміжній зоні поверхневий епітелій багаторядний, а в м'язовій і пілоричній частинах шлунка – простий кубічний. У власній пластинці слизової оболонки, поряд із мезенхімоцитами, знаходяться численні клітини фібробластичного ряду і кровоносні судини на стадії формування. В усіх частинах шлунка починають формуватися прості трубчасті залози внаслідок незначних локальних впинань поверхневого епітелію у товщу власної пластинки. У підслизовій основі залозистої частини шлунка відбувається формування часточок глибоких залоз шляхом значного заглиблення поверхневого епітелію у мезенхіму підслизової основи. Частина часточок має центральну порожнину, а в інших – вона тільки починає формуватись. Їх стінка утворена декількома шарами епітеліоцитів кубічної форми. М'язова оболонка стравоходу, залозистої частини шлунка і її проміжної зони утворена гладкою м'язовою тканиною, яка формує один шар поздовжньо розташованих гладких м'язових клітин, а в м'язовій та пілоричній його частинах – пучки гладких м'язових клітин мають різну орієнтацію. В усіх трьох оболонках стравоходу та шлунка 8–9 доби інкубації розвиваються кровоносні судини.

На 10 добу інкубації на стравоході стає помітне випинання його стінки – вола. Складки слизової оболонки стравоходу і вола високі та вкриті багат шаровим плоским епітелієм (рис. 1 А). У залозистій частині шлунка підслизова основа слизової оболонки потовщена. М'язова оболонка стравоходу, залозистої частини шлунка та її проміжної зони двошарова – внутрішній поздовжній і зовнішній циркулярний шари. Між шарами м'язової оболонки помітні клітини фібробластичного ряду.

Результати наших досліджень щодо будови поверхневого епітелію стравоходу і залозистої частини шлунка курей 8–10 доби інкубації, а також початку закладки часточок глибоких залоз, підтверджують дані з цього питання Н. А. Королева і В. І. Плешакова (1992). Разом з цим ми не погоджуємося з даними Г. С. Квинихідзе (1964), який відмічає, що поверхневий епітелій залозистої частини шлунка перетворюється з одношарового на багат шаровий.

У 15-добових плодів курей поверхневий епітелій слизової оболонки залозистої частини шлунка та її проміжної зони змінюється на простий циліндричний. Власна пластинка слизової оболонки стравоходу та шлунка цієї доби інкубації утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. У ній відбувається формування секреторних відділів залоз стравоходу та залозистої

частини вола (зі сторони стравоходу) (рис. 1 Б, В). Наші результати узгоджуються з даними інших дослідників (Королева Н. А., Плешакова В. И., 1992), що у їх формуванні бере участь базальний шар поверхневого епітелію, який впинається локально, у вигляді брунькоподібних заглиблень, у власну пластинку слизової оболонки. Брунькоподібні заглиблення мають переважно округлу форму та утворені щільно розташованими епітеліоцитами, навколо яких формується сполучнотканинна оболонка. Центральні розташовані епітеліоцити десквамуються, внаслідок чого утворюються секреторні відділи і протоки залоз. Зовні від власної пластинки (за винятком м'язової і пілоричної частин шлунка) виявляється м'язова пластинка. Підслизова основа слизової оболонки стравоходу та шлунка, як і власна пластинка, утворена пухкою волокнистою сполучною тканиною. М'язова оболонка м'язової частини шлунка значно потовщується.



Рис. 1 Каудальна частина стравоходу передплота 10 доби (А) і його краніальна частина плодів курей 15 доби (Б, В) інкубації: 1 – просвіт стравоходу; 2 – складки слизової оболонки; 3 – брунькоподібні заглиблення епітелію; 4 – м'язова оболонка; 5 – адвентиційна оболонка; 6 – серозна оболонка. Гістопрепарати. Фарбування гематоксиліном Караці та еозином, $\times 56$ (А), $\times 600$ (В). Імпрегнація аргентуму нітратом за Келеменом, $\times 63$ (Б)

У 20-добових плодів курей усі залози стравоходу та шлунка добре виражені. У них виявляється секрет. Поверхня слизової оболонки м'язової і пілоричної частин шлунка вкрита кутикулою, а їх підслизова основа слизової оболонки сформована щільною волокнистою сполучною тканиною. М'язова оболонка стравоходу і залозистої частини шлунка плодів курей тришарова (внутрішній і зовнішній шари – поздовжні, середній – циркулярний). Адвентиційна оболонка сформована пухкою волокнистою сполучною тканиною, а серозна – ще й вкрита мезотелієм.

Від 8 до 20 доби інкубації курей збільшуються морфометричні показники товщини та площі оболонок окремих частин стравоходу і шлунка, про що повідомляли також інші дослідники (Seto F., 1981; Королева Н. А., Плешакова В. И., 1992; Ваххаб Самер, 2017). На 20 добу інкубації у краніальній та каудальній частинах стравоходу і залозистій та беззалозистій частинах вола найбільшу площу займає слизова (відповідно $52,74 \pm 0,91$ і $50,95 \pm 0,48$ та $49,74 \pm 0,39$ і $48,63 \pm 0,63$ %) та дещо меншу – м'язова оболонка

(відповідно $42,58 \pm 0,77$ і $44,36 \pm 0,90$ та $44,33 \pm 0,62$ і $45,79 \pm 0,58$ %), у залозистій частині шлунка та її проміжній зоні – слизова (відповідно $79,22 \pm 0,75$ і $58,43 \pm 0,17$ %), а в м'язовій його частині – м'язова оболонка ($79,89 \pm 0,65$ %). Адвентиційна (серозна) оболонка в стравоході, волі і шлунку займає найменшу площу ($4,68 \pm 0,66$ – у краніальній і $4,69 \pm 0,78$ % – у каудальній частинах стравоходу, $5,93 \pm 0,37$ – у залозистій і $5,58 \pm 0,53$ % – беззалозистій частинах вола, $3,45 \pm 0,72$ – у залозистій частині шлунка і $5,66 \pm 0,59$ – в її проміжній зоні та $3,83 \pm 0,42$ % – у м'язовій частині шлунка).

За останні 11 діб інкубації збільшуються абсолютна маса і макроскопічні морфометричні показники стравоходу, вола, шлунка та їх окремих частин, за винятком відносної маси, що пов'язане із ростом тіла птиці в процесі ембріонального розвитку. Абсолютна маса стравоходу збільшується у 8 разів, його довжина – у 4,8, абсолютна маса шлунка – у 7,2, а його довжина – у 3,07 рази. У 20-добових плодів ці показники складають – відповідно $0,24 \pm 0,02$ г, $43,25 \pm 0,52$ мм, $2,10 \pm 0,06$ г і $29,54 \pm 0,92$ мм. Серед частин шлунка найбільш інтенсивно відбувається ріст м'язової з пілоричною у 8,7 (абсолютна маса) і у 3,27 рази (довжина).

Наші дані узгоджуються з даними інших авторів, що на момент вилуплення органи травлення курей досягають відносно високого рівня розвитку і за будовою вже нагадують таких дорослих птахів (Крок Г. С., 1962; Roberts D. J., 2000; Яковенко О. С., 2005), тобто мають високу готовність до функціонування у постнатальному періоді онтогенезу.

Імунні утворення передньої кишки у пренатальному періоді онтогенезу. За даними наших досліджень, вперше імунні утворення передньої кишки з'являються на 20 добу інкубації тільки в каудальній частині стравоходу, перед його переходом у залозисту частину шлунка, що є ділянкою розташування стравохідного мигдалика (рис. 2). Можливо, що вони формуються і раніше у плодів віком 16–19 діб, дослідження яких ми не проводили. Але встановлений нами факт, що вони вперше виявляються у передній кишці в ділянці стравохідного мигдалика, є підтвердженням даних імунологів та імуноморфологів, що розвиток імунних органів і структур тварин залежить від антигенного навантаження на їх організм (Hyde R., Patnode R., 1978; Sharma J. M., 1997). Як відомо, в залозисту частину шлунка корм надходить порціями. Якщо вона наповнена кормовою масою, то вхід до неї закривається (Крок Г. С., 1962; Hill K. J., 1979; Klasing K. C. 1999) і наступна порція корму, в якій є антигени, відносно тривалий час перебуває перед нею у стравоході. Внаслідок цього час дії антигенів на цю ділянку стравоходу збільшується. Це, на нашу думку, стало причиною формування стравохідного мигдалика у птахів, а наявність у ньому лімфоїдної тканини у 20-добових плодів курей свідчить про його готовність дати імунну відповідь на дію антигенів, які надійдуть в їх організм з кормом і водою після вилуплення. Стравохідний мигдалик представлений локальними скупченнями дифузної лімфоїдної тканини (3–6 на зрізі), які переважно розташовані поблизу секреторних відділів стравохідних залоз та їх вивідних проток. Їх лімфоїдні

клітини інфільтрують поверхневий епітелій і епітелій залоз. В інших ділянках стравоходу та шлунка імунні утворення не виявляються. У зв'язку з цим ми не можемо підтвердити дані Г. С. Крок і Н. А. Мусієнко (1974), що імунні утворення травної системи у ембріонів курей уперше з'являються у слизовій оболонці кишкової трубки на 13–14 добу інкубації і дані окремих авторів, що дифузна лімфоїдна тканина виявляється в залозистій частині шлунка на 18–20 добу інкубації курей (Крок Г. С., Мусієнко Н. А., 1974; Matsumoto R., Yoshiharu H., 2000).

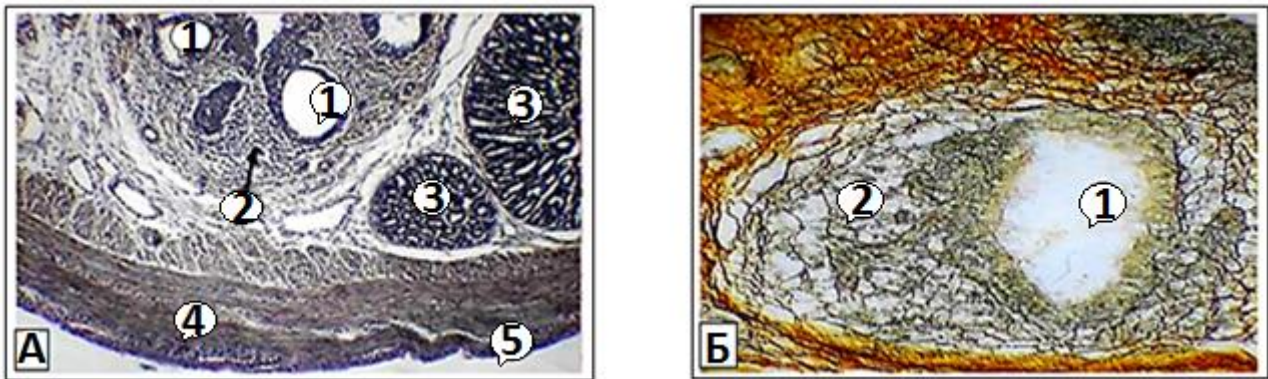


Рис. 2 Дифузна лімфоїдна тканина в ділянці стравохідного мигдалика плода курки 20 доби інкубації: 1 – секреторні відділи стравохідних залоз; 2 – дифузна лімфоїдна тканина; 3 – часточки глибоких залоз залозистої частини шлунка; 4 – м'язова оболонка; 5 – серозна оболонка. Гістопрепарати. А. Фарбування за Ван Гізон, $\times 56$; Б. Імпрегнація аргентуму нітратом за Келеменом, $\times 135$

Ми погоджуємося з даними інших дослідників, що до кінця ембріогенезу птахів, у тому числі курей, імунні утворення не досягають морфофункціональної зрілості. Основними їх компонентами є малі і середні лімфоцити. Плазматичні клітини в цей період не виявляються (Крок Г. С., 1966; Arai N. et al., 1988; Matsumoto R., Yoshiharu H., 2000).

Макроскопічні морфометричні показники стравоходу і шлунка курей у постнатальному періоді онтогенезу. У постнатальному періоді онтогенезу ріст стравоходу і шлунка визначали у вакцинованої птиці. Він відбувається асинхронно, про що повідомляли також інші дослідники (Родина Е. Е., 2006; Осипов К. М., 2007; Кулешов К. А., 2010). За нашими даними, показники росту стравоходу та шлунка збільшуються до завершення першого періода яйцекладки (175–314 діб, за Я. И. Шейбергом, 1988). Результати досліджень ряду авторів щодо їх максимальних показників у курей є дискусійними (Осипов К. М., 2007; Кулешов К. А., 2010; Адельгейм Е. Е., 2016).

За даними наших досліджень, показники абсолютної маси, загальної довжини та довжини краніальної і каудальної частин стравоходу збільшуються до 300-добового віку курей і становлять відповідно $18,30 \pm 0,66$ г, $206,80 \pm 2,91$, $112,40 \pm 1,90$ та $94,40 \pm 2,05$ мм. Відносна маса стравоходу нерівномірно збільшується від добового до 15-добового віку і становить $1,56 \pm 0,05$ %, після чого зменшується. Найменший її показник зареєстрований у птиці віком 60 і

120 діб ($0,79 \pm 0,05$ % та $0,79 \pm 0,04$ %). Подібної закономірності зміни відносної довжини всього стравоходу (відносно довжини тіла курей) ми не виявили. Вона хвилеподібно змінюється з віком птиці. Найбільший цей показник зареєстрований у одно-, 60- і 270-добових курей (відповідно $47,53 \pm 0,14$, $47,48 \pm 0,52$ і $47,86 \pm 0,84$ %), а найменший – у 30-добових ($39,16 \pm 0,41$ %). Показники довжини, ширини і висоти вола, як і стравоходу, збільшуються до 300 діб і становлять відповідно $48,40 \pm 0,80$, $41,20 \pm 2,11$ та $47,60 \pm 3,71$ мм. Наші дані з цього питання не узгоджуються з результатами окремих авторів, які повідомляють, що ріст стравоходу і вола відбувається до 180-добового (Троянчук О. В., 2013) та 511-добового віку курей (Осипов К. М., 2007; Горшкова Е. В. и др., 2016).

Зі збільшенням віку птиці змінюються також морфометричні показники росту шлунка. Абсолютна маса шлунка курей нерівномірно збільшується до 240 діб ($57,65 \pm 0,71$ г), а довжина – до 180-добового віку ($97,13 \pm 1,27$ мм). Відносна маса шлунка нерівномірно збільшується до 15-добового віку курей ($9,23 \pm 0,09$ %), після чого зменшується і мінімальних показників набуває у птиці 2–3-річного віку ($2,86 \pm 0,04$ %).

За даними К. А. Кулешова (2010), після застосування селенумістних препаратів ріст шлунково–кишкового тракту яйценосних порід курей відбувається до 150-добового віку, а у м'ясних порід його маса зростає до 420-добового віку (Петухова А. М., 2013).

Ріст окремих частин шлунка (залозистої і м'язової з пілоричною) відбувається з неоднаковою інтенсивністю. У цьому випадку показники росту м'язової з пілоричною частинами більші, за такі залозистої, про що повідомляли й інші дослідники (Осипов К. М., 2007; Жилин А. В., 2010; Петухова А. М., 2013). За даними наших досліджень, абсолютна маса залозистої частини шлунка курей зростає до 240 діб ($5,46 \pm 0,21$ г), а її відносна маса нерівномірно збільшується до 20-добового віку ($1,02 \pm 0,01$ %), після чого зменшується і найменшого значення набуває у птиці 2-річного віку ($0,25 \pm 0,03$ %). Довжина, найбільші ширина і висота залозистої частини шлунка збільшуються до 210-добового віку курей (відповідно $37,50 \pm 0,84$, $17,70 \pm 0,24$ і $18,55 \pm 0,19$ мм). Показники абсолютної маси, довжини, найбільшої ширини і висоти м'язової з пілоричною частинами шлунка збільшуються до 180-добового віку курей (відповідно $52,35 \pm 0,91$ г, $59,80 \pm 0,78$, $33,50 \pm 0,93$ та $57,80 \pm 2,15$ мм), а відносна маса нерівномірно збільшується до 15-добового віку ($8,36 \pm 0,03$ %), після чого зменшується, і найменшого значення набуває у птиці 2-річного віку ($2,57 \pm 0,09$ %).

Результати наших досліджень не підтверджують дані Е. Е. Родіної (2006), що найбільшого значення показники росту залозистої і м'язової частин шлунка курей набувають у 525-добовому віці, а також інших авторів, що ріст залозистої частини шлунка відбувається до 105-добового (Кривошеина Н. А., Гусева Л. А., 1968) і 150-добового віку курей (Осипов К. М., 2007).

Наші дані узгоджуються з даними авторів (Осипов К. М., 2007; Родина Е. Е. 2012), що найбільш інтенсивно ріст стравоходу і шлунка та їх

частин у курей відбувається у перші періоди життя птиці, особливо в ростовий (30–69 діб) і період розвитку (70–119 діб) (за Шнейбергом Я. И., 1988).

Показники росту стінки стравоходу та шлунка курей у постнатальному періоді онтогенезу. Результати наших досліджень підтверджують дані дослідників, що у добовому віці курей загальний план мікроскопічної будови стравоходу та шлунка такий же, як у дорослої птиці (Плешакова В. И., 1992; Горальський Л. П. та ін., 2010; Nasrin M. et al., 2012). Зі збільшенням віку змінюються лише товщина стінки і площа оболонок названих органів, які визначали у вакцинованої птиці. Так, до 180-добового віку збільшується товщина м'язової частини шлунка ($2,16 \pm 0,09$ см – у ділянці бічних стінок і сліпих мішків – $4997,98 \pm 47,93$ мкм), до 240-добового – залозистої частини шлунка (відповідно $4223,23 \pm 189,25$ – між складками, $5561,32 \pm 45,01$ мкм – у ділянці складок слизової оболонки) та її проміжної зони ($2379,23 \pm 67,06$ мкм), а до 300-добового віку курей – стравоходу (краніальна частина – між складками $1360,08 \pm 30,31$ і в ділянці складок $2492,88 \pm 41,34$ та відповідно – $1374,75 \pm 27,56$ і $2496,54 \pm 52,36$ мкм – каудальна частина) і вола (залозиста частина – між складками $1349,08 \pm 45,01$ і в ділянці складок $2485,54 \pm 51,44$ мкм та відповідно $1378,41 \pm 7,34$ і $2489,21 \pm 49,60$ мкм – беззалозиста частина). У курей старшого віку цей показник практично не змінюється.

Як вже було відмічено вище, у підслизовій основі залозистої частини шлунка розташовані часточки глибоких залоз. Їх кількість зростає до 120 діб ($36,70 \pm 0,76$), а поперечник – до 240 діб ($2990,41 \pm 68,96$ мкм). Найбільш інтенсивно кількість часточок глибоких залоз та їх поперечник збільшуються у курей віком від 30 до 60 діб. У птиці старшого віку значення цих показників практично не змінюються.

Площа слизової оболонки краніальної і каудальної частин стравоходу, залозистої і беззалозистої частин вола, залозистої частини шлунка та її проміжної зони збільшується до 180-добового віку курей (відповідно $54,10 \pm 0,81$, $54,91 \pm 0,74$, $53,84 \pm 0,60$, $53,66 \pm 0,74$, $82,14 \pm 0,56$, $62,94 \pm 0,92$ %), а м'язової і адвентиційної (серозної) оболонок зменшується (відповідно $42,17 \pm 0,89$ і $3,73 \pm 0,38$ – краніальна та $42,73 \pm 0,92$ і $2,36 \pm 0,35$ % – каудальна частина стравоходу, $43,28 \pm 0,85$ і $2,88 \pm 0,36$ – залозиста та $43,45 \pm 0,82$ та $2,89 \pm 0,37$ % – беззалозиста частина вола, $15,54 \pm 0,65$ і $2,32 \pm 0,33$ % – залозиста частина шлунка та $34,60 \pm 0,80$ і $2,46 \pm 0,38$ % – її проміжна зона). У м'язовій частині шлунка до 180 доби зростає площа м'язової оболонки ($82,81 \pm 0,49$ %), тоді як слизової і серозної – зменшується (відповідно $14,89 \pm 0,37$ і $2,30 \pm 0,53$ %). У птиці старшого віку площа оболонок стравоходу і шлунка залишається практично без змін.

Електронно-мікроскопічні дослідження клітинного складу поверхневого епітелію ділянки стравохідного мигдалика та епітелію і власної пластинки слизової оболонки залозистої частини шлунка птиці віком 180 діб. Підтверджено, що поверхневий епітелій ділянки стравохідного мигдалика багаточаровий плоский частково зроговілий, а в ділянці,

наближеній до переходу стравоходу в залозисту частину шлунка, змінюється на простий циліндричний залозистий, про що повідомляли також інші дослідники (Jeurissen S. H. M. et al., 1989; Olah I. et al., 2003; Bar–Shira E., Friedman A., 2005; Kum S. et al., 2006). Клітини багатошарового епітелію формують базальний, шипуватий (остистий) і поверхневий шари, склад яких неоднаковий. Серед них найбільше епітеліоцитів, а в базальному і шипуватому шарах виявляються ще й лімфоцити, імунобласти, клітини Лангерганса, проплазматичні і плазматичні клітини та М-клітини (мікроскладчасті) (рис. 3). Останні, як відомо, є спеціалізованими епітеліальними клітинами, які здатні захоплювати антиген із просвіту органів травного каналу і передавати його лімфоцитам (Jeurissen S. H. M. et al., 1999). Наші дані частково підтвердили результати досліджень інших авторів (Tizard I., 1979; Olah I. et al., 2003; Nagy N. et al., 2005; Davison F. et al., 2008; Akar Ü, Dönmez H. H., 2012), які виявили в нижніх шарах епітелію слизової оболонки ділянки стравохідного мигдалика курей плазматичні клітини, Т-лімфоцити, макрофаги (Arai N., 1988) і клітини Лангерганса (Olah I. et al., 2003; Nagy N. et al., 2005; Kum S. et al., 2006; Davison F. et al., 2008).

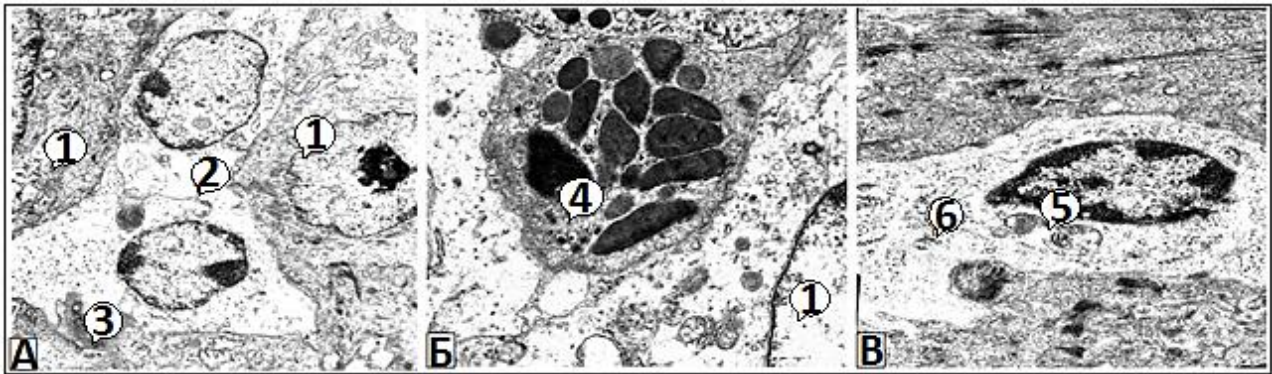


Рис. 3 Лімфоцит, імунобласт (А), клітина Лангерганса (Б) в базальному шарі і М-клітина (В) в шипуватому шарі поверхневого епітелію слизової оболонки ділянки стравохідного мигдалика курей віком 180 діб: 1 – епітеліоцити; 2 – лімфоцит; 3 – імунобласт; 4 – клітина Лангерганса; 5 – ядро і 6 – цитопlasма М-клітини. Електроннограми, $\times 4800$ (А), $\times 8000$ (Б), $\times 9600$ (В)

Підтверджено дані інших дослідників (Прибытов И. В., 2006; Красников Г. А., Медведь Е. А., 2006; Nasrin M. et al., 2012; Налетова Л. А., 2013), що поверхневий епітелій залозистої частини шлунка курей простий циліндричний залозистий. Він утворений епітеліоцитами, які розміщені в один шар, що розташований на базальній мембрані. Для них властива висока синтезувальна активність, яка зумовлена наявністю в цитоплазмі цих клітин добре розвинутих синтезуючих органел і секреторних включень. Встановлено, що між епітеліоцитами виявляються поодинокі М-клітини зі світлою цитоплазмою і слабкорозвинутими органелами. У власній пластинці слизової оболонки залозистої частини шлунка розташовані поверхневі шлункові залози, в складі стінки яких знаходяться епітеліоцити, мукоцити та інші секреторні клітини, що розташовані на базальній мембрані. Окрім клітин поверхневих

залоз реєструються кровоносні капіляри, колагенові волокна, клітини фібробластичного і лімфоїдного рядів та клітинний детрит.

Мікроструктура імунних утворень стравоходу у постнатальному періоді онтогенезу курей. Наші результати досліджень узгоджуються з даними В. І. Плешакової (1989–1992), що у курей імунні утворення стравоходу розташовані у власній пластинці та підслизовій основі слизової оболонки під епітелієм, навколо дрібних кровоносних судин, поблизу секреторних відділів і проток стравохідних залоз та на їх внутрішній поверхні. Подібну локалізацію цих утворень у стравоході свійських ссавців та людини спостерігали також інші дослідники (Ильин П. А., 1989; Плявинь Л. А., 1989; Сапин М. Р., Никитюк Д. Б., 1989, 1990; Алиева Н., 2007; Пестова И. В., Панфилов А. Б., 2008).

Ми підтверджуємо дані інших авторів, що слизова оболонка стравоходу птахів, за виключенням ділянки розташування стравохідного мигдалика, бідна на імунні утворення і вони з'являються досить пізно (Плешакова В. И., 1989–1992; Гацківський В. В., 2011). Такий пізній їх розвиток можна пояснити наступним чином. Як відомо, у стравоході (за винятком вола і ділянки стравохідного мигдалика) корм не затримується та дії антигенів на його стінку перешкоджає товстий пласт багаточарового плоского епітелію слизової оболонки, який не дає змогу їм проникати у глибше розташовані її шари та інші оболонки. Крім цього, на нашу думку, на розвиток імунних органів і утворень впливають імуногенні структури жовтка. Останній, як відомо, знаходиться у жовтковому мішку плодів, який перед вилупленням птиці втягується у порожню кишку.

За даними наших досліджень, у вакцинованої птиці вперше імунні утворення реєструються у стінці стравоходу курей віком 25 діб і представлені незначними поодинокими скупченнями дифузної лімфоїдної тканини. У 30-добовому віці курей у ній з'являються передвузлики, а в 60-добовому – ще й первинні і вторинні лімфоїдні вузлики. Тобто у віці 60 діб імунні утворення стравоходу вакцинованої птиці є морфофункціонально зрілими і здатні давати повноцінну імунну відповідь на дію антигенів. Лімфоїдні вузлики стравоходу курей розташовані переважно поодиноці, рідше по двоє, а у 180-добової птиці виявляються їх групи – агрегати.

Ми не підтримуємо повідомлення І. І. Косиціна (1970) про відсутність вторинних лімфоїдних вузликів у слизовій оболонці стравоходу курей. Наші результати досліджень частково узгоджуються з даними В. І. Плешакової (1990–1992), яка повідомляє, що вторинні лімфоїдні вузлики у стравоході курей з'являються у 60-добовому, однак автор зазначає, що первинні лімфоїдні вузлики формуються раніше – у 30-добовому віці.

Максимальних значень площа імунних утворень слизової оболонки стравоходу вакцинованої птиці досягає у 180-добовому віці ($5,81 \pm 0,31$ % – краніальна частина, $6,33 \pm 0,61$ % – каудальна частина). Найбільш інтенсивно цей показник збільшується від 120 до 150 діб (на 39,85 %), від 150 до 180 діб (на 47,83 %) – краніальна частина і від 90 до 120 діб (на 69,16 %), від 150 до

180 діб (на 54,76 %) – каудальна частина, що пов'язано зі значним надходженням антигенів із кормом у стравохід курей цих вікових груп. У курей старшого віку площа імунних утворень дещо зменшується і у віці 270 діб становить $1,37 \pm 0,10$ % (краніальна частина) і $2,20 \pm 0,32$ % (каудальна частина), що можливо пов'язано із активністю яйценосності, а в курей віком 300 діб і старше коливається в межах від $1,56 \pm 0,43$ до $2,49 \pm 0,58$ % – у краніальній частині стравоходу та від $1,98 \pm 0,41$ до $3,12 \pm 0,89$ % – у каудальній його частині. Слід також відмітити, що площа імунних утворень у каудальній частині стравоходу дещо більша, ніж у краніальній його частині курей вакцинованої групи.

Лімфоїдні вузлики стравоходу мають переважно округлу і овальну форму. Із збільшенням віку курей їх розміри змінюються. Діаметр округлих і показники довжини та найбільшої ширини овальних лімфоїдних вузликів нерівномірно зростають і максимальних значень набувають у 180-добовому віці (відповідно $272,66 \pm 20,61$, $320,77 \pm 18,44$ і $167,26 \pm 7,86$ мкм – первинні лімфоїдні вузлики та $302,45 \pm 18,45$, $352,85 \pm 28,76$ і $194,75 \pm 9,76$ мкм – вторинні лімфоїдні вузлики). У курей старших вікових груп значення цих показників зменшуються.

У стравоході невакцинованих курей вперше лімфоїдна тканина виявляється у 30-добовому віці. Вона представлена лише дифузною формою. Її вміст у краніальній частині стравоходу становить $1,01 \pm 0,11$ % площі слизової оболонки, а в каудальній – $1,15 \pm 0,13$ %.

Мікроструктура імунних утворень вола у постнатальному періоді онтогенезу курей. Імунні утворення вола курей розташовані переважно в основі складок під епітелієм, навколо кровоносних судин, а в залозистій його частині – ще й поблизу пакетів залоз та безпосередньо в них, що підтверджується даними інших дослідників (Герловин Е. Ш., 1953; Плешакова В. И., 1989–1992).

За даними наших досліджень, у беззалозистій частині вола імунні утворення вперше реєструються у 25-добовому віці вакцинованих курей і представлені усіма рівнями структурної організації лімфоїдної тканини (дифузна форма, передвузлики, первинні та вторинні лімфоїдні вузлики), а в його залозистій частині – лише дифузною лімфоїдною тканиною. У 30-добовому віці в залозистій частині вола з'являються передвузлики, а у віці 60 діб – первинні і вторинні лімфоїдні вузлики. Тобто морфофункціональна зрілість імунних утворень залозистої частини вола вакцинованих курей настає у 60-добовому віці. У птиці віком 90–180 діб лімфоїдні вузлики виявляються масово у залозистій частині вола, поблизу секреторних відділів залоз і безпосередньо в них. Їх просвіт частково заміщений лімфоїдною тканиною. У курей віком 210–270 діб в обох частинах вола скупчення імунних утворень поодинокі, лімфоїдні вузлики у залозах не виявляються. У птиці 1–3-річного віку в беззалозистій частині вола імунні утворення представлені тільки локальними скупченнями дифузної лімфоїдної тканини, передвузлики і лімфоїдні вузлики відсутні, а в залозистій частині вола – окрім дифузної

лімфоїдної тканини реєструються ще й поодинокі дрібні передвузлики та лімфоїдні вузлики.

Площа імунних утворень вола вакцинованої птиці максимальних значень досягає у віці 150 діб ($3,90 \pm 0,69$ % – беззалозиста частина і $5,82 \pm 0,61$ % – залозиста частина). Найбільш інтенсивно значення цього показника збільшується в беззалозистій частині вола у курей віком від 90 до 120 діб (на 60,09 %), в залозистій його частині – від 60 до 90 діб (на 101,17 %), а у птиці старшого віку він дещо зменшується і в 1–3-річному віці коливається в межах $0,88 \pm 0,11$ – $0,93 \pm 0,13$ % (беззалозиста частина) та $1,07 \pm 0,54$ – $1,56 \pm 0,68$ % (залозиста частина).

Лімфоїдні вузлики вола, як і стравоходу, мають переважно округлу і овальну форму. Реєструються також вузлики яйцеподібної і грушоподібної форм. Слід відмітити, що у птиці віком 25 і 30 діб лімфоїдні вузлики округлої форми виявлені не були. Діаметр первинних і вторинних лімфоїдних вузликів максимального значення набуває у курей віком 180 діб (відповідно $286,40 \pm 24,95$ і $293,28 \pm 30,38$ мкм). Найбільш інтенсивне збільшення цього показника зареєстроване у птиці віком від 60 до 90 діб (відповідно на 11,43 і 8,26 %). Показники довжини овальних первинних і вторинних лімфоїдних вузликів також збільшуються до 180-добового віку курей (відповідно $341,39 \pm 25,77$ і $352,85 \pm 32,01$ мкм). Найбільший показник ширини овальних лімфоїдних вузликів зареєстрований у 60-добової птиці. Для первинних і вторинних лімфоїдних вузликів він становить відповідно $181,01 \pm 11,93$ і $179,86 \pm 16,41$ мкм. У птиці старшого віку показники розмірів лімфоїдних вузликів зменшуються.

У невакцинованої птиці у стінці вола вперше імунні утворення, з'являються на 30 добу життя і представлені незначними скупченнями дифузної лімфоїдної тканини та передвузликками. Їх площа в беззалозистій частині становить $1,40 \pm 0,11$ %, а в залозистій його частині – $1,04 \pm 0,19$ %.

Про такий пізній розвиток імунних утворень вола повідомляли також інші дослідники (Крок Г. С., 1962; Плешакова В. И. и др., 1991–1992).

Макро- та мікроструктура стравохідного мигдалика курей у постнатальному періоді онтогенезу. Ми погоджуємося з думкою I. Oláh et al., (2003), N. Nagy et al., (2005) і С. І. Усенко (2018), що розташування стравохідного мигдалика є анатомічно зумовленим і тісно пов'язане з поздовжніми складками стравоходу. Слизова оболонка цієї ділянки утворює від 5 до 9 високих складок, які під час проходження кормової грудки розправляються і збільшують просвіт стравоходу. Між складками та в їх основі, по периметру ділянки, стравохідний мигдалик макроскопічно виявляється у вакцинованої птиці віком 10 діб. Він має вигляд тонкої білуватої смужки. У курей старшого віку складчастість слизової оболонки поглиблюється і він набуває вигляду горбистої смужки жовтувато-білуватого кольору. Ми приєднуємося до думки С. І. Усенко (2018), що горбистість і відповідний колір стравохідного мигдалика зумовлені розташованими в ньому локальними скупченнями лімфоїдної тканини. Зі збільшенням віку вакцинованих курей

загальний вигляд стравохідного мигдалика залишається постійним, змінюються лише лінійні проміри його довжини і ширини. Максимальних значень ці показники досягають у 120-добової птиці (довжина – $27,83 \pm 0,87$ мм і ширина – $6,63 \pm 0,51$ мм). У птиці віком 150 днів і старше довжина стравохідного мигдалика залишається майже незмінною, а ширина зменшується і мінімального значення набуває у 3-річному віці ($4,80 \pm 0,60$ мм). Подібні дослідження макроструктури стравохідного мигдалика качок проводила С. І. Усенко (2018). Ми підтримуємо її думку, що його довжина залежить від розмірів кормової грудки, тобто трофічної спеціалізації птиці, а ширина – від ступеня розвитку лімфоїдної тканини.

Лімфоїдна тканина у ділянці стравохідного мигдалика розташована у власній пластинці та підслизовій основі слизової оболонки, біля кровоносних судин, стравохідних залоз і часточок глибоких залоз залозистої частини шлунка. Ми підтверджуємо дані С. І. Усенко (2018), що у формуванні стравохідного мигдалика птахів також беруть участь стравохідні залози. У місцях локалізації лімфоїдної тканини лімфоцити інфільтрують поверхневий епітелій та епітелій залоз, внаслідок чого він перетворюється на лімфоепітелій. Це призводить до значного звуження просвіту залоз та їх вивідних проток, однак, просвіт їх повністю не зникає. Внаслідок цього утворюються криптоподібні утворення, які обмежені шаром лімфоепітелію і відкриваються у просвіт ділянки стравохідного мигдалика. Вони виявляються на їх бічних поверхнях і в основі складок. Подібні криптоподібні утворення в стравохідному мигдалику качок і птахів ряду Куроподібні виявила С. І. Усенко (2018).

За даними наших досліджень, у птиці добового віку лімфоїдна тканина стравохідного мигдалика представлена тільки дифузною формою. У вакцинованих курей передвузлики і первинні лімфоїдні вузлики виявляються з 5-добового, а вторинні – з 15-добового віку птиці. Тобто морфофункціональна зрілість стравохідного мигдалика у вакцинованих курей настає в 15-добовому віці, що на 45 днів раніше, ніж у стравоході. Це, на нашу думку, як відмічено вище, пов'язано із затримкою корму в цій частині та, відповідно, довготривалою дією антигенів, а також зміною багат шарового плоского частково зроговілого епітелію на простий циліндричний. Захисна функція останнього значно нижча за попередній. Такої ж думки дотримується і С. М. Коц (2010), яка досліджувала травну систему птахів родини Чаплеві, а С. Ваххаб (2017) повідомляє про наявність стравохідно-шлункового сфінктера у курчат кросу ROSS-308 і Хайсекс Браун.

У курей віком 90 днів лімфоїдні вузлики виявляються також в адвентиції великих кровоносних судин, а у птиці віком 90–210 днів ще й у стінці секреторних відділів залоз. У курей цих вікових груп добре виражені криптоподібні утворення. У птиці віком 240–300 днів стравохідні залози інфільтровані лімфоїдними клітинами, а лімфоїдні вузлики в їх стінці не виявляються. У курей віком 1–3 роки окремі лімфоїдні вузлики невеликих розмірів, не мають чітких контурів, їх оболонка ледве проглядається. Подібний

розвиток лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика качок у наведеній вище послідовності спостерігали також В. Т. Хомич та С. І. Усенко (2012).

Площа лімфоїдної тканини у стравохідному мигдалику вакцинованих курей досягає максимальних значень у 60-добової птиці ($54,57 \pm 0,04$ %). У курей віком 90–180 діб вона залишається практично незмінною і займає майже 50 % власної пластинки і підслизової основи слизової оболонки, а у курей старшого віку зменшується (рис. 4). Подібне зменшення площі лімфоїдної тканини у стравохідному мигдалику та плямках Пейєра кишечника качок, старших 180 діб, спостерігали С. І. Усенко (2018) та Т. А. Мазуркевич (2017).

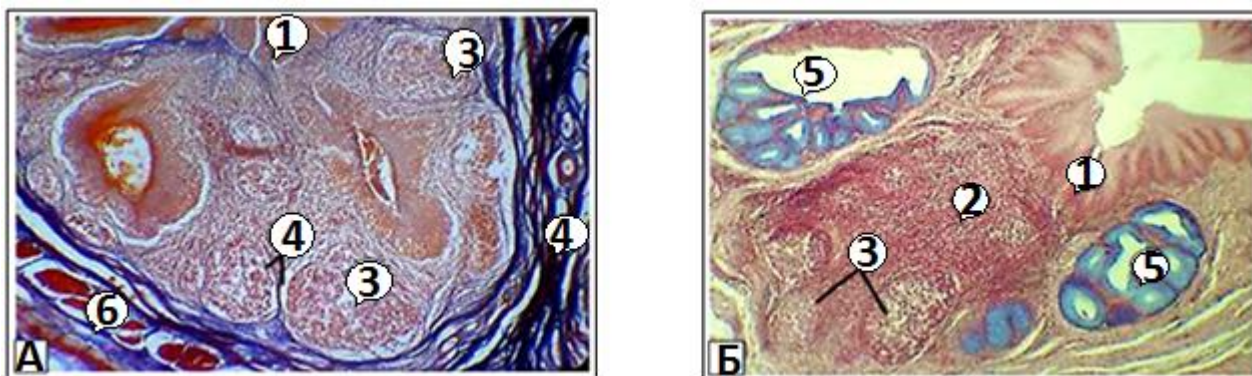


Рис. 4 Ділянка стравохідного мигдалика вакцинованих курей віком 90 (А) і 270 (Б) діб: 1 – епітелій; 2 – дифузна лімфоїдна тканина; 3 – вторинні лімфоїдні вузлики; 4 – колагенові волокна; 5 – стравохідні залози; 6 – м'язова оболонка. Гістопрепарати. А. Фарбування за Маллорі $\times 63$. Б. Фарбування за Стідменом, $\times 63$

Уміст окремих складових лімфоїдної тканини у стравохідному мигдалику вакцинованих курей неоднаковий і змінюється зі збільшенням віку птиці. У курей віком 5–150 діб проходить нерівномірне зменшення умісту дифузної лімфоїдної тканини (від $74,62 \pm 0,35$ до $24,37 \pm 0,11$ %), а у птиці 180 діб–3 роки її збільшення (від $26,95 \pm 0,28$ до $60,49 \pm 0,74$ %). Найбільший уміст передвузликів і первинних лімфоїдних вузликів зареєстрований у 60-добової птиці (відповідно $28,67 \pm 0,02$ і $22,84 \pm 0,02$ %), а вторинних лімфоїдних вузликів – у курей віком 180 діб ($40,09 \pm 0,42$ %). У птиці старшого віку їх уміст нерівномірно зменшується.

Лімфоїдні вузлики стравохідного мигдалика вакцинованих курей мають переважно округлу і овальну, рідше яйцеподібну, грушоподібну і неправильну форми. Їх розміри змінюються зі зростанням віку курей. Найбільші значення показників діаметру, довжини і ширини овальних первинних лімфоїдних вузликів зареєстровані у 150-добової птиці (відповідно $315,0 \pm 13,07$ мкм, $368,75 \pm 16,68$ і $236,25 \pm 10,68$ мкм). Найбільший діаметр вторинних лімфоїдних вузликів спостерігається у 180-добової птиці ($294,26 \pm 19,19$ мкм), а довжини і ширини овальних – у птиці віком 120 діб (відповідно $404,58 \pm 1,84$ і $261,25 \pm 1,19$ мкм). Слід відмітити, що в курей більшості досліджених вікових груп розміри вторинних дещо більші за первинні лімфоїдні вузлики. У курей старших вікових груп їх показники нерівномірно зменшуються.

У невакцинованих курей стравохідний мигдалик макроскопічно виявляється у 15-добовому віці, тобто на 5 днів пізніше, ніж у вакцинованої птиці. За зовнішніми ознаками він подібний такому вакцинованих курей. Лімфоїдна тканина стравохідного мигдалика добових курей представлена тільки дифузною формою, у 5-добових з'являються передвузлики і первинні лімфоїдні вузлики, а у 20-добових – вторинні лімфоїдні вузлики. Тобто його морфофункціональна зрілість настає на 5 днів пізніше такої вакцинованої птиці. Зі збільшенням віку площа лімфоїдної тканини у стравохідному мигдалику збільшується, однак вона менша такої вакцинованих курей. Зі збільшенням віку цієї групи курей змінюється площа рівнів структурної організації лімфоїдної тканини. Найбільшу площу в ній займають дифузна форма, значно меншу передвузлики і лімфоїдні вузлики, що узгоджується з даними В. Т. Хомича та С. І. Усенко (2012, 2013), які досліджували лімфоїдну тканину стравохідного мигдалика невакцинованих качок. Лімфоїдні вузлики стравохідного мигдалика невакцинованих курей мають форму і розміри, подібні до таких стравохідного мигдалика вакцинованої птиці.

Мікроструктура імунних утворень залозистої частини шлунка у постнатальному періоді онтогенезу курей. За даними наших досліджень, імунні утворення шлунка курей неоднаково виражені в окремих його частинах і представлені переважно локальними скупченнями лімфоїдної тканини у слизовій оболонці. Найкраще вони розвинуті в залозистій частині шлунка і в її проміжній зоні та локалізовані у власній пластинці слизової оболонки між поверхневими залозами та під ними, а в підслизовій основі – у часточках глибоких залоз та в міжчасточковій волокнистій сполучній тканині. Їх лімфоїдні клітини інфільтрують поверхневий епітелій і епітелій поверхневих та глибоких залоз. Подібну гістотопографію і процеси в залозистій частині шлунка різних видів диких і свійських птахів спостерігали Arai et al. (1988), N. R. Matsumoto et al. (2000) та В. Т. Хомич, С. І. Усенко (2018).

Рівні структурної організації лімфоїдної тканини імунних утворень залозистої частини шлунка птахів розвиваються, як і в стравохідному мигдалику, поступово і в наведеній послідовності. У залозистій частині шлунка добових курей імунні утворення представлені тільки дифузною лімфоїдною тканиною, яка локально розташована у власній пластинці слизової оболонки. У вакцинованої птиці віком 5 днів у ній з'являються передвузлики, в 10-добових – первинні, а в 15-добових – ще й вторинні лімфоїдні вузлики. Тобто морфофункціональна зрілість імунних утворень залозистої частини шлунка настає у 15-добовому віці вакцинованої птиці. У птиці цього ж віку поодинокі первинні лімфоїдні вузлики реєструються також у часточках глибоких залоз підслизової основи, а вторинні лімфоїдні вузлики у них з'являються з 25-добового віку. Значного розвитку вторинні лімфоїдні вузлики у часточках глибоких залоз досягають у 120–180-добовому віці курей (рис. 5 А, Б). У птиці віком 180 днів лімфоїдні вузлики (3–5) формують агрегати у власній пластинці слизової оболонки (рис. 5 Б). У курей цього ж віку вони реєструються також у волокнистій сполучній тканині поблизу м'язової

оболонки і у підсерозній основі серозної оболонки. У курей віком 210–300 діб і 1–3 роки лімфоїдні вузлики у підслизовій основі локалізовані лише на периферії часточок глибоких залоз поблизу м'язової пластинки, а в глибше розташованих часточках вони не виявляються. Про наявність лімфоїдних вузликів у підсерозній основі серозної оболонки птахів ряду Гусеподібні, Журавлеподібні і свійської курки повідомляли окремі дослідники (Крашенинникова Е. Н., 2013; Усенко С. І., 2018). Є дані, що вони можуть виявлятися і в м'язовій оболонці залозистої частини шлунка окремих видів диких птахів (Усенко С. І., 2018), що свідчить про більш значну дію антигенного впливу.

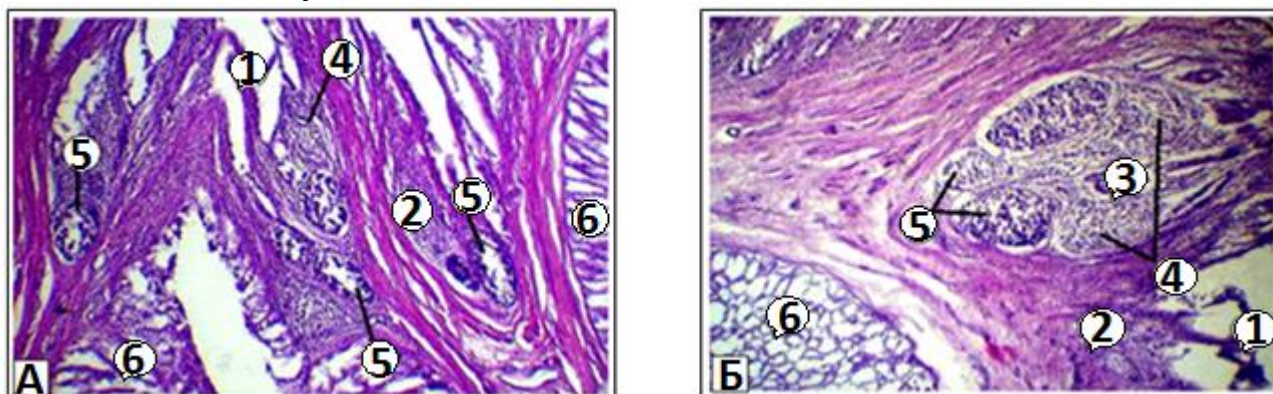


Рис. 5 Залозиста частина шлунка вакцинованих курей віком 180 діб: 1 – епітелій; 2 – власна пластинка слизової оболонки; 3 – агрегат лімфоїдних вузликів; 4 – первинні і 5 – вторинні лімфоїдні вузлики; 6 – часточки глибоких залоз. Гістопрепарати. Фарбування гематоксиліном Караці та еозином, $\times 63$ (А, Б)

Площа імунних утворень залозистої частини шлунка вакцинованої птиці збільшується до 60–180-добового віку і коливається в межах 16–18 %. У птиці цих вікових груп вони займають майже всю площу власної пластинки слизової оболонки залозистої частини шлунка. Максимальне значення цього показника зареєстроване у курей віком 120 діб ($18,38 \pm 0,08$ %). У птиці 210 діб і старше площа імунних утворень зменшується і набуває мінімального значення у 3-річному віці ($5,09 \pm 0,88$ %).

Рівні структурної організації лімфоїдної тканини імунних утворень у залозистій частині шлунка вакцинованих курей займають також неоднакову площу. Площа дифузної лімфоїдної тканини нерівномірно зменшується до 180-добового віку ($36,29 \pm 0,38$ %), а у птиці старшого віку вона зростає і у курей віком від 240 діб до 3 років знаходиться в межах 60–65 %. Найбільший вміст передвузликів зареєстрований у 60-добової птиці ($19,41 \pm 0,01$ %), первинних лімфоїдних вузликів у 180- ($22,78 \pm 0,24$ %), а вторинних – у 120-добової птиці ($29,56 \pm 0,12$ %). Найменший вміст передвузликів було відмічено у курей віком 10 діб ($7,60 \pm 0,08$ %), первинних і вторинних лімфоїдних вузликів – у 15-добової птиці (відповідно $7,06 \pm 0,07$ і $5,95 \pm 1,11$ %). Слід відмітити, що у курей більшості вікових груп вторинних лімфоїдних вузликів дещо більше, ніж первинних.

У вакцинованої птиці лімфоїдні вузлики залозистої частини шлунка мають переважно округлу і овальну форму. Максимального значення діаметр первинних лімфоїдних вузликів досягає у 150-добової птиці ($275,0 \pm 26,62$ мкм). У курей віком 180 діб і старше діаметр первинних лімфоїдних вузликів зменшується і набуває мінімальних значень у 240-добовому віці курей ($198,0 \pm 21,05$ мкм). Показник довжини первинних лімфоїдних вузликів курей зростає до 120-добового віку ($291,67 \pm 4,54$ мкм), а у птиці старшого віку він зменшується і набуває мінімального значення у 3-річному віці ($153,97 \pm 14,69$ мкм). Найбільше значення показника ширини первинних лімфоїдних вузликів було зареєстровано у 60- і 150-добової птиці (відповідно $185,0 \pm 0,33$ і $185,0 \pm 2,88$ мкм), а найменше – у 3-річному віці ($80,65 \pm 10,11$ мкм). Діаметр округлих вторинних лімфоїдних вузликів збільшується до 60-добового віку курей ($275,0 \pm 26,62$ мкм). Довжина і ширина вторинних лімфоїдних вузликів нерівномірно збільшуються до 150-добового віку курей (відповідно $300 \pm 4,67$ і $195,0 \pm 3,04$ мкм), а у птиці старшого віку вони зменшуються і мінімальних значень набувають у 3-річній птиці (відповідно $175,97 \pm 10,11$ і $91,65 \pm 13,78$ мкм). Слід відмітити, що в курей віком 270 і 300 діб та 1 і 3 роки первинні лімфоїдні вузлики округлої форми не були виявлені.

Топографія лімфоїдної тканини та послідовність її диференціації на структурні рівні імунних утворень залозистої частини шлунка невакцинованих курей такі, як у вакцинованої птиці. Однак вторинні лімфоїдні вузлики залозистої частини шлунка виявляються у 20-добової птиці. Тобто морфофункціональна зрілість імунних утворень цієї частини шлунка невакцинованих курей настає на 5 діб пізніше, ніж у вакцинованих. Площа імунних утворень залозистої частини шлунка невакцинованої птиці зростає зі збільшенням їх віку, але вона займає значно меншу площу, ніж у вакцинованих курей. Форма і розміри лімфоїдних вузликів цієї частини шлунка у невакцинованих курей майже такі, як у вакцинованих.

Мікроструктура імунних утворень проміжної зони залозистої частини шлунка у постнатальному періоді онтогенезу курей. У вакцинованої птиці імунні утворення проміжної зони виявляються досить пізно – з 20-добового віку, що, на нашу думку, зумовлено наявністю слаборозвинутої кутикули, яка перешкоджає дії антигенів на слизову оболонку. Вони представлені локальними скупченнями дифузної лімфоїдної тканини. Імунні утворення проміжної зони шлунка курей розташовані у власній пластинці слизової оболонки між трубчастими залозами і рідше – у підслизовій основі. Лімфоїдні клітини цих скупчень інфільтрують поверхневий епітелій слизової оболонки і епітелій трубчастих залоз та їх проток. Найбільші скупчення цієї тканини містяться поблизу часточок глибоких залоз залозистої частини шлунка. Подібну гістотопографію імунних утворень проміжної зони шлунка диких птахів спостерігали В. Т. Хомич та С. І. Усенко (2012 – 2014).

У вакцинованої птиці віком 25 діб у проміжній зоні шлунка з'являються передвузлики. У 60-добовому віці дифузна лімфоїдна тканина реєструється й у

внутрішньому шарі м'язової оболонки, а з 90-добового віку курей виявляються первинні і вторинні лімфоїдні вузлики. Тобто у курей цього віку настає повна морфофункціональна зрілість імунних утворень цієї зони.

Лімфоїдні вузлики локалізовані переважно у глибоких ділянках власної пластинки слизової оболонки і своїми основами контактують з пучками гладких м'язових клітин м'язової пластинки, а вершинами і бічними поверхнями прилягають до трубчастих залоз. У курей віком 120–180 днів поодинокі скупчення дифузної лімфоїдної тканини виявляються також у підслизовій основі слизової оболонки, а у 180-добовому віці курей первинні та вторинні лімфоїдні вузлики (від 2 до 4) можуть формувати агрегати. Окремі з них прогинають м'язову пластинку. У курей віком 210 днів і старше найбільш значні скупчення дифузної лімфоїдної тканини реєструються поблизу залозистої частини шлунка, а лімфоїдні вузлики стають поодинокими і дрібними. Про наявність дифузної лімфоїдної тканини і лімфоїдних вузликів у проміжній зоні шлунка диких і свійських птахів повідомляли також інші дослідники (Харченко Л. П., Ковтун М. Ф. 2007; Усенко С. І., 2018). За даними С. І. Усенко (2014) у статевозрілої лиски (*Fulica atra*) вони виявляються ще й у м'язовій оболонці і підсерозній основі серозної оболонки.

Площа імунних утворень проміжної зони шлунка вакцинованих курей максимального значення набуває у 180-добовому віці ($21,04 \pm 0,56$ %). У курей віком 210 днів і старше вона зменшується і у птиці віком 2–3 роки становить близько 8 %. Зі збільшенням або зменшенням площі лімфоїдної тканини відповідно збільшується або зменшується площа інфільтрації лімфоїдними клітинами поверхневого епітелію і залоз проміжної зони шлунка.

Уміст складових лімфоїдної тканини у слизовій оболонці проміжної зони шлунка також змінюється зі збільшенням віку вакцинованих курей. Площа дифузної лімфоїдної тканини зменшується від 20-добового (100 %) до 180-добового віку ($55,94 \pm 0,82$ %), а у птиці старшого віку вона зростає та у 3-річних становить $69,73 \pm 1,46$ %. Уміст передвузликів збільшується від 25- до 60-добового віку курей (відповідно від $2,38 \pm 2,08$ до $9,03 \pm 0,87$ %). У курей старше 60 днів він дещо менший і коливається від $3,91 \pm 1,97$ до $7,62 \pm 0,93$ %. Уміст первинних і вторинних лімфоїдних вузликів зростає від 90- до 180-добового віку курей (відповідно від $6,65 \pm 0,73$ до $12,81 \pm 0,68$ % та від $9,04 \pm 1,88$ до $26,45 \pm 1,17$ %). У курей старше 180 днів відбувається зменшення їх вмісту. Між тим уміст первинних лімфоїдних вузликів зменшується до 270-добового віку курей і становить $10,53 \pm 0,65$ %, а у птиці старшого віку коливається в межах $10,65 \pm 1,48$ – $11,81 \pm 2,05$ %. Уміст вторинних лімфоїдних вузликів зменшується до 300 днів і складає $17,88 \pm 2,67$ %, у 1-річному віці курей він дещо більший ($18,40 \pm 1,45$ %), а у 2–3-річному знову зменшується до $12,92 \pm 0,95$ %.

Лімфоїдні вузлики слизової оболонки проміжної зони шлунка вакцинованих курей мають переважно округлу і рідше овальну форму. Слід відмітити, що в курей віком один і 3 роки первинні лімфоїдні вузлики овальної форми не були виявлені. Показники діаметру, довжини і ширини овальних

первинних лімфоїдних вузликів збільшуються до 150-добового віку (відповідно $272,65 \pm 7,59$ мкм, $286,40 \pm 6,24$ і $174,13 \pm 7,59$ мкм). У курей старше 150 діб вони зменшуються. Діаметр округлих набуває мінімальних значень у 3-річному віці ($119,14 \pm 13,02$ мкм), а довжина і ширина овальних – у 2-річному віці курей (відповідно $178,71 \pm 13,02$ і $105,39 \pm 6,51$ мкм). Показники діаметру округлих, довжини і ширини овальних вторинних лімфоїдних вузликів збільшуються до 180-добового віку птиці (відповідно $277,24 \pm 10,03$ мкм, $293,28 \pm 6,51$ та $178,71 \pm 6,51$ мкм). У курей старше 180 діб ці показники зменшуються і мінімальних значень набувають у 3-річному віці курей (відповідно $114,56 \pm 11,39$ мкм, $181,00 \pm 7,59$ та $100,81 \pm 10,85$ мкм).

У проміжній зоні шлунка імунні утворення невакцинованих курей за своєю топографією і будовою не відрізняються від таких цієї зони вакцинованих курей віком 30 діб.

Мікроструктура імунних утворень м'язової і пілоричної частин шлунка у постнатальному періоді онтогенезу курей. Результати наших досліджень підтверджують дані дослідників N. Arai et al. (1987) та С. І. Усенко (2018), що у птахів імунні утворення в м'язовій і пілоричній частинах шлунка розташовані переважно у власній пластинці слизової оболонки між трубчастими залозами та під ними. За нашими даними, у курей обох досліджених груп вони розвинені слабо і починають виявлятися з 20-добового віку. Імунні утворення представлені лише незначними скупченнями дифузної лімфоїдної тканини, площа якої із віком курей дещо збільшується, однак не перевищує 2,0 %. У ній не виявляються передвузлики, первинні та вторинні лімфоїдні вузлики. Тобто імунні утворення м'язової і пілоричної частин шлунка не досягають морфофункціональної зрілості. Це, на нашу думку, зумовлено особливостями будови їх слизової оболонки. В останній містяться залози, які продукують секрет зі значним умістом кератиноподібних речовин. На поверхні слизової оболонки секрет застигає і формує міцну кутикулу, яка захищає стінку цих частин шлунка від дії антигенів, про що також повідомляли В. Т. Хомич, С. І. Усенко (2013, 2014).

Однак у 33 % досліджених курей віком 180 діб у м'язовій і пілоричній частинах шлунка були виявлені поодинокі первинні і вторинні лімфоїдні вузлики округлої і овальної форм у м'язовій і серозній оболонках. На нашу думку, це зумовлено індивідуальними особливостями і значним впливом антигенів на організм птиці. Про наявність поодиноких лімфоїдних вузликів у м'язовій частині шлунка гуски (Бобылев А. К., Урюпина Г. М., 1969; Усенко С. І., 2018) і його пілоричній частині птахів окремих видів повідомляли також інші дослідники (Nagy N., Olah I., 2007; Харченко Л. П., Ликова І. О., 2013; Хомич В. Т., Усенко С. І., 2013, 2014). За повідомленнями О. В. Бирки (2012) і Т. А. Мазуркевич (2014, 2017) лімфоїдна тканина кишечника, дивертикула Меккеля і сліпокишкових дивертикулів качок і гусей розташована також не тільки у слизовій оболонці, а й у м'язовій. У зв'язку з цим, на нашу думку, виникла необхідність лімфоїдну тканину трубчастих органів травлення

птахів за розміщенням класифікувати на лімфоїдну тканину слизової, м'язової і серозної оболонки.

Макро- та мікроструктура стравоходу і його імунних утворень у свійських курей (невстановлених порід та кросів) віком 4 і 7 років. У свійської птиці віком 4 і 7 років макроскопічно стравохідний мигдалик помітний у вигляді тонкої смужки світло-рожевого кольору. Його горбистість і складчастість слизової оболонки ділянки розташування слабо виражені. Макроскопічні морфометричні показники стравоходу та шлунка свійської птиці віком 4 роки дещо більші за такі ж у курей віком 7 років.

У досліджених птахів стравохідний мигдалик, імунні утворення стравоходу, залозистих частин вола і шлунка, його проміжної зони, а також пілоричної частини шлунка курей 4-річного віку є морфофункціонально зрілими. Вони розташовані у власній пластинці та підслизовій основі слизової оболонки, а в пілоричній частині шлунка курей віком 4 роки і каудальній частині стравоходу птиці 7-річного віку вторинні лімфоїдні вузлики виявляються ще й у внутрішньому шарі м'язової оболонки. У беззалозистій частині вола і м'язовій частині шлунка курей віком 4 і 7 років, а також у проміжній зоні залозистої частини шлунка та його пілоричній частині у птиці 7-річного віку імунні утворення представлені лише дифузною лімфоїдною тканиною. У птиці 4 і 7 років гістотопографія імунних утворень окремих частин стравоходу та шлунка подібна до таких вакцинованих курей, що були описані вище. Разом з тим показники їх площі та розміри лімфоїдних вузликів значно менші. Особливістю будови ділянки стравохідного мигдалика 4- і 7-річних птахів є добре розвинута сполучнотканинна строма, яка впинається у скупчення лімфоїдної тканини та ділить їх на острівці. Лімфоїдні вузлики в цих скупченнях розташовані поодинокі або невеликими групами. У 7-річному віці курей вивідні протоки стравохідних залоз значно розширені. У залозистій частині шлунка дифузна лімфоїдна тканина і поодинокі лімфоїдні вузлики виявляються у власній пластинці слизової оболонки і на периферії часточок глибоких залоз поблизу м'язової пластинки, а в глибше розташованих часточках вони відсутні. Тобто, результати наших досліджень імунних утворень стравоходу і шлунка курей віком 4 і 7 років свідчать про їх інволюцію, що особливо чітко виражено у стравохідному мигдалику. У ньому відбувається заміщення лімфоїдної тканини волокнистою сполучною тканиною.

Клітинний склад стравохідного мигдалика курей у постнатальному періоді онтогенезу. На препаратах-відбитках ділянки стравохідного мигдалика вакцинованих курей у віковому аспекті, а також птиці віком 4 та 7 років і на електронограмах цієї ділянки курей віком 180 діб нами виявлені імунобласти, великі, середні та малі лімфоцити, проплазматичні та плазматичні клітини (проплазмоцити і плазмоцити), моноцити, макрофаги, ретикулоцити, гетерофіли (псевдоеозинофіли), фібробласти і М-клітини (рис. 6). Про наявність клітин цих видів у ділянці стравохідного мигдалика птахів повідомляли також інші дослідники (Крок Г. С., Мусиенко Н. А., 1976; Петушинова Н. В., 1984–

1985; Nagy N. et al., 2005; Kum S. et al., 2006). Уміст названих популяцій клітин неоднаковий. Серед клітин вміст ретикулоцитів підрахувати неможливо, а фібробласти, гранулоцити і М-клітини трапляються у препаратах-відбитках у незначній кількості, яка не піддається статистичній обробці.

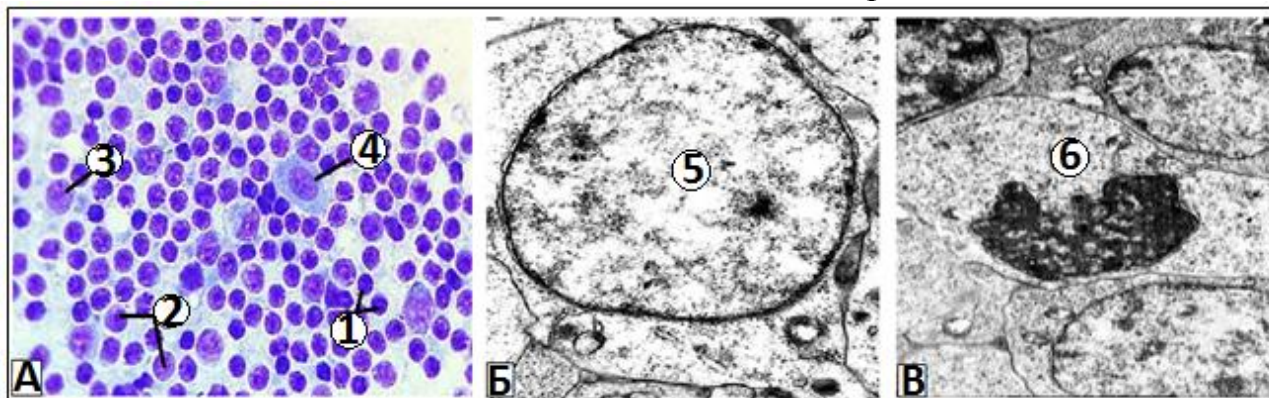


Рис. 6 Клітини ділянки стравохідного мигдалика курей віком 15 (А) і 180 (Б, В) діб: 1 – малі лімфоцити; 2 – середні лімфоцити; 3 – великий лімфоцит; 4 – фібробласт; 5 – лімфобласт; 6 – моноцит. А. Препарат-відбиток. Фарбування за Райтом, $\times 1000$. Б, В. Електронोगрама, $\times 10000$

Серед клітин найбільше лімфоцитів. Їх уміст нерівномірно збільшується від добового ($89,99 \pm 0,73$ %) до 60-добового ($93,04 \pm 0,64$ %) віку. Найбільш інтенсивно вміст лімфоцитів зростає у курей віком від 10 до 15 діб (на 1,52 %). У птиці 90-180-добового віку їх уміст залишається практично однаковим (92 %). У птиці старшого віку уміст лімфоцитів нерівномірно зменшується і у 7-річному віці складає $87,81 \pm 0,71$ %. Лімфоцити представлені переважно малими і середніми формами, причому у курей усіх вікових груп малих значно більше, ніж середніх. Уміст великих лімфоцитів найменший.

Імунобласти є клітинами п'ятого класу лімфоцитопоезу (Вершигора А. Е., 1990; Davison F. et al., 2008). Певних закономірностей збільшення або зменшення цих клітин у віковому аспекті ми не виявили. Найбільший уміст імунобластів був зареєстрований у курей добового ($9,19 \pm 0,76$ %), а найменший – у 180-добового віку ($4,42 \pm 0,33$ %).

Як відомо, плазмоцити є ефекторними клітинами В-лімфоцитів (Davison F. et al., 2008). Вони, а також їх попередники (проплазмоцити) виявляються на препаратах-відбитках у невеликій кількості, починаючи із 15-добового віку курей ($0,45 \pm 0,18$ %). Із збільшенням віку курей уміст цих клітин зростає і максимального значення набуває у 7-річних ($2,97 \pm 0,52$ %). За цей період уміст проплазмоцитів і плазмоцитів збільшується майже у 6,6 разів. На препаратах-відбитках уміст моноцитів і макрофагів незначний. Він нерівномірно зростає зі збільшенням віку курей від $0,82 \pm 0,23$ % (у добових) до $3,99 \pm 0,65$ % (у 7-річних). За цей період уміст таких клітин збільшується майже у 3,9 рази.

Імуногістохімічна характеристика субпопуляцій лімфоцитів стравохідного мигдалика курей віком 25, 180 і 300 діб. До цього часу залишається нез'ясованим питання, де відбувається утворення Т- і В-

лімфоцитів після значної інволюції тимуса і повної редукції клоакальної сумки, адже уміст лімфоцитів у периферичній крові залишається майже незмінним. Ряд дослідників припускають, що ці клітини можуть утворюватися в імунних утвореннях трубчастих органів травлення або в червоному кістковому мозку (Бернет Ф., 1971; Ройт А., 1991; Масляно Р. П., 1999).

Результати наших досліджень показують, що у стравохідному мигдалику курей реакція клітин на маркер $CD34^+$ є негативною, що свідчить про відсутність у цій структурі стовбурових клітин крові і відповідно утворення Т- і В-лімфоцитів. У ньому тільки відбувається остаточна диференціація лімфоцитів у ефektorні клітини. Із них виражені лімфоцити з маркерами $CD4^+$, $CD8^+$ і $CD20^+$ (рис. 7).

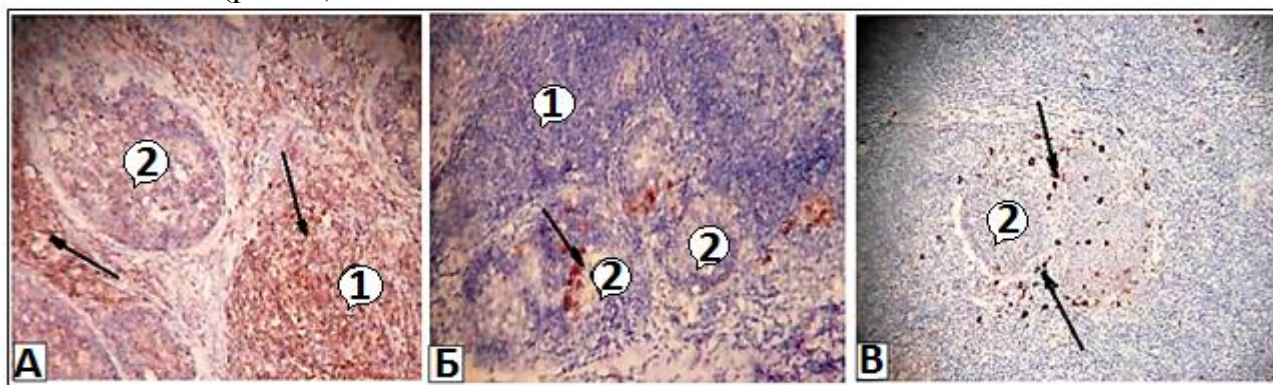


Рис. 7 Розміщення лімфоцитів з маркерами $CD20^+$ (А), $CD8^+$ (Б) і $CD4^+$ (В) (показані стрілками) у ділянці стравохідного мигдалика вакцинованих курей 180- (А, Б) і 300-добового (В) віку. 1 – дифузна лімфоїдна тканина; 2 – лімфоїдні вузлики. Гістопрепарати із застосуванням моноклональних антитіл. Дофарбовування гематоксиліном Майєра, $\times 200$

Серед названих маркерів найбільше $CD20^+$ -лімфоцитів. Вони розташовані дифузно у власній пластинці та підслизовій основі слизової оболонки під епітелієм, навколо стравохідних залоз та їх вивідних проток, кровоносних судин та в лімфоїдних вузликах. Уміст $CD20^+$ лімфоцитів у дифузній лімфоїдній тканині і вторинних лімфоїдних вузликах найбільший у птиці віком 180 діб (відповідно $168,62 \pm 1,77$ і $146,42 \pm 2,46$). Значний уміст $CD20^+$ -лімфоцитів у сліпокишкових мигдаликах курей за вакцинації та інфекційного бронхіту спостерігали С. В. Гуральська і Л. П. Горальський (2017). $CD4^+$ -лімфоцити містяться локально поблизу стравохідних залоз, між ними, в епітелії їх вивідних проток, у нижніх шарах поверхневого епітелію, поблизу лімфоїдних вузликів і в них самих. В останніх вони розташовані ланцюжком на периферії і поодинокі в центрі. $CD8^+$ -лімфоцити реєструються поодинокі в дифузній лімфоїдній тканині між вузликами, а в окремих сформованих лімфоїдних вузликах (на одному з полюсів) утворюють скупчення клітин у вигляді півмісяця. Уміст лімфоцитів, які експресують маркери $CD4^+$ і $CD8^+$ у дифузній лімфоїдній тканині, найбільший у птиці віком 300 діб (відповідно $38,92 \pm 2,06$ та $18,72 \pm 0,82$), а у вторинних лімфоїдних вузликах – у 180-добовому віці (відповідно $22,35 \pm 1,38$ та $11,48 \pm 0,66$).

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі на підставі морфологічних досліджень наведено результати комплексного дослідження морфогенезу стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей кросу Шевер 579 із застосуванням сучасних макроскопічних, мікроскопічних, субмікроскопічних, цитологічних, імуногістохімічних та статистичних методів.

1. Диференціація передньої кишки на стравохід і шлунок починається у передплодів курей на 8 добу і ці органи добре виражені макроскопічно з 9 доби інкубації. Вола стає помітним на 10 добу інкубації. Поділ шлунка на залозисту, м'язову і пілоричну частини починається з 9 доби інкубації.

2. Формування шарів слизової і м'язової оболонок стінки стравоходу і шлунка курей, які властиві дорослій птиці, відбувається асинхронно і починається у передплодів 8 доби і закінчується у плодів 20 доби інкубації. Першими у слизовій оболонці формуються епітелій, власна пластинка і підслизова основа, а в м'язовій оболонці – один шар поздовжньо розташованих гладких м'язових клітин. На 10 добу м'язова оболонка стравоходу і шлунка стає двошаровою, на 15 добу інкубації (за винятком м'язової і пілоричної частин шлунка) у слизовій оболонці з'являється м'язова пластинка. Перед закінченням інкубації м'язова оболонка стравоходу і шлунка плодів курей стає тришаровою.

3. Розвиток залоз слизової оболонки стравоходу, вола і шлунка відбувається асинхронно. З 8–9 доби інкубації починається формування поверхневих залоз шлунка і глибоких залоз його залозистої частини, а з 15 доби – формуються залози стравоходу і залозистої частини вола. Розвиток залоз відбувається шляхом локального впинання поверхневого епітелію у товщу власної пластинки (залози стравоходу, вола і поверхневі залози шлунка) і підслизову основу (глибокі залози залозистої частини шлунка) слизової оболонки. Водночас відбувається десквамація центрального шару епітелію впинань, внаслідок чого утворюються протоки і секреторні відділи залоз. Секрет у них добре виражений у 20-добових плодів.

4. У стінці стравоходу, вола і шлунка плодів курей 20 доби інкубації реєструються усі її структурні складові (оболонки та їх шари), які властиві дорослій птиці. Площа, яку вони займають у плодів цього віку, неоднакова. У краніальній та каудальній частинах стравоходу і залозистій та беззалозистій частинах вола найбільшу площу займає слизова (відповідно $52,74 \pm 0,91$ і $50,95 \pm 0,48$ та $49,74 \pm 0,39$ і $48,63 \pm 0,63$ %) і дещо меншу – м'язова (відповідно $42,58 \pm 0,77$ і $44,36 \pm 0,90$ та $44,33 \pm 0,62$ і $45,79 \pm 0,58$ %), у залозистій частині шлунка і її проміжній зоні – слизова оболонка (відповідно $79,22 \pm 0,75$ і $58,43 \pm 0,17$ %), а в м'язовій його частині – м'язова оболонка ($79,89 \pm 0,65$ %). Адвентиційна (серозна) оболонка стравоходу, вола і шлунка займає найменшу площу ($4,68 \pm 0,66$ – у краніальній і $4,69 \pm 0,78$ % – у каудальній частинах стравоходу, $5,93 \pm 0,37$ – у залозистій і $5,58 \pm 0,53$ % – беззалозистій частинах вола, $3,45 \pm 0,72$ – у залозистій частині шлунка і $5,66 \pm 0,59$ в її проміжній зоні та $3,83 \pm 0,42$ % – у м'язовій частині шлунка).

5. Ріст стравоходу і шлунка курей за останні 11 діб інкубації відбувається з неоднаковою інтенсивністю. Абсолютна маса стравоходу збільшується у 8 разів, його довжина – у 4,8, абсолютна маса шлунка – у 7,2, а його довжина – у 3,07 рази. У 20-добових плодів ці показники складають відповідно $0,24 \pm 0,02$ г, $43,25 \pm 0,52$ мм, $2,10 \pm 0,06$ г і $29,54 \pm 0,92$ мм. Серед частин шлунка найбільш інтенсивно відбувається ріст м'язової з пілоричною – у 8,7 (абсолютна маса) і у 3,27 разів (довжина).

6. Ріст стравоходу, вола і шлунка курей у постнатальному періоді онтогенезу відбувається асинхронно. Найбільш інтенсивно він відбувається у перші періоди життя птиці, особливо в ростовий (30–69 діб) і період розвитку (70–119 діб). Його максимальні показники для шлунка – абсолютна маса ($57,65 \pm 0,71$ г) і довжина ($97,13 \pm 1,27$ мм) зареєстровані відповідно у 240- і 180-добовому віці, а стравоходу (абсолютна маса – $18,30 \pm 0,66$ г, довжина – $206,80 \pm 2,91$ мм) і вола (довжина – $48,40 \pm 0,80$ мм) – у 300-добовому. У курей старших вікових груп показники росту цих органів суттєво не змінюються.

7. Морфогенез частин стравоходу, вола і шлунка у постнатальному періоді онтогенезу проявляється змінами морфометричних показників товщини стінки і площі оболонок, які вони займають. До 180-добового віку збільшується товщина м'язової частини шлунка ($2,16 \pm 0,09$ см – у ділянці бічних стінок і сліпих мішків – $4997,98 \pm 47,93$ мкм), до 240-добового – залозистої частини шлунка (відповідно $4223,23 \pm 189,25$ – між складками, $5561,32 \pm 45,01$ мкм – у ділянці складок слизової оболонки) та її проміжної зони ($2379,23 \pm 67,06$ мкм), а до 300-добового віку курей – стравоходу (краніальна частина – між складками $1360,08 \pm 30,31$ і в ділянці складок $2492,88 \pm 41,34$ та відповідно $1374,75 \pm 27,56$ і $2496,54 \pm 52,36$ мкм – каудальна частина) і вола (залозиста частина – між складками $1349,08 \pm 45,01$ та у ділянці складок $2485,54 \pm 51,44$ мкм та відповідно $1378,41 \pm 7,34$ і $2489,21 \pm 49,60$ мкм – беззалозиста частина). У курей старшого віку цей показник суттєво не змінюється.

8. У постнатальному періоді онтогенезу площа слизової оболонки краніальної і каудальної частин стравоходу, залозистої і беззалозистої частин вола, залозистої частини шлунка та її проміжної зони збільшується до 180-добового віку курей (відповідно $54,10 \pm 0,81$, $54,91 \pm 0,74$, $53,84 \pm 0,60$, $53,66 \pm 0,74$, $82,14 \pm 0,56$, $62,94 \pm 0,92$ %), а м'язової і адвентиційної (серозної) оболонок зменшується (відповідно $42,17 \pm 0,89$ і $3,73 \pm 0,38$ – краніальна та $42,73 \pm 0,92$ і $2,36 \pm 0,35$ % – каудальна частина стравоходу, $43,28 \pm 0,85$ і $2,88 \pm 0,36$ – залозиста та $43,45 \pm 0,82$ і $2,89 \pm 0,37$ % – беззалозиста частина вола, $15,54 \pm 0,65$ і $2,32 \pm 0,33$ % – залозиста частина шлунка та $34,60 \pm 0,80$ і $2,46 \pm 0,38$ % – її проміжна зона). У м'язовій частині шлунка до 180 доби зростає площа м'язової оболонки ($82,81 \pm 0,49$ %), тоді як слизової і серозної зменшується (відповідно $14,89 \pm 0,37$ і $2,30 \pm 0,53$ %). У птиці старшого віку площа оболонок стравоходу і шлунка залишається практично без змін.

9. У поверхневому епітелії ділянки стравохідного мигдалика, крім епітеліоцитів, знаходяться лімфоцити, імунобласти, клітини Лангерганса, проплазматичні і плазматичні клітини та М-клітини. Останні реєструються

також в епітелії залозистої частини шлунка. У власній пластинці слизової оболонки цієї частини шлунка до складу поверхневих залоз входять епітеліоцити, мукоцити і секреторні клітини, що лежать на базальній мембрані. Окрім клітин поверхневих залоз, реєструються кровоносні капіляри, колагенові волокна, клітини фібробластичного і лімфоїдного рядів та клітинний детрит.

10. Макроскопічно стравохідний мигдалик у вакцинованих курей виявляється з 10-добового, а в невакцинованих – з 15-добового віку. Його колір і рельєф змінюються зі збільшенням віку птиці. Максимальні показники довжини ($27,83 \pm 0,87$ мм) і ширини ($6,63 \pm 0,51$ мм) стравохідного мигдалика властиві курям віком 120 діб, у птиці старшого віку вони зменшуються.

11. Розвиток імунних утворень у стінках стравоходу, вола і частинах шлунка в онтогенезі курей відбувається асинхронно. Стравохідний мигдалик вперше виявляється у 20-добових плодів, а імунні утворення залозистої частини шлунка – у добової птиці, проміжної зони та м'язової і пілоричної частин шлунка – в 20-добової, а стравоходу та вола – у 25-добової.

12. Імунні утворення стравоходу, вола і шлунка курей представлені лімфоїдною тканиною, яка переважно розміщена в їх слизовій оболонці, а в стінці шлунка вона трапляється ще й у м'язовій і серозній оболонках. У зв'язку з цим пропонується за місцем розташування цієї тканини в трубчастих органах травлення виділяти лімфоїдну тканину не тільки слизової оболонки, а й м'язової і серозної оболонок.

13. Площа лімфоїдної тканини імунних утворень стравоходу і шлунка курей змінюється із віком птиці. Максимальні її значення зареєстровані у стравохідному мигдалику ($54,57 \pm 0,04$ %) птиці віком 60 діб, залозистій частині шлунка ($18,38 \pm 0,08$ %) – 120 діб, у волі ($3,90 \pm 0,69$ – беззалозиста частина і $5,82 \pm 0,61$ % – залозиста частина) – 150 діб, а у стравоході ($5,81 \pm 0,31$ – краніальна частина і $6,33 \pm 0,61$ % – каудальна частина) і проміжній зоні залозистої частини шлунка ($21,04 \pm 0,56$ %) – у 180-добовому віці курей. У птиці старшого віку площа лімфоїдної тканини у названих органах та їх частинах зменшується, що є проявом її інволюції. У м'язовій і пілоричній частинах шлунка лімфоїдна тканина імунних утворень розвинута слабо, а у птиці віком 180 діб і старше її вміст не перевищує 2 %.

14. Лімфоїдна тканина імунних утворень стравоходу і шлунка курей на початку їх виявлення представлена тільки дифузною формою, яка є єдиною у м'язовій і пілоричній частинах шлунка птиці старшого віку. У дифузній лімфоїдній тканині стравохідного мигдалика та імунних утворень стравоходу, вола, залозистої частини шлунка з її проміжною зоною зі збільшенням віку курей у ній послідовно виникають передвузлики, первинні та вторинні лімфоїдні вузлики. Повна морфофункціональна зрілість стравохідного мигдалика та імунних утворень залозистої частини шлунка настає у курей віком 15 діб, вола – 25 діб, стравоходу – 60 діб, проміжної зони залозистої частини шлунка – у 90 діб.

15. Вакцинація курей у добовому віці проти хвороби Марека та інфекційного бронхіту стимулює розвиток лімфоїдної тканини імунних

утворень стравоходу, вола, стравохідного мигдалика і залозистої частини шлунка і прискорює їх морфофункціональну зрілість на 5 діб.

16. У складі клітин стравохідного мигдалика курей є лімфоцити, імунобласти, проплазматичні та плазматичні клітини, моноцити, макрофаги, ретикулоцити, гетерофіли, фібробласти і М-клітини. Уміст названих популяцій клітин неоднаковий. Серед них найбільше лімфоцитів. Уміст інших клітин незначний. Лімфоцити представлені переважно малими і середніми формами, причому малих значно більше, ніж середніх. Уміст великих лімфоцитів найменший.

17. У стравохідному мигдалику курей відсутні стовбурові клітини крові (CD34⁺). У зв'язку з цим він не може виконувати кровотворну функцію. У ньому тільки відбувається остаточна диференціація лімфоцитів у ефекторні клітини. Із них виражені лімфоцити з маркерами CD4⁺, CD8⁺ і CD20⁺. Серед названих маркерів переважають CD20⁺-лімфоцити, вміст яких у дифузній лімфоїдній тканині і вторинних лімфоїдних вузликах найбільший у курей віком 180 діб (відповідно $168,62 \pm 1,77$ і $146,42 \pm 2,46$). Уміст CD4⁺ і CD8⁺-лімфоцитів у дифузній лімфоїдній тканині найбільший у птиці віком 300 діб (відповідно $38,92 \pm 2,06$ і $18,72 \pm 0,82$), а у вторинних ЛВ – у 180-добовому віці (відповідно $22,35 \pm 1,38$ і $11,48 \pm 0,66$).

ПРОПОЗИЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

1. Одержані дані про морфогенез стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей рекомендується використовувати у науковій роботі морфологам, фізіологам та імунологам, які досліджують органи апарату травлення ссавців і птахів та спеціалістам-птахівникам, які займаються розведенням, використанням і вирощуванням курей.

2. Дані про особливості макро- і мікроструктури стравоходу та шлунка і їх імунних утворень в онтогенезі курей пропонується використовувати у навчальній роботі при вивченні цитології, гістології, ембріології, імунології та фізіології.

3. За даними розвитку і будови імунних утворень стравоходу та шлунка і встановлення строків їх морфофункціональної зрілості фахівця ветеринарної медицини пропонується проводити ревакцинацію курей проти інфекційного бронхіту у 15-добовому віці.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях України:

1. Хомич В. Т., Дишлюк Н. В. Вплив вакцинації на розвиток імунних утворень стінки вола курей кросу Шевер 579 на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу. Вісник Білоцерківського державного аграрного університету. 2009. Вип. 60. Ч. 2. С. 133–135. *(Здобувачем проведено гістологічні дослідження вола курей і підготовлено матеріали для статті).*

2. Дишлюк Н. В. Мікроструктура проміжної зони шлунка та розвиток її імунних утворень на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу вакцинованих курей. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2011. Т. 13. № 4 (50). Ч. 2. С. 73–76.

3. Дишлюк Н. В. Мікроструктура стравоходу та його імунних утворень у курей віком 1, 2 і 3 роки. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2011. Т. 13. № 2 (48). Ч. 1. С. 63–66.

4. Дишлюк Н. В. Особливості будови стравохідного мигдалика курей віком 1, 2 і 3 роки. Наукові праці Південного філіалу Національного університету біоресурсів і природокористування України «Кримський агротехнологічний університет». Серія: Ветеринарні науки. 2011. Вип. 139. С. 49–53.

5. Дишлюк Н. В. Морфофункціональні особливості імунних утворень стінки вола курей віком від 180 до 300 діб. Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Серія: Ветеринарні науки. 2011. Т. 1. Вип. 23. Ч. 2. С. 41–45.

6. Дишлюк Н. В. Особливості будови імунних утворень стравоходу і шлунка курей віком 7 років. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2012. Т. 14. № 3 (53). Ч. 2. С. 73–77.

7. Дишлюк Н. В. Особливості топографії та будови імунних утворень залозистої частини шлунка у курей віком 1, 2 і 3 роки. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2012. Т. 14. № 2 (52). Ч. 1. С. 97–101.

8. Дишлюк Н. В. Особливості структурно-функціональної організації імунних утворень вола курей віком 1, 2 і 3 роки. Наукові праці Південного філіалу Національного університету біоресурсів і природокористування України «Кримський агротехнологічний університет». Серія: Ветеринарні науки. 2012. Вип. 142. С. 37–41.

9. Хомич В.Т., **Дишлюк Н. В.**, Мазуркевич Т. А., Усенко С. І. Показники росту залозистої і м'язової частин шлунка курей кросу Шевер 579 в постнатальному періоді онтогенезу. Наукові праці Південного філіалу Національного університету біоресурсів і природокористування України «Кримський агротехнологічний університет». Серія: Ветеринарні науки. 2012. Вип. 148. С. 440–445. *(Здобувачем проведено морфометричні дослідження шлунка курей і підготовлено матеріали для статті).*

10. Дишлюк Н. В. Морфометричні показники росту стравоходу і шлунка курей у пренатальному періоді онтогенезу. Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. 2012. Вип. 172. Ч. 1. С. 46–50.

11. Дишлюк Н. В. Особливості будови імунних утворень стравоходу і шлунка курей віком 4 роки. Науковий вісник Львівського національного

університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2013. Т. 15. № 1 (55). Ч. 1. С. 308–313.

12. Дишлюк Н. В. Особливості будови проміжної зони шлунка та її імунних утворень курей віком 1, 2 і 3 роки. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2013. Т. 15. № 3 (57). Ч. 2. С. 78–81.

13. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.**, Мазуркевич Т. А., Усенко С. І. Ріст стравоходу і вола курей кросу Шевер 579 у постнатальному періоді онтогенезу. Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Серія: Ветеринарні науки. 2013. Вип. 26. Ч. 2. С. 37–33. *(Здобувач провела дослідження росту стравоходу і вола курей та статистичне опрацювання одержаних результатів)*.

14. Дишлюк Н. В. Мікроструктура стравоходу та розвиток його імунних утворень на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу курей. Вісник Житомирського національного агроєкологічного університету. 2014. № 2 (46). Т. 5. С. 211–216.

15. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Мікроструктура стінки стравоходу курей та формування в ній лімфоїдної тканини у пренатальному періоді онтогенезу Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Серія: Ветеринарні науки. 2014. Вип. 29. Ч. 2. С. 37–41. *(Здобувачем проведено гістологічні дослідження стравоходу передплодів і плодів курей, статистичне опрацювання результатів і підготовлено матеріали для статті)*.

16. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Морфогенез залозистої частини шлунка та її морфометричні показники у пренатальному періоді онтогенезу курей. Наукові праці Південного філіалу Національного університету біоресурсів і природокористування України «Кримський агротехнологічний університет». Серія: Ветеринарні науки. 2014. Вип. 160. С. 237–241. *(Здобувачем виконано гістологічні дослідження залозистої частини шлунка передплодів і плодів курей, статистичне опрацювання результатів і підготовлено матеріали для статті)*.

17. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Субмікроскопічна будова клітин поверхневого епітелію стравохідного мигдалика курей. Науково-технічний бюлетень НДЦ біобезпеки та екологічного контролю ресурсів АПК. 2014. Т. 2. № 3. С. 33–38. url: <http://biosafety-center.com/wp-content/uploads/2015/03/Хомич-Дишлюк.pdf> *(Здобувачем виконано електронно-мікроскопічні дослідження поверхневого епітелію ділянки стравохідного мигдалика курей і підготовлено матеріали для статті)*.

18. Дишлюк Н. В. Субмікроскопічна будова клітин поверхневого епітелію слизової оболонки залозистої частини шлунка курей. Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини. Серія: Ветеринарні науки. 2015. Вип. 30. Ч. 2. С. 399–402.

Статті у наукових фахових виданнях України, включених до міжнародних наукометричних баз даних:

19. Дишлюк Н. В. Особливості топографії і будови імунних утворень проміжної зони залозистої частини шлунка курей віком від 120 до 300 діб.

Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. 2013. Вип. 188. Ч. 1. С. 138–142.

20. Дишлюк Н. В. Морфологія проміжної зони залозистої частини шлунка курей у пренатальному періоді онтогенезу. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2014. Т. 16. № 2 (59). Ч. 2. С. 101–105.

21. Дишлюк Н. В. Морфогенез м'язової частини шлунка курей у пренатальному періоді онтогенезу. Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. 2015. Т. 17. № 1 (61). Ч. 2. С. 29–34.

22. Дишлюк Н. В. Мікроструктура стінки вола та його морфометричні показники у пренатальному періоді онтогенезу курей. Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Ветеринарна медицина. 2015. Вип. 7 (37). С. 47–51.

23. Дишлюк Н. В. Особливості топографії та будови імунних утворень стравоходу курей віком 90, 120 і 150 діб. Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. 2016. Вип. 237. С. 178–184.

24. Дишлюк Н. В. Морфофункціональні особливості імунних утворень стравоходу курей віком 210, 240 і 270 діб. Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. 2017. Вип. 265. С. 100–105.

25. Дишлюк Н. В. Макроструктура стравохідного мигдалика вакцинованих курей. Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Ветеринарна медицина, якість і безпека продукції тваринництва. 2018. Вип. 293. С. 52–57.

Статті у науковому виданні іншої держави:

26. Хомич В. Т., **Дышлюк Н. В.** Влияние вакцинации на развитие пищеводной миндалины и иммунных структур железистой части желудка цыплят в возрасте от 5 до 20 суток. Учёные записки Витебской государственной академии ветеринарной медицины. 2011. Т. 47. Вып. 1. Ч. 1. С. 313–316. *(Здобувачем виконано гістологічні дослідження стравохідного мигдалика і залозистої частини шлунка курчат, статистичне опрацювання результатів і підготовлено матеріали для статті).*

27. Хомич В. Т., **Дышлюк Н. В.** Состав и субмикроскопическое строение клеток лимфоидной ткани пищеводной миндалины кур. Учёные записки Витебской государственной академии ветеринарной медицины. 2014. Т. 50. Вып. 2. Ч. 1. С. 240–242. *(Здобувачем виконано електронно-мікроскопічні дослідження лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика курей і підготовлено матеріали для статті).*

28. Дышлюк Н. В. Особенности субмикроскопического строения собственной пластинки слизистой оболочки железистой части желудка кур.

Учёные записки Витебской государственной академии ветеринарной медицины. 2017. Т. 53. Вып. 3. С. 30–34.

Патенти на корисну модель:

29. Хомич В. Т., Усенко С. І., Мазуркевич Т. А., **Дишлюк Н. В.**, Стегней Ж. Г. Патент України на корисну модель № 92763 МПК: G01N 33/00. Спосіб імпрегнації парафінових гістозрізів азотнокислим сріблом. Заявник і патентовласник Національний університет біоресурсів і природокористування України. № u201308503; заявлено 08.07.2013; опубліковано 10.09.2014; Бюл. № 17. *(Здобувачем взято участь у дослідженнях, розробці принципу корисної моделі і участь у підготовці матеріалів до патентування).*

30. Хомич В. Т., Усенко С. І., Мазуркевич Т. А., **Дишлюк Н. В.**, Стегней Ж. Г. Патент України на корисну модель № 125244 МПК: G01N 1/28. Модифікований спосіб заливки м'язової тканини в парафін. Заявник і патентовласник Національний університет біоресурсів і природокористування України. № u 201707724; заявлено 21.07.2017; опубліковано 10.05.2018; Бюл. № 9. *(Здобувачем взято участь у дослідженнях, розробці принципу корисної моделі і участь у підготовці матеріалів до патентування).*

Науково-методичні рекомендації

31. Хомич В. Т., Ложкіна О. В., **Дишлюк Н. В.**, Мазуркевич Т. А., Усенко С. І. До встановлення оптимальних строків щеплення курчат і каченят проти інфекційних хвороб (За даними морфологічних досліджень): [науково-методичні рекомендації]. 2013. 12 с. *(Затверджено науково-методичною радою Державної ветеринарної та фітосанітарної служби України, протокол №1 від 21 грудня 2012 року. Здобувачем відібрано матеріал, проведено макро- і мікроскопічні дослідження стравохідного мигдалика і залозистої частини шлунка не вакцинованих курчат).*

Тези наукових доповідей:

32. Хомич В. Т., Усенко С. І., Мазуркевич Т. А., **Дишлюк Н. В.** Ріст стравоходу, вола і шлунка курей на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу. Матеріали конференції науково-педагогічних працівників, наукових співробітників та аспірантів ННІ ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва, м. Київ, 16–17 березня 2007 року: тези доповіді. К., 2007. С. 131–132. *(Здобувачем взято участь у морфометричних дослідженнях стравоходу, вола і шлунка курей, узагальненні отриманих результатів і підготовлено матеріали для публікації).*

33. Khomych V., Kalynovska I., **Dyshlyuk N.**, Mazurkevych T. Vaccination effect on the development of chicken esophageal and cecal tonsils . XXVIIth Congress of the European association of Veterinary anatomists. Budapest. 23–26 July, 2008 year. Abstracts of the report. Budapest, 2008. P. 111–112. *(Здобувачем взято участь у морфологічних дослідженнях стравохідного мигдалика курчат, узагальненні отриманих результатів і підготовлено матеріали для публікації).*

34. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Вплив вакцинації на розвиток лімфоїдної тканини імунних утворень залозистого відділу шлунка курей на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу. Матеріали конференції науково-педагогічних працівників, наукових співробітників та аспірантів ННІ ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва, м. Київ, 10–11 березня 2010 року: тези доповіді. К., 2010. С. 64–65. *(Здобувачем взято участь у морфологічних дослідженнях залозистої частини шлунка курей, узагальненні отриманих результатів і підготовлено матеріали для публікації).*

35. Дишлюк Н. В. Морфофункціональні особливості стравохідного мигдалика курей на ранніх етапах постнатального періоду онтогенезу. Український морфологічний альманах (науково-практичний журнал). Луганськ, 2010. Т 8, № 2. С. 242.

36. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Розвиток імунних утворень стінки вола курей. Актуальні проблеми морфології присвяченої 70-річчю заслуженого діяча науки і техніки України, професора Я. І. Федонюка: матеріали науково-практичної конференції, м. Тернопіль, 2010 рік: тези доповіді. Тернопіль, 2010. С. 164. *(Здобувачем проведено мікроскопічні дослідження і аналіз розвитку імунних утворень стінки вола курей, підготовлено матеріали для публікації).*

37. Дишлюк Н. В. Мікроструктура проміжної зони шлунка та її імунних утворень у постнатальному періоді онтогенезу. X Міжнародна конференція науково-педагогічних працівників, наукових співробітників та аспірантів ННІ ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва, м. Київ, 16–17 березня 2011 року: тези доповідей. К., 2011. С. 31–32.

38. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Імунні утворення стінки вола курей віком від 180 до 300 діб. Морфологічні аспекти мікроциркуляції в нормі та патології: матеріали науково-практичної конференції, м. Тернопіль 17–18 червня 2011 року: тези доповідей. Тернопіль: Укрмедкнига, 2011. С. 176–177. *(Здобувачем проведено мікроскопічні дослідження імунних утворень вола курей, підготовлено матеріали для публікації).*

39. Дишлюк Н. В. Иммуные образования мышечного отдела желудка кур кросса Шевер 579 в возрасте 180 суток. Актуальные проблемы современной ветеринарии посвященной 65-летию ветеринарной науки Кубани. Материалы Международной научно-практической конференции, г. Краснодар, Российская Федерация, 6–7 июля 2011 года. Краснодар, 2011. Ч 2. С. 255–258.

40. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Морфогенез стравоходу та його лімфоїдної тканини у пренатальному періоді онтогенезу курей. Морфологія на сучасному етапі розвитку науки: науково-практична конференція, м. Тернопіль, 5–6 жовтня 2012 року: тези доповіді. Тернопіль, 2012. С. 205–207. *(Здобувачем проведено мікроскопічні дослідження стравоходу передплодів та плодів курей, підготовлено матеріали для публікації).*

41. Дишлюк Н. В. Особливості будови імунних утворень залозистої частини шлунка у курей віком 1, 2 і 3 роки. Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва: XII Міжнародна науково-практична

конференція професорсько-викладацького складу та аспірантів, м. Київ, 14–15 березня 2013 року: тези доповіді. К., 2013. С. 20–21.

42. Дышлюк Н. В. Особенности топографии и строения иммунных образований слизистой оболочки пищевода, зоба и желудка кур в возрасте 7 лет. Материалы Международной научно-практической конференции «Инновационные технологии в ветеринарии, биологии и экологии». Троицк, 2013. Ч. 1. С. 123–128.

43. Хомич В. Т., **Дишлюк Н. В.** Клітинний склад лімфоїдної тканини стравохідного мигдалика курей. Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва: XIII Міжнародна науково-практична конференція професорсько-викладацького складу та аспірантів, м. Київ, 13–14 березня 2014 року: тези доповіді. К., 2014. С. 69–70. *(Здобувачем проведено електронно-мікроскопічні дослідження клітинного складу стравохідного мигдалика курей, підготовлено матеріали для публікації).*

44. Khomych V. T., Mazurkevych T. A., **Dyshlyuk N. V.**, Usenko S. I. Topography of lymphoid tissue in the wall of the ventriculus and intestines of poultry. Актуальні питання анатомії, гістології, ембріології, топографічної анатомії: VI конгрес анатомів, гістологів, ембріологів та топографоанатомів України, м. Запоріжжя, 16–18 вересня 2015 року: тези доповіді. Запоріжжя, 2015. С. 95. *(Здобувачем проведено мікроскопічні дослідження залозистої частини шлунка курей, підготовлено матеріали для публікації).*

45. Дышлюк Н. В. Морфология иммунных образований железистой части желудка кур в возрасте 180 суток. Образование, наука, практика: инновационный аспект: Международная научно-практическая конференция, посвященная Дню российской науки, г. Пенза, Российская Федерация. Пенза, 2015. Т 2. С. 155–157.

46. Дишлюк Н. В. Мікроструктура оболонок стінки вола курей у пренатальному періоді онтогенезу. Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва: XIV Міжнародна науково-практична конференція професорсько-викладацького складу та аспірантів, м. Київ, 21–22 травня 2015 року: тези доповіді. К., 2015. С. 21–23.

47. Дишлюк Н. В. Мікроструктура оболонок м'язової частини шлунка курей у пренатальному періоді онтогенезу. Проблеми ветеринарної медицини та якості і безпеки продукції тваринництва: XV Міжнародна науково-практична конференція професорсько-викладацького складу та аспірантів, м. Київ, 19–20 травня 2016 року: тези доповіді. К., 2016. С. 33–34.

48. Дишлюк Н. В. Субмікроструктура клітин поверхневих залоз залозистої частини шлунка курей. Актуальні проблеми ветеринарної медицини: XVI Міжнародна науково-практична конференція професорсько-викладацького складу, аспірантів та студентів, м. Київ, 19–20 квітня 2017 року: тези доповіді. К., 2017. С. 56.

АНОТАЦІЯ

Дишлюк Н. В. Морфогенез стравоходу і шлунка та їх імунних утворень в онтогенезі курей. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора ветеринарних наук зі спеціальності 16.00.02 «Патологія, онкологія і морфологія тварин». Національний університет біоресурсів і природокористування України, Київ, 2019.

Диференціація передньої кишки на стравохід і шлунок починається у передплодів курей на 8 добу і ці органи добре виражені макроскопічно з 9 доби інкубації. Вола стає помітним на 10 добу. Поділ шлунка на частини починається з 9 доби. У стінці стравоходу і шлунка плодів курей 20 доби інкубації реєструються усі оболонки та їх шари, які властиві дорослій птиці.

У постнатальному періоді онтогенезу показники росту стравоходу та шлунка курей збільшуються до завершення першого періоду яйцекладки. Морфогенез частин цих органів проявляється змінами показників товщини стінки і площі оболонок.

У вакцинованих курей макроскопічно стравохідний мигдалик виявляється з 10-добового, а в невакцинованих – 15-добового віку. У складі його клітин є лімфоцити, імунобласти, проплазмоцити та плазмоцити, моноцити, макрофаги, ретикулоцити, гетерофіли, фіброblastи і М-клітини.

Імунні утворення стравоходу, вола і шлунка курей представлені лімфоїдною тканиною, яка розміщена в їх слизовій оболонці, а в стінці шлунка виявляється ще й у м'язовій і серозній оболонках. Розвиток цих утворень відбувається асинхронно. Повна морфофункціональна зрілість стравохідного мигдалика та імунних утворень залозистої частини шлунка настає у курей віком 15 діб, вола – 25 діб, стравоходу – 60 діб, проміжної зони – 90 діб. Щеплення курей у добовому віці проти хвороби Марека та інфекційного бронхіту стимулює розвиток лімфоїдної тканини імунних утворень стравоходу, вола, стравохідного мигдалика і залозистої частини шлунка та прискорює їх морфофункціональну зрілість на 5 діб.

У стравохідному мигдалику курей відсутні стовбурові клітини крові (CD34⁺). У зв'язку з цим він не може виконувати функцію утворення Т- і В-лімфоцитів. У ньому тільки відбувається остаточна диференціація лімфоцитів у ефекторні клітини. Із них виражені лімфоцити з маркерами CD4⁺, CD8⁺ і CD20⁺.

Ключові слова: стравохід, вола, стравохідний мигдалик, шлунок, імунні утворення, лімфоїдна тканина, лімфоїдні вузлики, лімфоїдні клітини, CD-маркери лімфоцитів, вакцинація, морфогенез, кури.

АННОТАЦИЯ

Дышлюк Н. В. Морфогенез пищевода, желудка и их иммунных образований в онтогенезе кур. – На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени доктора ветеринарных наук по специальности 16.00.02 «Патология, онкология и морфология животных». Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев, 2019.

У зародышей кур 5–7 суток инкубации кишечная трубка не дифференцирована на пищевод и желудок. В ней происходят процессы формирования оболочек ее стенки (слизистой, мышечной и адвентициальной (серозной) и кровеносных сосудов с мезенхимы и энтодермы. Дифференциация передней кишки на эти органы начинается у предплодов на 8 сутки, а с 9 суток они хорошо выражены макроскопически. Зоб становится заметным на 10 сутки. Разделение желудка на части начинается с 9 суток инкубации. В стенке пищевода, зоба и желудка плодов кур 20 суток инкубации регистрируются все ее структурные составляющие (оболочки и их слои), которые свойственны взрослой птице.

Рост пищевода и желудка кур за последние 11 суток инкубации происходит с неодинаковой интенсивностью. Абсолютная масса пищевода увеличивается в 8 раз, его длина – в 4,8 раз, абсолютная масса желудка – в 7,2, а его длина – в 3,07 раза.

В постнатальном периоде онтогенеза морфометрические показатели роста пищевода и желудка увеличиваются к завершению первого периода яйцекладки (175–314 сутки). Наиболее интенсивно рост этих органов протекает в первые периоды жизни кур, особенно в ростовой (30–69 сутки) и период развития (70–119 сутки). Морфогенез частей пищевода, зоба и желудка проявляется изменениями морфометрических показателей толщины стенки и площади оболочек, которые они занимают.

В поверхностном эпителии участка пищеводной миндалины, кроме эпителиоцитов, выявляются лимфоциты, иммунобласты, клетки Лангерганса, проплазмоциты, плазмоциты и М-клетки. Последние регистрируются и в эпителии железистой части желудка. В состав ее поверхностных желез входят эпителиоциты, мукоциты и секреторные клетки, расположенные на базальной мембране, а также находятся кровеносные капилляры, коллагеновые волокна, клетки фибробластического и лимфоидного рядов и клеточный детрит. Все они имеют свои особенности субмикроскопического строения.

У вакцинированных кур макроскопически пищеводная миндалина выявляется с 10-суточного, а у невакцинированных – с 15-суточного возраста. Ее цвет и рельеф изменяются с увеличением возраста птицы. В составе клеток пищеводной миндалины входят лимфоциты, иммунобласты, проплазмоциты и плазмоциты, моноциты, макрофаги, ретикулоциты, гетерофилы, фибробласты и М-клетки. Содержание названных популяций клеток неодинаково. Среди них больше всего лимфоцитов. Содержание других клеток незначительно. Лимфоциты представлены преимущественно малыми и средними формами. Содержание больших лимфоцитов наименьшее.

Развитие иммунных образований в стенках пищевода, зоба и частей желудка в онтогенезе кур происходит асинхронно. Пищеводная миндалина

впервые выявляется у 20-суточных плодов, а иммунные образования железистой части желудка – у кур суточного, промежуточной зоны, мышечной и пилорической частей желудка – 20-суточного, а пищевода и зоба – 25-суточного возраста.

Иммунные образования пищевода, зоба и желудка кур представлены лимфоидной тканью, которая расположена в их слизистой оболочке, а в стенке желудка встречается еще в мышечной и серозной оболочках. В связи с этим мы предлагаем по месту нахождения этой ткани в трубчатых органах пищеварения выделять лимфоидную ткань слизистой, мышечной и серозной оболочек. Развитие этих образований происходит асинхронно. Полная морфофункциональная зрелость пищеводной миндалины и иммунных образований железистой части желудка наступает у кур 15 суток, зоба – 25, пищевода – 60, промежуточной зоны железистой части желудка – 90-суток. Вакцинация кур в суточном возрасте против болезни Марека и инфекционного бронхита стимулирует развитие лимфоидной ткани иммунных образований пищевода, зоба, пищеводной миндалины, железистой части желудка и ускоряет их морфофункциональную зрелость на 5 суток.

Площадь лимфоидной ткани иммунных образований пищевода и желудка кур меняется с возрастом птицы. Максимальные ее значения зарегистрированы в пищеводной миндалине в 60-суточных, железистой части желудка – 120-суточных, зобе – 150-суточных, а в пищеводе и промежуточной зоне – в 180-суточных кур. У птицы старшего возраста площадь лимфоидной ткани иммунных образований уменьшается, что является проявлением инволюции. В мышечной и пилорической частях желудка эта ткань развита слабо и у птиц в возрасте 180 суток и старше ее содержание не превышает 2 %.

В пищеводной миндалине кур отсутствуют стволовые клетки крови ($CD34^+$). В связи с этим она не может выполнять функцию образования Т- и В-лимфоцитов. В ней только происходит окончательная дифференциация лимфоцитов в эффекторные клетки. Из них выражены лимфоциты с маркерами $CD4^+$, $CD8^+$ и $CD20^+$. Среди названных маркеров преобладают $CD20^+$ лимфоциты, содержание которых в диффузной лимфоидной ткани и вторичных лимфоидных узелках наибольшее у кур возрастом 180 суток. Содержание $CD4^+$ и $CD8^+$ лимфоцитов в диффузной лимфоидной ткани наибольшее у птицы в возрасте 300 суток, а во вторичных лимфоидных узелках – 180 суток.

Ключевые слова: пищевод, зоб, пищеводная миндалина, желудок, иммунные образования, лимфоидная ткань, лимфоидные узелки, лимфоидные клетки, CD-маркеры лимфоцитов, вакцинация, морфогенез, куры.

ANNOTATION

Dyshlyuk N. V. Morphogenesis of the esophagus and stomach and their immune formations in the ontogenesis of chickens. – The manuscript.

Thesis for the degree of a doctor of veterinary sciences in specialty 16.00.02 “Pathology, Oncology and Morphology of Animals”. National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kyiv, 2019.

Differentiation of the anterior intestine into the esophagus and the stomach began in prefetuses on the 8th day, and from 9th day they were well-defined macroscopically. Crop became noticeable on the 10th day of incubation. The division of the stomach on its parts began on 9th day of incubation. In the wall of esophagus, crop and stomach of chicken fetuses on day 20 of incubation all its structural components inherent to adult birds, (membranes and their layers), were recorded.

In the postnatal period of ontogenesis the growth rates of the esophagus and stomach are increased until the end of the first period of oviposition. The morphogenesis of parts of esophagus, crop and stomach was manifested by changes in the parameters of the wall thickness and membrane area that they occupied.

Macroscopically, the esophageal tonsil in vaccinated chickens was detected from the age of 10 days, and in non-vaccinated chickens of 15 days. Among the cells of the esophageal tonsil lymphocytes, immunoblasts, proplasmocytes, plasma cells, monocytes, macrophages, reticulocytes, heterophiles, fibroblasts and M-cells were detected.

The immune formations of the esophagus, crop and stomach of chickens were represented by lymphoid tissue, which was located in their tunica mucosa. In the stomach wall it was also found in the tunica muscularis and tunica serosa. The development of these formations occurred asynchronously. Full morphofunctional maturity of the esophageal tonsil and immune formations of the proventriculus occurred in 15-day, crop in 25-day, esophagus in 60-day, the intermediate zone in 90-day chickens. Vaccination of day-old chickens against Marek's disease and infectious bronchitis stimulated the development of the lymphoid tissue of the immune formations of esophagus, crop, esophageal tonsil, proventriculus and accelerated their morphofunctional maturity by 5 days.

There were no blood stem cells (CD34⁺) in the esophageal tonsil of chickens. In this regard, it can not perform the hematopoietic function. In it only the final differentiation of lymphocytes into effector cells occurs. Among them, lymphocytes with markers CD4⁺, CD8⁺ and CD20⁺ were expressed.

Key words: esophagus, crop, esophageal tonsil, stomach, immune formations, lymphoid tissue, lymphoid nodules, lymphoid cells, lymphocyte CD-markers, vaccination, morphogenesis, chickens.