

УДК: 598.24:[591.43+591.442]

Лімфоїдні структури травного тракту куликів (Charadrii)
Л.П.Харченко, І.О.Ликова

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С.Сковороди (Харків, Україна)
harchenko.ip@yandex.ua

Уперше досліджено й описано лімфоїдні структури травного тракту 12 видів куликів (Charadrii). Установлено, що захисні структури в стінці травної трубки представлені лімфоїдними вузликами й лімфоцитами, які дифузно розташовані: у власній пластинці слизової оболонки, у м'язовій і серозній оболонках. Лімфоїдні вузлики в усіх відділах травного тракту неінкапсульовані. У дослідженіх видів куликів відзначено наявність дивертикулу Меккеля, який можна вважати периферичним органом імунної системи куликів. З'ясовано, що найбільша кількість лімфоїдної тканини сконцентрована в передньому відділі травної трубки (стравохід) і в задньому відділі (пряма кишка).

Ключові слова: кулики, травний тракт, лімфоїдні структури, дивертикул Меккеля.

Лимфоидные структуры пищеварительного тракта куликов (Charadrii)
Л.П.Харченко, И.А.Лыкова

Впервые исследованы и описаны лимфоидные структуры пищеварительного тракта 12 видов куликов (Charadrii). Установлено, что защитные структуры в стенке пищеварительной трубы представлены лимфоидными узелками и лимфоцитами, диффузно расположеными: в собственной пластинке слизистой оболочки, в мышечной и серозной оболочках. Лимфоидные узелки во всех отделах пищеварительного тракта неинкапсулированы. У исследованных видов куликов отмечено наличие дивертикула Меккеля, который можно считать перipherическим органом иммунной системы куликов. Установлено, что наибольшее количество лимфоидной ткани сконцентрировано в переднем отделе пищеварительной трубы (пищевод) и в заднем отделе (прямая кишка).

Ключевые слова: кулики, пищеварительный тракт, лимфоидные структуры, дивертикул Меккеля.

Lymphoid structures of the waders' (Charadrii) digestive tract
L.P.Kharchenko, I.A.Lykova

Digestive tract lymphoid structures of 12 species of waders (Charadrii) have been investigated and described for the first time. It has been found out that protective structures of the digestive tube wall are lymphoid nodules and lymphocytes diffusely located in the lamina propria, in the muscle and serosa. Lymphoid nodules in all parts of the digestive tract are not encapsulated. In the species of waders studied presence of Meckel's diverticulum, which can be considered as a peripheral organ of the immune system has been noticed. It has been found out that the largest amount of lymphoid tissue is concentrated in the anterior part of the digestive tube (esophagus) and in the posterior part (rectum).

Key words: waders, digestive tract, lymphoid structures, Meckel's diverticulum.

Вступ

Однією із особливостей живлення птахів-мігрантів є швидка зміна кормів. Спектр кормів на зимівлях і під час гніздування може суттєво різнятися. Під час далеких міграцій птахи тривалий час не добувають корм, тому на тимчасових міграційних зупинках за обмежений проміжок часу вживають максимальну кількість корму. Ця обставина обумовлює формування у птахів-мігрантів певних адаптацій у будові травного тракту.

Наші попередні дослідження засвідчили, що у куликів – як у далеких мігрантів – відносно короткий кишечник (лише в 2,5–3,2 рази перевищує довжину тулубової частини тіла птахів), добре розвинений м'язовий шлунок і складна архітектоніка рельєфу кишечнику (Ликова, Харченко, 2012). Усі вище зазначені пристосування дають куликам можливість за короткий проміжок часу поповнювати свої енергетичні запаси, уживаючи велику кількість кормів, та ефективно їх засвоювати.

У кормі, який добувають кулики, переважають водні безхребетні, які через ланцюги живлення можуть накопичувати в собі важкі й радіоактивні метали, якими часто забруднені водойми. Відомо, що

травний тракт птахів має захисні структури (клітини лімфоїдного ряду), які розпізнають і знешкоджують антигени різного походження, що потрапили до травного тракту (Сапин, 1987; Коц та ін., 2002; Ковтун, Харченко, 2005).

Захисні механізми травного тракту птахів добре вивчені у сільськогосподарської птиці (Крокк, 1962; Сапин, 1987; Бирка, 2008, 2012). У диких видів птахів лімфоїдні структури травної трубки залежно від типу живлення досліджені М.Ф.Ковтуном і Л.П.Харченко (Ковтун и др., 2003; Ковтун, Харченко, 2005). Захисні структури травного тракту куликів як далеких мігрантів, у літературі відсутні, тому нами описуються вперше.

Матеріал і методи досліджень

На макро-мікроскопічному та гістологічному рівнях досліджені відділи травного тракту (стравохід, шлунок, кишечник) у 12 видів куликів: пісочник великий *Charadrius hiaticula* (Linnaeus, 1758), сивка морська *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758), чоботарь *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus, 1758), коловодник лісовий *Tringa ochropus* (Linnaeus, 1758), коловодник болотяний *T. glareola* (Linnaeus, 1758), коловодник великий *T. nebularia* (Gunnerus, 1767), коловодник чорний *T. erythropus* (Pallas, 1764), брижа *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), побережник малий *Calidris minuta* (Leisler, 1812), побережник червоногрудий (*C. ferruginea* Pontoppidan, 1763), побережник чорногрудий *C. alpina* (Linnaeus, 1758), баранець звичайний *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758).

Гістологічні дослідження проводили у різних відділах травного тракту: стравохід у краніальному і каудальному відділі й у місці переходу його в залозистий шлунок; стінка залозистого і м'язового шлунків; краніальний і каудальний відділи дванадцятипалої, порожньої і клубової кишок; дивертикул Меккеля; спіла і пряма кишки. Матеріал відбирали від трьох особин кожного виду і фіксували в 10% розчині нейтрального формаліну. Гістологічні дослідження здійснювали за загальноприйнятою методикою (Лиллі, 1969). Фотографували під тринокулярним мікроскопом XSP-139TP в-ва JNOEC (Японія) з використанням цифрової камери DCM300 (USB 2.0).

Результати дослідження та їх обговорення

У стравоході куликів лімфоїдні структури представлені переважно дифузними скупченнями лімфоцитів, що розташовуються у власній пластинці слизової оболонки під епітеліальним шаром. Також скупчення лімфоцитів спостерігається поблизу езофагальних залоз (рис. 1). У деяких видів спостерігається наявність лімфоїдних вузликів поряд із ізофагальними залозами (рис. 2). Таким чином, утворюються імуносекреторні комплекси, які формують захисний бар'єр за рахунок здатності слизу виносити й утримувати на поверхні слизових оболонок секреторні імуноглобуліни.

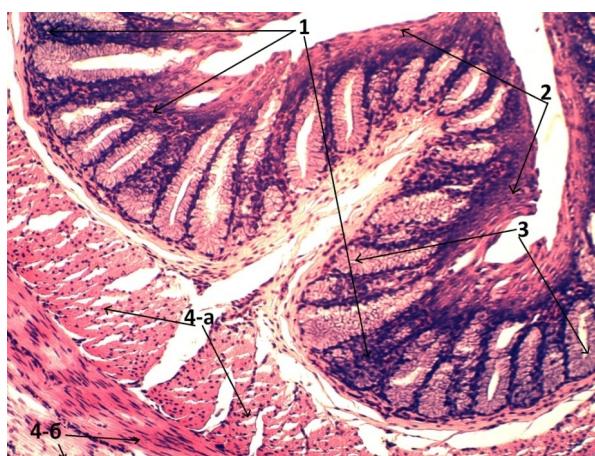


Рис. 1. Каудальний відділ стравоходу коловодника лісового (*Tringa ochropus*), поперечний зріз. 1 – дифузно розташовані лімфоцити у власній пластинці слизової оболонки; 2 – епітелій слизової оболонки; 3 – езофагальні залози; 4 – м'язова оболонка (а – повздовжній шар, б – коловий шар). Заб.: гематоксилін-еозин. 36. ×200

У зоні переходу стравоходу в залозистий шлунок у більшості досліджених видів спостерігається наявність лімфоїдних вузликів, що утворені різними клітинами лімфоїдного ряду (лімфоцити, плазмоцити, макрофаги) і разом із дифузно розташованими лімфоцитами в підепітеліальному шарі формують першу «лінію захисту» від антигенів, які потрапляють в організм птахів разом із кормом (Коц та ін., 2002) (рис. 3).



Рис. 2. Краніальний відділ стравоходу побережника червоногрудого (*Calidris ferruginea*), поперечний зріз. 1 – лімфоїдний вузлик, розташований у власній пластинці слизової оболонки; 2 – епітелій слизової оболонки; 3 – езофагальні залози; 4 – м'язова оболонка (а – повздовжній шар, б – коловий шар). Заб.: гематоксилін-еозин. Зб. ×100

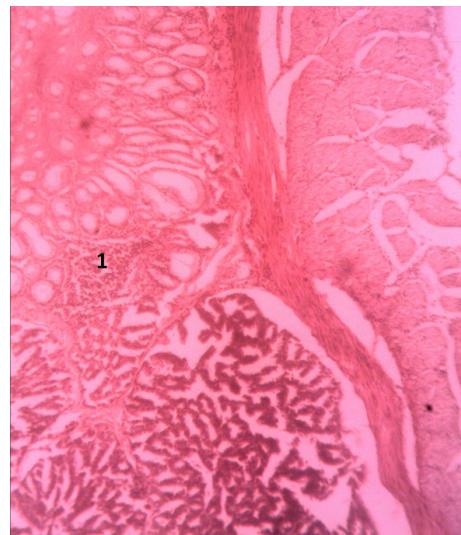


Рис. 3. Перехідна зона зі стравоходу в залозистий шлунок брижача (*Phiomachus rupnax*), поздовжній зріз. 1 – лімфоїдний вузлик між травними залозами стравоходу і глибокими залозами залозистого шлунку. Заб.: гематоксилін-еозин. Зб. ×200

Стінки залозистого і м'язового шлунків досліджених видів куликів помірно інфільтровані лімфоцитами. Між складними залозами залозистого шлунка у коловодника великого, брижача, побережників червоногрудого і чорногрудого нами відзначено інтенсивну інфільтрацію прошарків сполучної тканини (рис. 4). У коловодника лісового, коловодника чорного і сивки морської в підслизової основі залозистого шлунка спостерігається утворення лімфоїдних вузликів (рис. 5).

Характерною особливістю власної пластинки слизової оболонки м'язового шлунка досліджених куликів є помірна інфільтрація її лімфоцитами, у деяких видів (пісочник великий, коловодник великий) установлено формування дрібних лімфоїдних вузликів між простими трубчастими залозами (рис. 6).

Тонкий кишечник – відділ травного тракту, в якому відбувається перетравлення і всмоктування поживних речовин, тому хімус проходить «імунний контроль». У тонкому кишечнику продовжуються процеси знешкодження антигенів за участі лімфоїдних структур, локалізованих у стінці кишечнику.

Установлено, що у всіх досліджених видів куликів стінка тонкого кишечнику (власна пластинка слизової оболонки) помірно інфільтрована лімфоцитами. Стінка переднього відділу тонкого кишечнику (дванадцятипала кишка) у переважної більшості досліджених видів інфільтрована лімфоцитами як в товщі ворсинок, так і в ділянці розташування кишкових крипт (рис. 7).

У деяких видів (побережник малий, побережник чорногрудий, чоботар) у м'язовій оболонці тонкого кишечника виявлені лімфоїдні вузлики (рис. 8). У інших видів виявлені нодулярні структури, локалізовані у верхній третині кишкових ворсинок (рис. 9).

У каудальному відділі тонкого кишечнику інфільтрація лімфоїдними структурами залишається помірною і представлена переважно дифузно розташованими лімфоцитами (рис. 10). На нашу думку, незначна інфільтрація лімфоцитами тонкого кишечнику пов'язана з наявністю у куликів дивертикулу Меккеля.

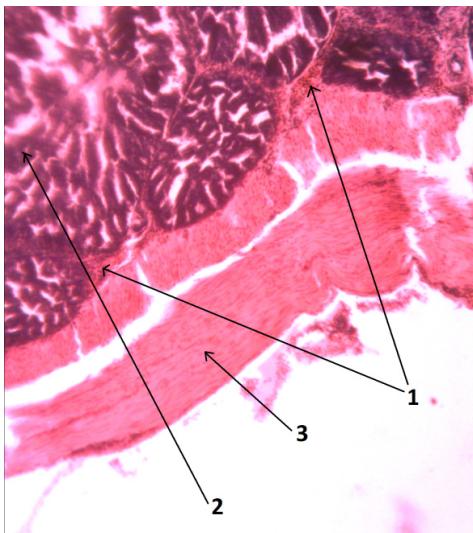


Рис. 4. Стінка залозистого шлунка коловодника великого (*Tringa nebularia*), поперечний зріз. 1 – прошарки сполучної тканини, інфільтровані лімфоцитами; 2 – глибока складна залоза; 3 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. ×100

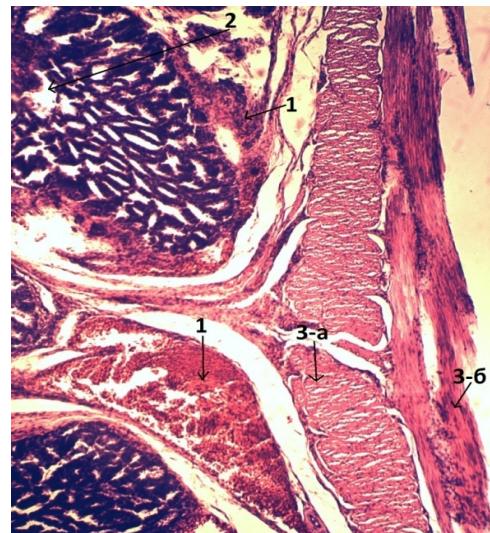


Рис. 5. Стінка залозистого шлунка коловодника лісового (*Tringa ochropus*), поперечний зріз. 1 – лімфоїдний вузлик, розташований у підслизовому шарі; 2 – глибока складна залоза; 3 – м'язова оболонка (а – повздовжній шар, б – коловий шар) Заб.: гематоксилін-еозин. 36. ×100

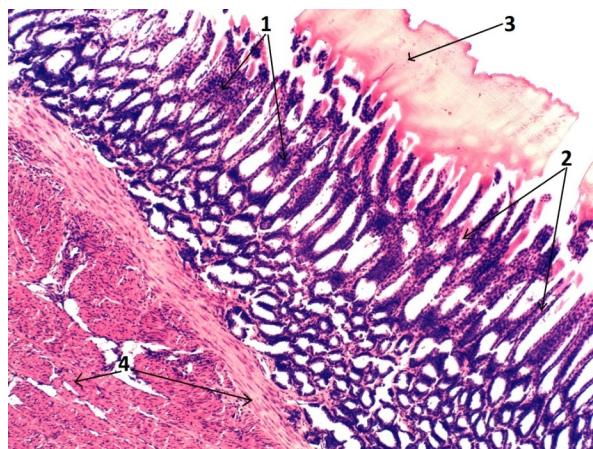


Рис. 6. Стінка м'язового шлунка пісочника великого (*Charadrius hiaticula*), поперечний зріз. 1 – лімфоїдні вузлики; 2 – прості трубчасті залози; 3 – кутикула; 4 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. ×100

Дивертикул Меккеля (або лімфоїдний дивертикул) є периферичним органом імунної системи птахів (Селезnev, Овсищев, 2007; Бирка, 2008, 2012). Установлено, що дивертикул утворюється на місці жовткової протоки, яка після вилуплення пташенят трансформується у постійний імунний орган (Бирка, 2012). За літературними даними, наявність дивертикулу досліджена у куроподібних (*Galliformes*) і гусеподібних (*Anseriformes*) на прикладі сільськогосподарської птиці (Селезnev, 2008).

Периферичні органи імунної системи, такі як лімфоїдні вузлики і лімфоїдний дивертикул, їх розвиток і будова, відтворюють історичний розвиток птахів та їх окремих груп. Наявність дивертикулу відзначається у куроподібних і гусеподібних, які є еволюційно найдавнішими формами (Селезньов, 2008). На нашу думку, наявність дивертикулу у куликів може бути доказом того, що ця група

еволюційно давня і підтверджує положення теорії філогенетичного походження куликів, за якою вони відокремились від лісових птахів в окрему групу близько 60 млн років тому (Olson, Feduccia, 1980; Olson, 2002).

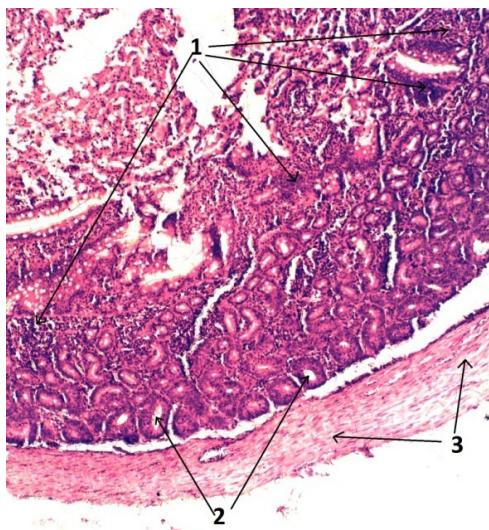


Рис. 7. Стінка дванадцятипалої кишки побережника червоногрудого (*Calidris ferruginea*), поперечний зріз. 1 – дифузне розташування лімфоцитів у власній пластинці слизової оболонки; 2 – кишкові крипти; 3 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 3б. ×100.

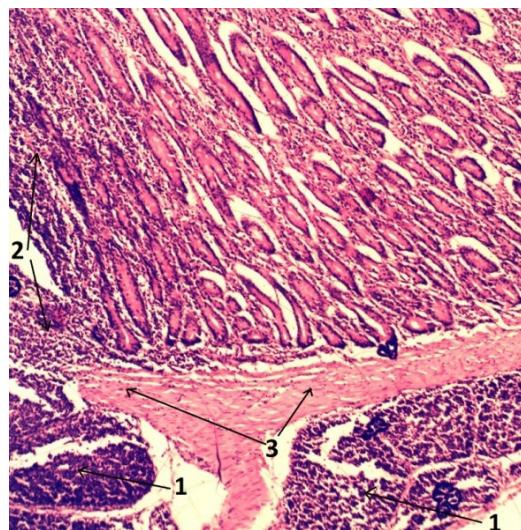


Рис. 8. Дванадцятипала кишка побережника малого (*Calidris minuta*), поперечний зріз. 1 – лімфоїдні вузлики у м'язовій оболонці; 2 – дифузне розташування лімфоцитів у власній пластинці слизової оболонки; 3 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 3б. ×200.

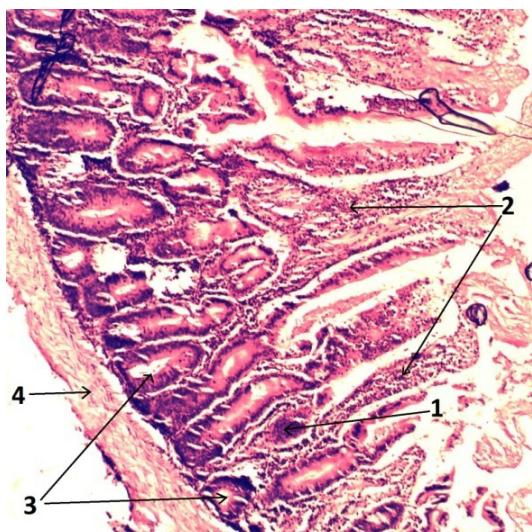


Рис. 9. Стінка дванадцятипалої кишки сивки морської (*Pluvialis squatarola*), поперечний зріз. 1 – лімфоїдні вузлики, розташовані між ворсинками; 2 – дифузне розташування лімфоцитів у власній пластинці слизової оболонки; 3 – кишкові крипти; 4 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 3б. ×100.



Рис. 10. Порожня кишка побережника червоногрудого (*Calidris ferruginea*), поперечний зріз. 1 – дифузне розташування лімфоцитів у власній пластинці слизової оболонки; 2 – кишкові крипти; 3 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 3б. ×100

У досліджених видів куликів дивертикул Меккеля – трубчастий орган довжиною від $4,8\pm0,34$ мм (у побережника малого) до $18,5\pm0,92$ мм (у брижача) і діаметром $2,1\pm0,12$ – $4,2\pm0,15$ мм. Розташований дивертикул на антимелантеріальній поверхні петлі порожньої кишки, верхівка направлена краніально. У куликів дивертикул складається з основи, середньої ділянки і верхівки, що погоджується з даними Бирки О.В. (2012) щодо будови дивертикулу у гусеподібних.

За даними наших гістологічних досліджень встановлено, що дивертикул Меккеля у куликів, як і у гусеподібних (Бирка, 2012), є справжнім дивертикулом, оскільки його стінка утворена слизовою, м'язовою і серозною оболонками. У ділянці основи дивертикулу стінка має гістологічну будову, схожу зі стінкою порожньої кишки. Слизова оболонка дивертикулу вкрита одношаровим циліндричним епітелієм, який, заглиблюючись у власну пластинку слизової оболонки, утворює крипти. Власна пластинка слизової оболонки представлена лімфоїдною тканиною (рис. 11). У середній ділянці і верхівці дивертикулу крипти майже відсутні, а лімфоїдна тканина утворює великі лімфоїдні вузлики з вираженими генеративними центрами. Основу вузликів формують ретикулярна тканина, яка щільно інфільтрована лімфоцитами та поодинокими макрофагами. Лімфоїдні вузлики утворюються також у м'язовій і серозній оболонках (рис. 12, 13).

У товстому кишечнику досліджених видів куликів лімфоїдні структури представлені переважно дифузно розташованими лімфоцитами та неоформленими лімфоїдними вузликами. Сліпі кишки у куликів слабо розвинені, у деяких видів – редуковані (коловодник великий, коловодник болотяний), у власній пластинці слизової оболонки відзначено помірну інфільтрацію лімфоцитами, у брижача – наявність неоформлених лімфоїдних вузликів (рис. 14).

Стінка прямої кишки досліджених видів куликів інфільтрована лімфоцитами, що концентруються у власній пластинці слизової оболонки. Також у стінці прямої кишки в підслизому шарі слизової оболонки встановлено наявність лімфоїдних вузликів (рис. 15).

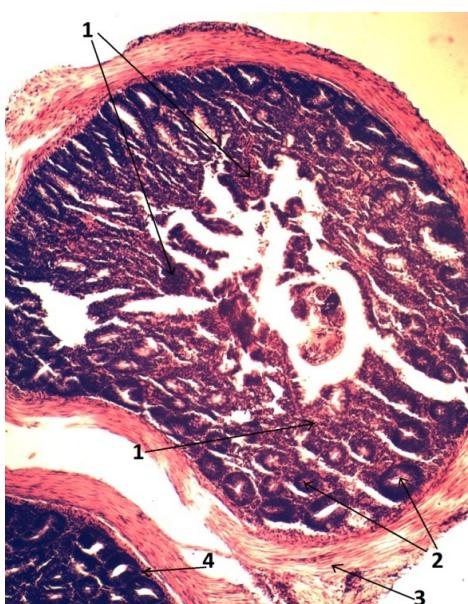


Рис. 11. Стінка дивертикулу Меккеля коловодника великого (*Tringa nebularia*) в ділянці основи, поперечний зріз. 1 – скупчення лімфоїдних клітин; 2 – кишкові крипти; 3 – м'язова оболонка; 4 – стінка порожньої кишки. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. $\times 100$

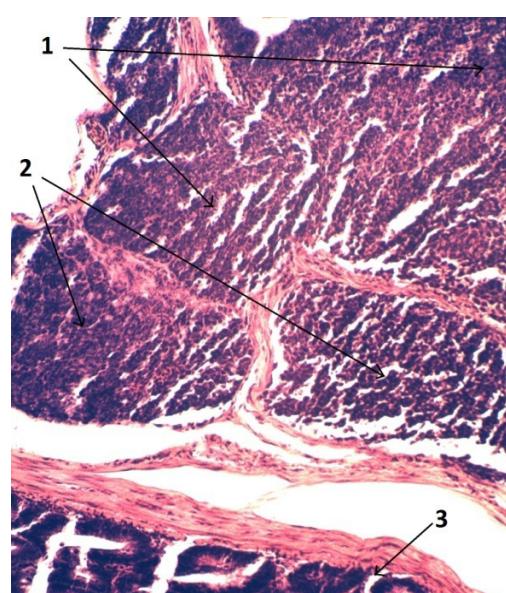


Рис. 12. Стінка дивертикулу Меккеля коловодника лісового (*Tringa ochropus*) в середній його частині, поперечний зріз. 1 – лімфоїдні вузлики у власній пластинці слизової оболонки; 2 – лімфоїдні вузлики у м'язовій і серозній оболонках; 3 – стінка порожньої кишки. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. $\times 200$

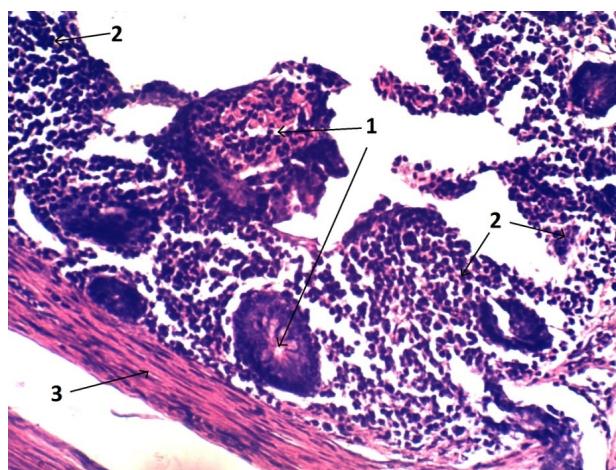


Рис. 13. Стінка дивертикулу Меккеля (середня ділянка) пісочника великого (*Charadrius hiaticula*), поперечний зріз. 1 – лімфоїдний вузлик; 2 – лімфоцити; 3 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. $\times 400$



Рис. 14. Сліпа кишка брижача (*Philomachus pugnax*), поперечний зріз в ділянці ампули. 1 – лімфоїдна тканина у власній пластинці слизової оболонки; 2 – дифузне розташування лімфоцитів в підслизovій основі; 3 – крипти; 4 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. $\times 100$

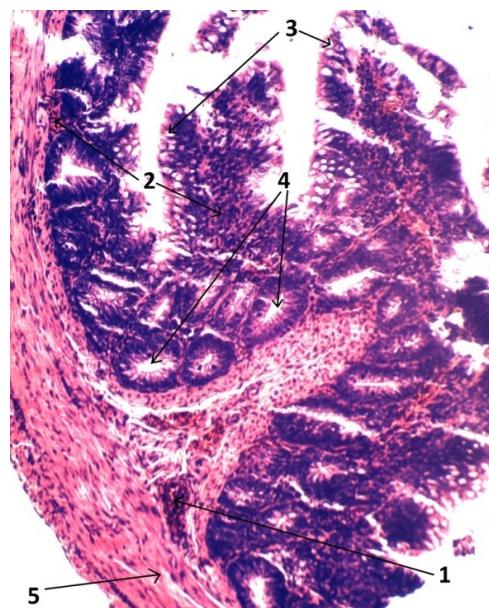


Рис. 15. Пряма кишка коловодника лісового (*Tringa ochropus*), поперечний зріз краніального відділу. 1 – лімфоїдний вузлик; 2 – дифузне розташування лімфоцитів; 3 – епітеліальні клітини; 4 – крипти; 5 – м'язова оболонка. Заб.: гематоксилін-еозин. 36. $\times 200$

Висновки

Стінка травної трубки птахів є першою мішенню, на яку діють антигени різного походження. Для здійснення імунологічних функцій у травній трубці птахів у процесі еволюції сформувалися лімфоїдні імунокомpetентні структури.

Уперше проведено дослідження лімфоїдних (захисних) структур стінки травного тракту куликів. Установлено, що всі відділи травного тракту куликів помірно інфільтровані лімфоїдними імунокомpetентними структурами. Лімфоїдна тканина у стінках травного тракту представлена у двох

формах: лімфоїдні вузлики та дифузно розташовані лімфоцити. На межі між порожнью і клубовою кишками виявлений дивертикул Меккеля, який є частиною загальної імунної системи птахів. Велика кількість лімфоїдної тканини, сконцентрованої у дивертикулі Меккеля, очевидно, компенсує відсутність лімфоїдних бляшок у стінці кишечнику куликів.

Установлена основна закономірність локалізації лімфоїдних структур уздовж травної трубки. Найбільша кількість лімфоїдних структур сконцентрована у стінках переднього відділу травної трубки, куди разом із кормом потрапляють антигени екзогенного походження.

У стінках заднього відділу травної трубки велика кількість лімфоїдних структур пояснюється накопиченням у травному тракті антигенів ендогенного походження.

Список літератури

- Бирка О.В. Морфологічна характеристика дивертикулу Меккеля у гусей // Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій ім. С.З.Гжицького. – 2008. – Т.10, №2 (37). – Ч.2. – С. 14–17. /Byrka O.V. Morfologichna kharakterystyka dyvertykulu Mekkelya u gusey // Naukovyy visnyk L'viv'skogo natsional'nogo universytetu veterynarnoi medytsyny ta biotekhnologij im. S.Z.Gzhyts'kogo. – 2008. – T.10, №2 (37). – Ch.2. – S. 14–17./
- Бирка О.В. Морфофункциональні особливості дивертикулу Меккеля гусей великої сірої породи. Автореф. дис. ... к.в.н. /16.00.02 – патологія, онкологія і морфологія тварин. – Харків, 2012. – 23с. /Byrka O.V. Morofunktional'ni osoblyvosti dyvertykulu Mekkelya gusey velykoi siroi porody. Avtoref. dys. ... k.v.n. /16.00.02 – patologiya, onkologiya i morfologiya tvaryn. – Kharkiv, 2012. – 23s./
- Ковтун М.Ф., Харченко Л.П., Бирка В.С. Лимфоидные образования кишечной трубки птиц и их защитная функция // Актуальні питання фармацевтичної та медичної науки та практики. – Запоріжжя, 2003. – Вип.XI. – С. 88–92. /Kovtun M.F., Kharchenko L.P., Birka V.S. Limfoldnyye obrazovaniya kishechnoy trubki ptits i ikh zashchitnaya funktsiya // Aktual'ni pytannya farmatsevtychnoi ta medychnoi nauky ta praktyky. – Zaporizhzhya, 2003. – Vyp.XI. – S. 88–92./
- Ковтун М.Ф., Харченко Л.П. Лимфоидные образования пищеварительной трубы птиц: характеристика и биологическое значение // Вестник зоологии. – 2005. – Вып.39 (6). – С. 51–60. /Kovtun M.F., Kharchenko L.P. Limfoldnyye obrazovaniya pishchevaritel'noy trubki ptits: kharakteristika i biologicheskoye znachenije // Vestnik zoologii. – 2005. – Vyp.39 (6). – S. 51–60./
- Коц С.М., Харченко Л.П., Бирка В.С. Лімфоїдні утворення травного тракту птахів родини чаплеві // Біологія та валеологія. – 2002. – Вип.5. – С. 14–26. /Kots S.M., Kharchenko L.P., Birka V.S. Limfoidni utvorennya travnogo traktu ptakhiv rodyny chaplevi // Biologiya ta valeologiya. – 2002. – Vyp.5. – S. 14–26./
- Крокк Г.С. Гистология и анатомия сельскохозяйственных птиц. – М.: Сельхозгиз, 1962. – 354с. /Krokk G.S. Gistologiya i anatomiya sel'skokhozyaystvennykh ptits. – M.: Sel'khozgiz, 1962. – 354s./
- Ликова І.О., Харченко Л.П. Морфо-гістологічна будова травного тракту коловодника великого (*Tringa nebularia* Gun.) і коловодника лісового (*Tringa ochropus* L.) // Біологія і валеологія. – 2012. – №14. – С. 42–56. /Lykova I.O., Kharchenko L.P. Morfo-gistologichna budova travnogo traktu kolovodnya velykogo (Tringa nebularia Gun.) i kolovodnya lisovogo (Tringa ochropus L.) // Biologiya i valeologiya. – 2012. – №14. – S. 42–56./
- Ліллі Р. Патологическая техника и практическая гистохимия. – М.: Мир, 1969. – 645с. /Lilli R. Patologicheskaya tekhnika i prakticheskaya histochimiya. – M.: Mir, 1969. – 645s./
- Сапін М.Р. Іммунні структури пищеварительної системи. – М.: Медицина, 1987. – 217с. /Sapin M.R. Immunnuye struktury pishchevaritel'noy sistemy. – M.: Meditsina, 1987. – 217s./
- Селезнев С.Б. Морфологические пути эволюции иммунной системы позвоночных // Нива Поволжья (Зоотехния). – 2008. – №1(6). – С. 59–64. /Seleznev S.B. Morfologicheskiye puti evolyutsii imunnoy sistemy pozvonochnykh // Niva Povolzh'ya (Zootekhnika). – 2008. – №1(6). – S. 59–64./
- Селезнев С.Б., Овишцев Л.Л. Структурно-функциональные связи между иммунной и репродуктивной системами птиц // Вестник РУДН, серия Агрономия и животноводство. – 2007. – № 1–2. – С. 48–53. /Seleznev S.B., Ovishchev L.L. Strukturno-funksional'nyye svyazi mezhdru immunnoy i reproduktivnoy sistemami ptits // Vestnik RUDN, seriya Agronomiya i zhivotnovodstvo. – 2007. – № 1–2. – S. 48–53./
- Olson S., Feduccia A. Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae) // Smithsonian Contributions to Zoology. – 1980. – Vol.316. – P. 1–73.
- Olson S.L. Review: new perspectives on the origin and early evolution of birds. Proceedings of the International Symposium in Honor John H.Ostrom. – Auk, 2002. – Vol.119 (4). – P. 1202–1205.

Представлено: М.Ф.Ковтун / Presented by: M.F.Kovtun

Рецензент: В.А.Токарський / Reviewer: V.A.Tokarsky

Подано до редакції / Received: 06.04.2013