

УДК 591.43:598.2

## **ЛИМФОИДНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ ТРУБКИ ПТИЦ: ХАРАКТЕРИСТИКА И БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

**М. Ф. Ковтун<sup>1</sup>, Л. П. Харченко<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> *Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

<sup>2</sup> *Харьковский национальный педагогический университет им. Г. С. Сковороды,  
ул. Блюхера, 2, Харьков, 62168 Украина*

Получено 5 апреля 2004

**Лимфоидные образования пищеварительной трубки птиц: характеристика и биологическое значение.** Ковтун М. Ф., Харченко Л. П. — У исследованных птиц диффузно расположенные лимфоциты и сформированные лимфоидные узелки различных размеров встречаются по всей длине пищеварительной трубки, однако их количественные характеристики у разных видов отличаются. Установлена зависимость между количеством лимфоидной ткани в пищеварительной трубке и типом питания у птиц. Наиболее богата лимфоидной тканью пищеварительная трубка растительноядных (фазан) и всеядных (грач) птиц. В пищеводе этих птиц формируются пищеводные миндалины; в тощей и подвздошной кишках отмечены солитарные фолликулы, на границе с толстым кишечником — лимфоидные бляшки.

**Ключевые слова:** птицы, пищеварительная трубка, гистология, иммуносекреторные комплексы, тип питания.

**Lymphatic Formation of the Alimentary Tube of Birds: its Characteristics and Biological Importance.** Kovtun M. F., Kharchenko L. P. — Lymphatic tissue in the form of lymphocytes of different sizes, formed into follicles or diffused, is disposed along the alimentary tube within all the studied birds. There is a dependence between the quantity of lymphatic tissue in the alimentary tube and the type of nutrition with birds. The alimentary tube of herbivorous (pheasant) and omnivorous (rook) birds is the richest with lymphatic tissue. The oesophagus glands are formed in the oesophagus of these birds; the solitary cells are observed in the ilium and jejunum, and there are Peyer's glands bordering the large intestine.

**Key words:** birds, alimentary tube, histology, lymphatic tissue, type of nutrition.

### **Введение**

Пищеварительная система позвоночных представляет собой систему органов, которые практически непосредственно контактируют с объектами внешней среды, являющимися источником их питания. Сказанное в особенности касается многих видов плотоядных птиц, которые заглатывают свою добычу без предварительной механической обработки. Как известно, чаще всего добычей птиц (как и хищных млекопитающих) становятся ослабленные или больные животные, но и здоровые животные могут иметь в своем организме эндопаразитов и быть инфицированными патогенными микроорганизмами. Многие птицы питаются на свалках, падалью и т. д. Все это породило мысль, что уже в пищеводе может быть какой-то защитный барьер от этих факторов. Поэтому, когда было обнаружено наличие лимфоидных элементов в разных отделах и оболочках пищеварительной трубки животных, их присутствие связывали с защитной функцией. Наличие в слизистой оболочке кишечника клеток лимфоидного ряда, по мнению М. Р. Сапина (Сапин, Этинген, 1996), свидетельствует о готовности организма встретить, распознать и обезвредить антигенные вещества, которые попали в пищеварительную трубку.

Морфология лимфоидных образований в органах пищеварительной системы млекопитающих, и в особенности человека, изучена довольно хорошо (Преображенский, Попова, 1970; Петров, 1976; Фринденштейн, Лурия, 1988; Сапин, 1978; Сапин, Бартош, 1982; Сапин, Этинген, 1996; Meyer et al., 1976; Fichtelius, 1968; Seeling, Bilinghon, 1980 и др.).

Данная статья посвящена изучению лимфоидных образований в пищеварительном тракте птиц разных таксономических групп и с различной трофической специализацией (растительноядные,

зерноядные, насекомоядные, всеядные). Литературные данные по морфологии лимфоидных образований в пищеварительной системе свободноживущих видов птиц практически отсутствуют. Нами опубликованы материалы по лимфоидным образованиям в пищеварительном тракте у представителей семейства цаплевые (Коц и др., 2002) и грача – представителя семейства врановые (Ковтун и др., 2003). Данные по лимфоидным образованиям у домашних птиц представлены в работах М. Р. Сапина (Сапин, Бартош, 1982; Сапин, Этинген, 1996) и Г. С. Крока (1962).

### Материал и методы

Исследовали пищеварительный тракт (пищевод, желудок, кишечник) у перепела (*Coturnix coturnix*), фазана (*Phasianus colchicus*), грача (*Corvus frugilegus*), зяблика (*Fringilla coelebs*), шурки золотистой (*Merops apiaster*). Для гистологических исследований брали кусочки длиной до 1 см из стенки различных отделов пищеварительного тракта: из пищевода в проксимальной и средней трети и в месте перехода его в желудок; из стенки железистого и мышечного желудка; из средней трети двенадцатиперстной и тощей кишок; подвздошной – в месте перехода ее в прямую; слепой и прямой кишок. Материал отбирали от 3 особей каждого вида и фиксировали в 10%-ном растворе нейтрального формалина. Срезы готовились по общепринятой гистологической методике и окрашивали гематоксилином-эозином и метиловым зеленым по Браше. Материал, используемый при исследованиях, дает возможность сравнивать лимфоидные образования в пищеварительном тракте птиц различной трофической специализации.

### Результаты

В пищеводе фазана собственная пластинка слизистой оболочки в виде сопочков вдаётся между эпителиальными гребешками толстого эпителиального слоя и инфильтрирована лимфоцитами. Лимфоидные элементы в крапильной части пищевода представлены небольшими диффузными скоплениями лимфоцитов, которые располагаются в собственной пластинке слизистой подэпителиально и вблизи кровеносных сосудов. Отдельные лимфоциты обнаруживаются в стенке секреторных отделов пищеводных желез между glanduloцитами и в просвете секреторных отделов. Кроме диффузно расположенных лимфоцитов, рядом с пищеводными железами часто встречаются лимфоидные узелки. В центрах некоторых узелков хорошо выражены более светлые участки – герминативные центры (рис. 1).

Морфофункциональная связь секреторных отделов желез с подэпителиальными лимфоидными узелками обеспечивает образование иммуносекреторных комплексов. Такие комплексы функционально обеспечивают защитный барьер за счет способности слизи выносить и удерживать на поверхности слизистых оболочек секреторные иммуноглобулины.

Количество лимфоидной ткани в стенке пищевода фазана увеличивается каудально. В зоне перехода пищевода в железистый желудок скопления лимфоидной ткани образуют у фазана пищеводные миндалины (рис. 2).

Пищевод перепела по количеству лимфоидных элементов в его стенке сходен с таковым фазана. Как и у фазана, подэпителиальная часть собственной пластинки слизистой оболочки и ее эпителиальный слой диффузно инфильтрированы лимфоцитами. В глубоком слое собственной пластинки расположены лимфатические узлы, часто они локализованы рядом с пищеводными железами. Железистый эпителий инфильтрирован малыми лимфоцитами.

У грача количество лимфоидных элементов в слизистой оболочке стенки пищевода заметно увеличено по сравнению с описанным у фазана и перепела. Лимфатические узелки расположены в собственной пластинке слизистой оболочки по всей длине пищевода (рис. 3), а в месте перехода его в железистый желудок их количество резко увеличивается и образует 5–6 пищеводных миндалин. Секреторные отделы желез очень разветвленные. Иммуносекреторный комплекс включает многочисленные первичные и вторичные (с герминативными центрами) лимфоидные узелки, которые находятся в морфофункциональной взаимосвязи с железами (рис. 4).

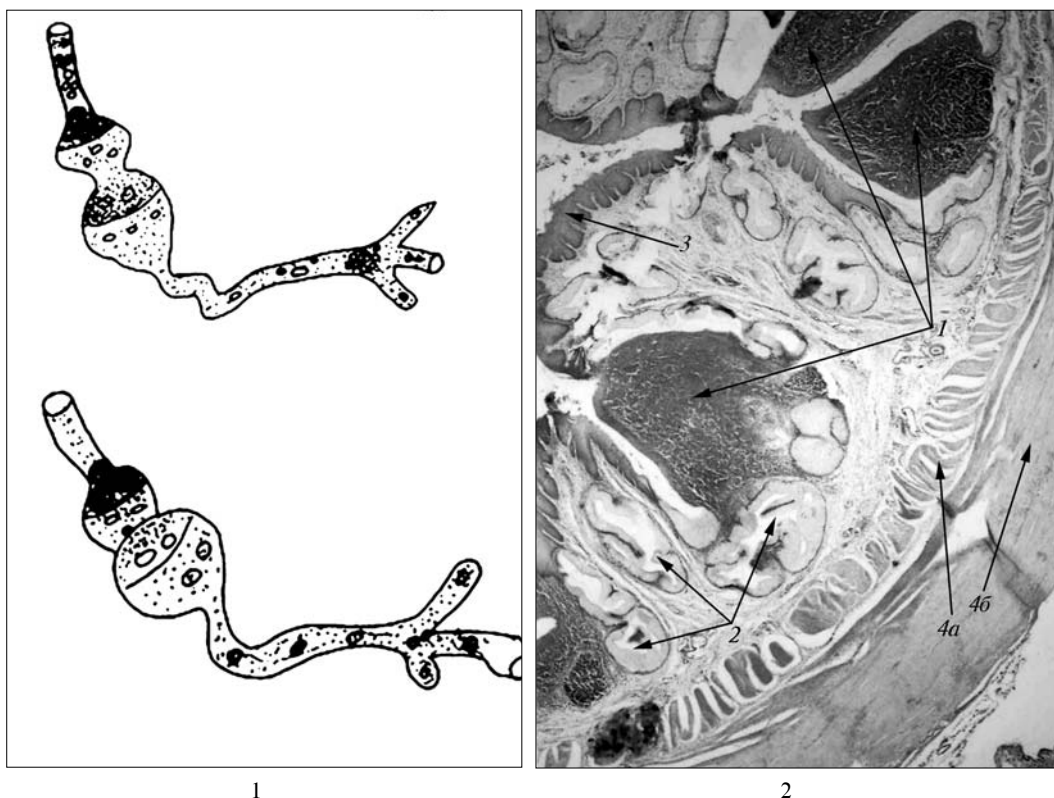


Рис. 1. Краниальный отдел пищевода фазана (*Phasianus colchicus*) на поперечном срезе: 1 – диффузное расположение лимфоцитов в собственной пластинке слизистой и секреторных отделах между glandulocytami; 2 – лимфоидные узелки; 3 – эпителиальный слой слизистой оболочки. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 200$ .

Fig. 1. Cros section of the cranial region of the oesophagus of *Phasianus colchicus*: 1 – the diffused location of the lymphocytes in the proper lamina of the mucosa and the secretory regions between the glandulocytes; 2 – lymphoid tubercles; 3 – epithelium of the mucosa. Tinctured by hematoxylin-eosine,  $\times 200$ .

Рис. 2. Пищеводные миндалины в области перехода пищевода в железистый желудок у фазана (*Phasianus colchicus*): 1 – пищеводные миндалины; 2 – пищеводные железы; 3 – эпителиальный слой слизистой оболочки; 4 – мышечная оболочка (а – продольный слой, б – циркулярный слой). Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 40$ .

Fig. 2. The oesophagus glands in the transition to the glandular stomach in *Phasianus colchicus*: 1 – oesophagus tubercles; 2 – oesophagus glands; 3 – epithelium of the mucosa; 4 – muscular tunica (a – longitudinal layer, b – circular layer). Tinctured by haematoxylin-eosine,  $\times 40$ .

В пищеводе зяблика и шурки золотистой отмечено незначительное количество лимфоидных элементов, представленных диффузно расположенными лимфоцитами возле пищеводных желез. Пищеводные миндалины у этих птиц в переходной зоне отсутствуют. Однако у шурки золотистой мы наблюдали интенсивную диффузную инфильтрацию лимфоцитами всех слоев слизистой оболочки в переходной зоне из пищевода в железистый желудок.

Стенки железистого и мускульного желудков фазана и перепела умеренно инфильтрированы лимфоцитами. У фазана в собственной пластинке слизистой оболочки желудка встречаются одиночные лимфоидные узелки овальной или округлой формы, наибольшее их количество имеет место в концентрически расположенных складках вокруг выводных протоков сложных желез. Между дольками сложных желез железистого желудка у фазана и перепела в подслизистом слое располагаются лимфоидные узелки. В зоне перехода железистого желудка в мышечный у фазана и перепела располагаются крупные лимфоидные образо-

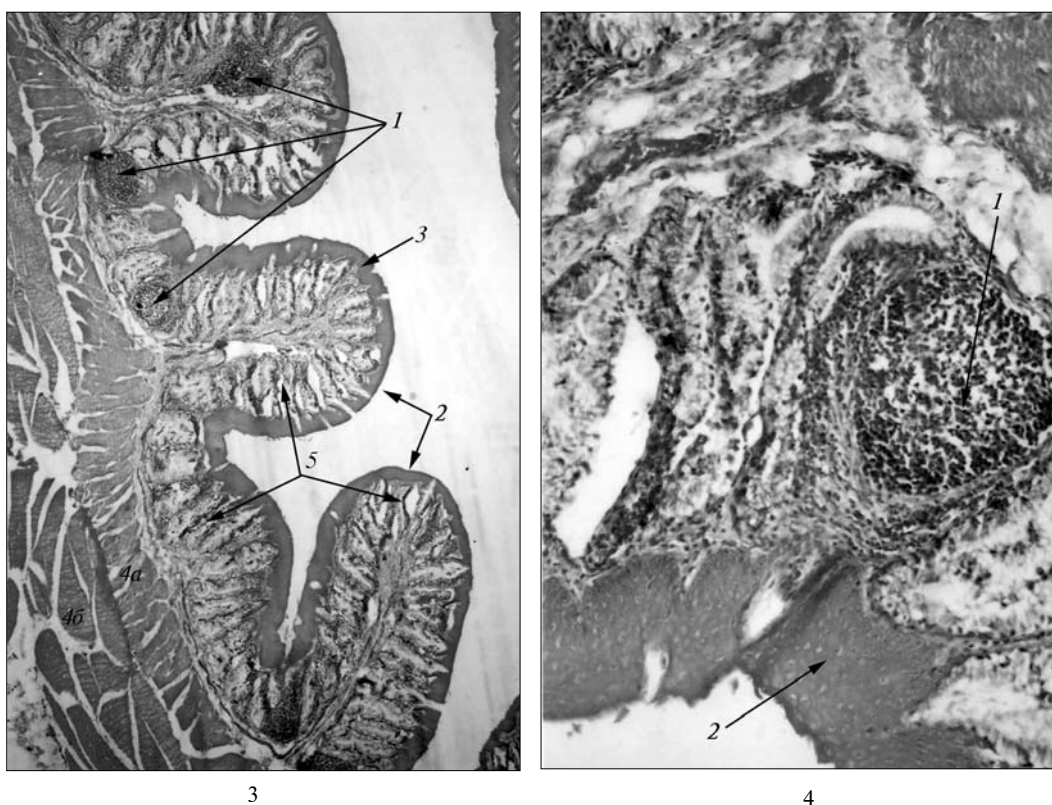


Рис. 3. Поперечный срез на уровне средней трети пищевода грача (*Corvus frugilegus*): 1 – лимфоидные узелки расположены в собственной пластинке слизистой оболочки между пищеводными железами; 2 – складки слизистой оболочки; 3 – эпителий слизистой оболочки; 4 – мышечная оболочка (а – продольный слой, б – циркулярный слой); 5 – слизистые железы. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 40$ .

Fig. 3. A cross section in the medium third of the oesophagus in *Corvus frugilegus*: 1 – the lymphoid trabecules are located in the proper lamina of the mucosa between the oesophagus glands; 2 – folds of the mucosa; 3 – epithelium of the mucosa; 4 – muscular tunica (a – longitudinal layer, b – circular layer); 5 – mucous gland. Tinctured by haematoxylin-eosine,  $\times 40$ .

Рис. 4. Пищевод грача, поперечный срез в области средней трети пищевода (*Corvus frugilegus*): 1 – лимфатический узелок расположен между пищеводными железами; 2 – эпителиальный слой слизистой оболочки. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 200$ .

Fig. 4. A cross section in the medium third of the esophagus in *Corvus frugilegus*: 1 – the lymphatic trabecule is located between the oesophagus glands; 2 – epithelial layer of the mucosa. Tinctured by haematoxylin-eosine,  $\times 200$ .

вания, представленные диффузными и нодулярными скоплениями лимфоидной ткани в собственной пластинке слизистой оболочки (рис. 5). У грача в собственной пластинке слизистой оболочки и в подслизистой основе железистого желудка встречаются многочисленные нодулярные, реже диффузные скопления лимфоцитов. Иногда отмечается инфильтрация лимфоцитами прослоек рыхлой соединительной ткани между сложными железами (рис. 6). Характерной особенностью собственной пластинки слизистой оболочки мышечного желудка грача является интенсивная инфильтрация его лимфоцитами и лимфоидными узелками, которые располагаются между трубчатыми железами (рис. 7). У зяблика и щурки золотистой лимфоидные элементы локализованы преимущественно в серозной оболочке и между слоями мышечной оболочки, тогда как в собственной пластинке слизистой диффузно расположенные лимфоциты встречаются редко.

В стенке тонкого кишечника, начиная с двенадцатиперстной кишки, лимфоидные элементы присутствуют у всех исследованных видов птиц, однако

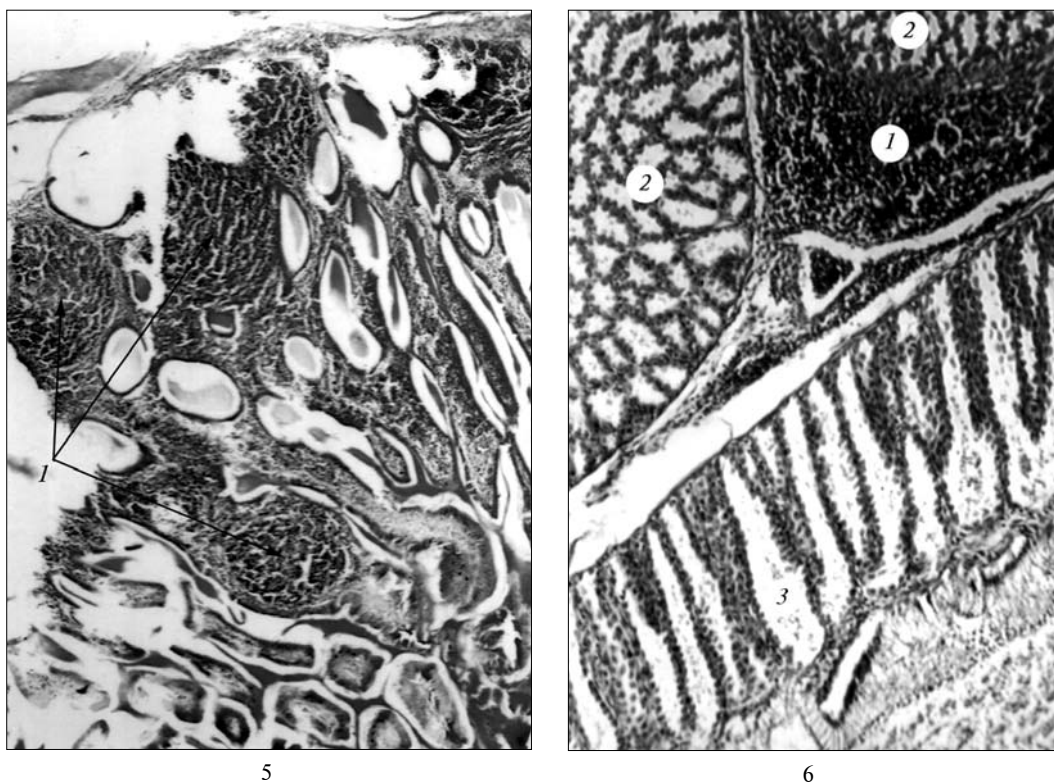


Рис. 5. Область перехода железистого желудка в мышечный у перепела (*Coturnix coturnix*), поперечный срез: 1 – лимфоидные узелки в собственной пластинке слизистой оболочки. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 40$ .

Fig. 5. A section in the transition from glandular stomach to gizzard in *Coturnix coturnix*: 1 – the lymphoid trabecules in the proper lamina of the mucosa. Tintured by haematoxylin-eosine,  $\times 40$ .

Рис. 6. Стенка железистого желудка грача (*Corvus frugilegus*) на поперечном срезе: 1 – лимфоидный узелок среди долек глубоких сложных желез, расположенных в подслизистом слое; 2 – глубокая сложная железа. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 200$ .

Fig. 6. A section of a proventriculus wall in *Corvus frugilegus*: 1 – lymphoid tubercle between the lobules of deep complex glands located in the submucosal layer; 2 – deep complex gland. Tintured by haematoxylin-eosine,  $\times 200$ .

количественно они отличаются: более интенсивно инфильтрирована собственная пластинка слизистой оболочки кишки у фазана и грача, в меньшей степени у зяблика и шурки золотистой. У фазана нодулярные лимфоидные образования часто локализуются в верхней трети кишечных ворсинок (рис. 8). У грача в двенадцатиперстной кишке имеет место интенсивная диффузная инфильтрация лимфоцитами всей собственной пластинки, как в толще ворсинок, так и в зоне расположения крипт, что характерно для всего тонкого отдела кишечника. У зяблика и реже у шурки золотистой в собственной пластинке слизистой двенадцатиперстной кишки встречаются одиночные лимфоидные узелки. У этих видов птиц лимфоидные образования нередко встречаются и в брыжейке.

У всех исследованных птиц тощая и подвздошная кишки умеренно инфильтрированы диффузно расположенными лимфоцитами и отдельными лимфоидными узелками. Необходимо отметить, что практически у всех птиц все слои стенки тонкого кишечника инфильтрированы лимфоидными элементами.

В толстом кишечнике (слепые и прямая кишки) у исследованных птиц всех трофических групп лимфоидные элементы достигают значительного развития, особенно в слепых кишках, где они образуют миндалину слепой кишки (пере-

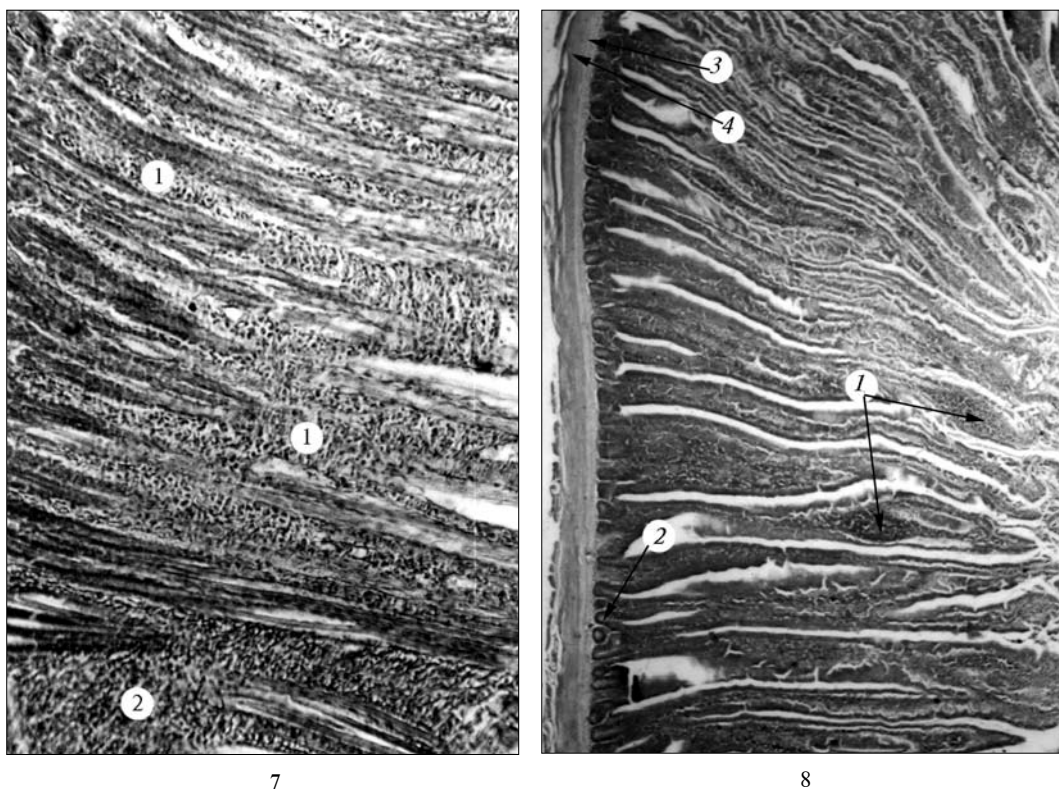


Рис. 7. Продольный срез стенки мышечного желудка грача (*Corvus frugilegus*): 1 – диффузно расположенные лимфоциты; 2 – лимфоидные узелки между трубчатыми железами собственной пластинки слизистой оболочки. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 100$ .

Fig. 7. A longitudinal section of a gizzard wall in *Corvus frugilegus*: 1 – the diffused lymphocytes; 2 – lymphoid tubercles between the tubular glands of the proper lamina of the mucosa. Tintured by haematoxylin-eosine,  $\times 100$ .

Рис. 8. Двенадцатиперстная кишка фазана на поперечном срезе (*Phasianus colchicus*): 1 – лимфоидные узелки, расположенные между ворсинками; 2 – крипта; 3 – мышечная пластинка слизистой оболочки; 4 – мышечная оболочка. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 40$ .

Fig. 8. A cross section of the duodenum in *Phasianus colchicus*: 1 – the lymphoid tubercles located between the villi; 2 – crypt; 3 – muscular lamina of the mucosa; 4 – muscular tunica. Tintured by haematoxylin-eosine,  $\times 40$ .

пел, фазан), расположенную в области шейки около устья кишки (рис. 9). Степень развития лимфоидной ткани в слизистой оболочке слепой кишки неодинакова у птиц различных трофических групп. У фазана, перепела и, в меньшей степени, у грача, в строении слепых кишок четко выделяется шейка, тело, ампула. Тогда как у зяблика и щурки золотистой ампула в слепых кишках не выражена. Согласно результатам наших исследований, у фазана и перепела скопление лимфоидной ткани в виде нодулярных образований и диффузных полей характерны для слизистой оболочки дорсомедиальной части стенки шейки и тела, тогда как в ампуле она имеет строение типичное для прямой кишки. В отдельных складках собственной пластинки слизистой оболочки слепой кишки фазана и перепела лимфоидные образования имеют вид сконцентрированных солитарных фолликулов. У зяблика, в связи с отсутствием ампулы в слепой кишке, собственная пластинка слизистой оболочки на всем протяжении обильно инфильтрована лимфоидными элементами (рис. 10).

У всех видов исследованных птиц среди скоплений лимфоидной ткани в слизистой оболочке слепых кишок сохраняются кишечные крипты.

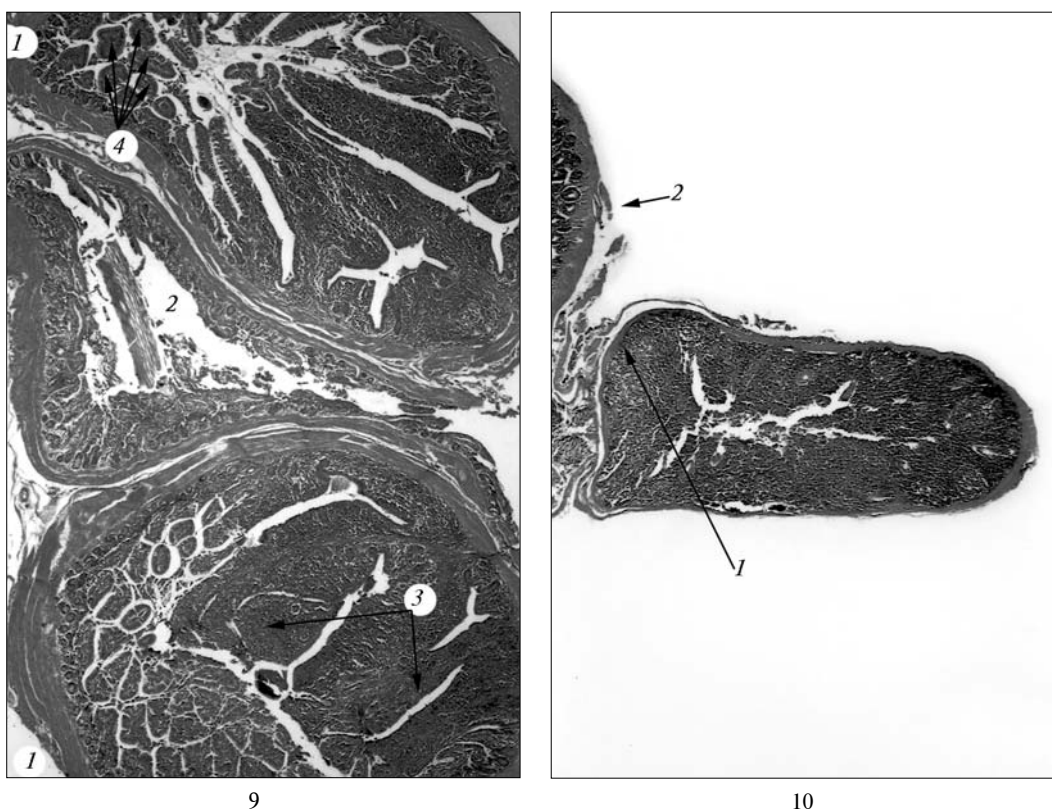


Рис. 9. Парные слепые кишки перепела (*Coturnix coturnix*) на поперечном срезе в области шейки: 1 – слепые кишки; 2 – полость прямой кишки; 3 – лимфоидные узелки; 4 – крипты. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 40$ .

Fig. 9. A cross section of the caeca in *Coturnix coturnix*: 1 – caeca; 2 – caecum cavity; 3 – lymphoid tubercles; 4 – crypts. Tinctured by haematoxylin-eosine,  $\times 40$ .

Рис. 10. Слепая кишка зяблика (*Frangilla coelebs*) на поперечном срезе в области шейки: 1 – лимфоидные узелки в собственной пластинке слизистой оболочки; 2 – прямая кишка. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 40$ .

Fig. 10. A cross section of the caecum in *Frangilla coelebs*: 1 – lymphoid trabecules in the proper lamina of the mucosa; 2 – rectum. Tinctured by haematoxylin-eosine,  $\times 40$ .

Слизистая оболочка прямой кишки исследованных птиц всех трофических групп характеризуется диффузной инфильтрацией лимфоцитов (рис. 11). У грача и реже у фазана, перепела, зяблика и щурки золотистой в собственной пластинке слизистой оболочки встречаются солитарные лимфоидные узелки. Мышечная и серозная оболочки прямой кишки практически всех исследованных птиц инфильтрированы незначительным количеством лимфоидной ткани.

### Обсуждение

Приведенные материалы, как и ранее опубликованные нами данные (Коц и др., 2002; Ковтун и др., 2003), показывают определенную взаимосвязь между особенностями пищевой специализации птиц и степенью развития в кишечном тракте лимфоидных элементов. Очевидно, не случайно в наибольшем количестве лимфоидные элементы представлены в кишечном тракте грача, который являясь практически всеядным, зачастую питается на свалках и в кишечный тракт которого вместе с отходами пищевых производств, мясокомбинатов, падалью и др. могут попадать различные, в том числе и патогенные, микроорганизмы.

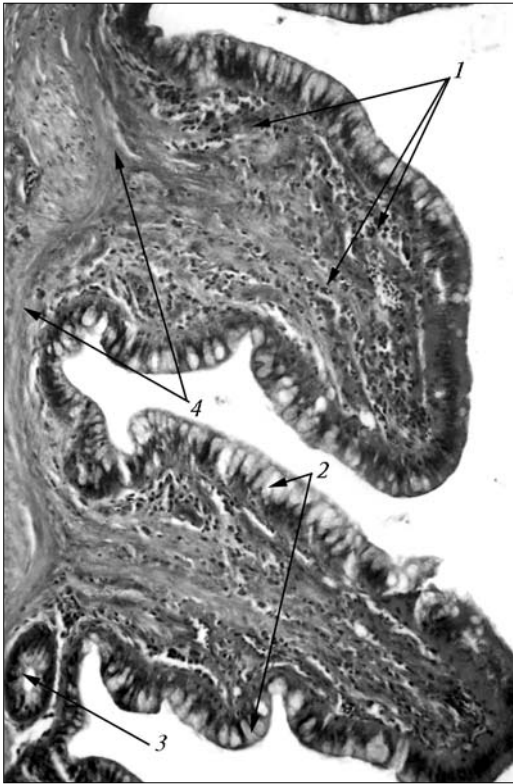


Рис. 11. Прямая кишка фазана на поперечном срезе (*Phasianus colchicus*): 1 – диффузно расположенные лимфоциты в собственной пластинке слизистой оболочки; 2 – бокаловидные клетки; 3 – крипта; 4 – мышечная пластинка слизистой оболочки. Окр.: гематоксилин-эозин. Увел.  $\times 200$ .

Fig. 11. A cross section of the colon in *Phasianus colchicus*: 1 – the diffused lymphocytes in the proper lamina of the mucosa; 2 – goblet cells; 3 – crypt; 4 – muscle lamina of the mucosa. Tinctured by haematoxylin-eosine  $\times 200$ .

У птиц отсутствуют глоточные миндалины (пища не задерживается в ротовой полости) и это, очевидно, компенсируется лимфоидным аппаратом пищевода, включая и пищеводные миндалины в месте перехода пищевода в железистый желудок. Наличие значительного количества лимфоидных элементов в кишечной трубке фазана и перепела связано с тем, что в их кишечный тракт вместе с растительным кормом попадают бактерии, микроорганизмы, а также продукты их жизнедеятельности – токсины.

Пища насекомоядной шурки золотистой во многом лишена факторов, приведенных для пищи фазана, грача и перепела, так как она ловит насекомых в полете. Активные, летающие насекомые, именно такими питается шурка, видимо, являются более «здоровыми» и чистыми (в санитарном отношении) объектами питания. Зяблик в репродуктивный период питается насекомыми, а ранней весной и осенью он легко переключается на питание семенами различных растений. В процессе исследований нами были отмечены между этими видами некоторые количественные различия лимфоидных элементов в стенке пищеварительного тракта. То, что у шурки золотистой лимфоидных образований заметно меньше, чем у зяблика, очевидно, можно объяснить способом добывания пищи и тем,

что шурка золотистая питается жалящими насекомыми, ядовитые железы которых содержат антисептические вещества. Взаимосвязь между инфильтрацией пищеварительной трубки лимфоидными элементами и объектами питания демонстрируют цапли: у видов, в пище которых преобладает рыба, стенки кишечной трубки более инфильтрованы лимфоидными элементами (большая белая цапля и серая цапля), чем у видов, поедающих меньшее количество рыбы – цапля рыжая (Коц и др., 2002). Видимо, это также связано с тем, что цапли отлавливают преимущественно большую и ослабленную рыбу.

Приведенные данные, как и данные литературы по млекопитающим, трактуются однозначно: лимфоидные структуры кишечной трубки выполняют защитную (иммунную) функцию в пищеварительном тракте локально; они осуществляют иммунный контроль как на поверхности слизистой оболочки пищеварительного тракта, так и в толще его стенки (Сапин, 1978). Известно, что лимфоцитам свойственна повышенная способность к миграции, они «легко мобилизуемы». Д. Александер (Alexander, 1974) считает, что миграция лимфоцитов всегда есть ответом на антигенный раздражитель. Высказывались мысли, что лимфоциты, которые мигрировали в эпителиальный покров, вступают там в



контакт с антигенами, обезвреживая их, а затем возвращаются в лимфоидную ткань и продолжают выполнять иммунную функцию (Meuer et al., 1976). В лимфоидных узелках обнаружены центры размножения лимфоцитов – герминативные центры. Таким образом, можно говорить о двойной иммунной защите пищеварительного тракта: общей иммунной системой организма и региональной иммунной системой пищеварительного тракта.

Известно, что и другие системы органов также имеют свои иммунокомпетентные структуры (клетки, ткани), которые появляются уже в пренатальном периоде развития. Так, например, показано, что в коже крупного рогатого скота иммунокомпетентные клетки появляются и дифференцируются с 3-го по 7-й месяцы пренатального онтогенеза. Фиксированная лимфоидная ткань выявляется в коже семимесячного плода и представлена скоплением лимфоцитов в лимфоцитарной зоне дермы (Кацы, Кретов, 2003).

Из вышеизложенного следует предположение, что в эволюционном аспекте иммунная система создавалась как бы в два этапа: первоначально каждая из систем органов (возможно и отдельные органы) животных имела «собственную» систему иммунной защиты; на втором этапе, возможно на базе региональных систем (путем рекрутирования от них иммунокомпетентных элементов), была создана общеорганизменная иммунная система. При этом «региональные» иммунные системы, особенно в пограничных экзосоматических органах и тканях не потеряли своего значения, обеспечивая им двойную защиту.

### Заключение

В пищеварительном тракте птиц (как и млекопитающих) имеются лимфоидные иммунокомпетентные структуры, которые можно сгруппировать по их концентрации и топографии: лимфоциты, расположенные между эпителиоцитами; лимфоциты, диффузно расположенные в собственной пластинке слизистой оболочки, в мышечной и серозной оболочках; лимфоидные узелки – в собственной пластинке слизистой оболочки; иммуносекреторный комплекс; лимфоидные миндалины, расположенные в зоне перехода пищевода в желудок и в устьях слепых кишок; лимфоидные бляшки.

Взаимосвязь между количеством и топографией лимфоидных элементов в пищеварительном тракте птиц и особенностями их питания и способом добывания пищи представляется очевидной, что подтверждает причастность их к защитной (иммунной) функции. Таким образом, можно говорить о двойной иммунной защите органов пищеварительной системы.

У большинства исследованных птиц просматривается общая закономерность – наиболее развиты лимфоидные элементы в пищеварительном тракте в местах перехода из одного отдела в другой.

- Кацы Г. Д., Кретов А. А.* Роль иммунной и эндокринной систем в процессе внутреннего иммуногенеза кожи крупного рогатого скота // Актуальні питання фармацевтичної та медичної науки та практики : Зб. наук. статей – Запоріжжя : Вид-во ЗДМУ, 2003. – Вип. 11. – С. 75–81.
- 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 : Зб. наук. статей – Запоріжжя : Вид-во ЗДМУ, 2003. – Вип. 11. – С. 88–92.
- Коц С. М., Бирка В. С., Харченко Л. П.* Лимфоїдні утворення травного тракту птахів родини чаплеві // Біологія та валеологія : Зб. наук. праць. – Харків : ХДПУ, 2002. – Вип. 5. – С. 14–26.
- Крок Г. С.* Гистология и анатомия сельскохозяйственных птиц. – М. : Сельхозгиз, 1962. – 354 с.
- Петров Р. В.* Иммунология и иммуногенетика. – М. : Медицина, 1976. – 336 с.
- Преображенский Б. С., Попова Г. Н.* Ангина, хронический тонзиллит и сопряженные с ними заболевания. – М. : Медицина, 1970. – 384 с.
- Сипин М. Р.* Лимфатический узел: (структура и функции). – М. : Медицина, 1978. – 271 с.
- Сипин М. Р., Бартош Н. О.* Локальные особенности синусов брыжеечных лимфатических узлов // Арх. гистол. и эмбриол. – 1982. – № 9. – С. 64–70.

- Сапин М. Р., Этинген Л. Е. Иммунная система человека (Для иммунологов, морфологов, патологов). — М. : Медицина, 1996. — 300 с.
- Фриденштейн А. Я., Лурия Е. А. Клеточные основы кроветворного микроокружения. — М. : Медицина, 1988. — 215 с.
- Alexander I. W., God R. A. Иммунология хирургов: Пер. с англ. — М. : Медицина, 1974. — 243 с.
- Ferguson A. Intraepithelial lymphocytes of the small intestine // Gut. — 1977. — **18**. — P. 921–937.
- Fichtelius K. E. The gut epithelium — a first level lymphoid organ // Exp. Cell. Res. — 1968. — **49**. — P. 87–104.
- Meyer A., Cotteshager T., Koburge F. Experimental studies on the development of the thymus // J. Exp. Med. — 1976. — **126**, N 4. — P. 715–726.
- Seeling L., Billingham R. E. Quantitative studies on tissue transplantation immunity. J. The survival times of skin homografts. Exchanged. Between members of different inbred strains of mice // Proc. Natl.-Acad. Sci. — 1980. — N 143. — P. 43–56.