ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ СТЕНКИ ТОЛСТОЙ КИШКИ У ПЛОДОВ И НОВОРОЖДЕННЫХ ТЕЛЯТ

В. А. Здравинин, доктор ветеринарных наук, профессор; Н. П. Пугачева, доцент

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования «Пензенский государственный аграрный университет»,
Россия, т. 89534451620, e-mail: vzdor_64@mail.ru

Статья посвящена исследованиям тканей толстого кишечника в аспекте формирования его иммунной системы. У плодов 3-4,5 месяцев в слизистой оболочке слепой и ободочной кишок появляются первые рассеянные скопления лимфоцитов. У новорожденных телят в составе лимфоузлов преобладают средние и малые лимфоциты, большие лимфоциты и стромальные клетки (45,2; 16,1 и 15,6 %). На протяжении всего плодного и новорожденного этапов развития между эпителиоцитами выявляются клетки «мигранты» соединительной ткани, их количество постепенно увеличивается, причем количество специфических «мигрантов» больше в ворсинках, чем в криптах. Гистохимическим исследованием установлено накопление в лимфоцитах «мигрантах» кислых белков, -SH-групп белков и рибонуклеопротеидов, выявлена закономерность развития межклеточного вещества в соединительной ткани кишечной стенки и рассмотрены этапы развития самой соединительной ткани.

Ключевые слова: лимфоциты, лимфоузлы, эпителиоциты, клетки «мигранты», глобулярные лейкоциты, соединительная ткань стенок толстой кишки.

Введение

Изучение закономерностей развития пищеварительной системы, в том числе толстого кишечника, является важной предпосылкой разработки системы питания, профилактики и диагностики различных заболеваний.

Значительное количество исследований, посвященных пищеварительной системе животных, затрагивает общие вопросы строения и закономерностей роста желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) в онтогенезе [1, 3-6, 10, 16, 20]. Гистохимическое строение нейроцитов освещено в работах В. И. Бубнова [2], В. Н. Ильдута [9], Э. В. Кизим [11] и др. Морфология и гистология тонкого кишечника изучена довольно подробно [7, 14, 16, 18]. Из зарубежных источников в качестве примера приведем работы J. Thomas [23], W. Dobbins [22], D. Darlington [21]. Вопросами, близкими к теме данной статьи, занимались К. А. Зуфаров [8], О. В. Красовитова [12], А. Б. Панфилов [13], Л. П. Тельцов [18, 19], А. Н. Степанов [15] и др.

Анализ имеющихся источников показывает, что толстая кишка у плодов и новорожденных телят (особенно ее иммунная система) с гистологической и цитохимиче-

ской точек зрения недостаточно изучена. Поэтому в ходе исследования были поставлены и решены задачи по изучению: 1) закладки, формирования и специализации иммунных систем толстой кишки у плодов и новорожденных телят; 2) динамики цитометрических показателей клеток толстой кишки; 3) возрастной динамики распределения клеточных дифферентов «мигрантов» в ворсинках и криптах толстой кишки на плодном и новорожденном этапах развития.

Методы и материалы

Материалом исследования являлись плоды и новорожденные телята, их толстая кишка (ее составляющие: слепая, ободочная, прямая). Кусочки тканей брались из разных отделов толстой кишки: краниального, среднего и каудального. Материал фиксировался стандартным методом для гистологических, гистофизиологических и гистохимических исследований. Цитометрия проводилась путем измерения короткого и длинного диаметров ядра, высоты и ширины клетки. Вычислялась площадь ядра и клетки и выводилось ядерно-цитоплазматическое отношение. Для статистического анализа всех результатов использовались такие показатели, как

средняя арифметическая, ошибка средней арифметической, коэффициент корреляции, вероятность ошибки.

Результаты

В стенке кишечника процесс закладки и развития иммунной системы начинается с дифференцировки клеток мезенхимы в лимфоциты. На плодном этапе развития (2-5 месяцев) начинается миграция лимфоцитов в кишечную полость. Цитоплазма мигрирующих лимфоцитов содержит сульфатированные, -SH-группы белков, рибонуклеопротеиды, нуклеиновые кислоты. Ядра мигрирующих лимфоцитов богаты ДНК и ДНП (дезоксирибонуклеопротеидами).

Первые диффузные скопления лимфоцитов выявляются в собственной пластине слизистой оболочки ободочной и слепой кишок у плодов 3-4,5 месяцев. Одиночные мелкие лимфоузлы первоначально в возрасте 4,5-5 месяцев плода фиксируются в прямой, а в 5-6 месяцев – в ободочной и слепой кишках.

В 6-7 месячном плодном возрасте пейеровы бляшки формируются из лимфоцитов и лимфоузлов. К возрасту 7 месяцев лимфоузлы стенки толстой кишки принимают типичную форму. В прямой кишке встречаются одиночные лимфоузлы. В слепой и ободочной кишках они имеют вид обобщенных фолликулов и определяются в кишечной стенке, располагаясь с противоположной стороны брыжейки. Предшественники плазмобластов впервые выявляются среди бластических клеток и лимфоцитов в возрасте плода 4,5-5 месяцев.

Единичные плазмобласты у плодов 6-7 месяцев обнаруживаются не только в лимфоузлах, но и в соединительной ткани (СТ) дегенерирующих ворсинок.

Клеточный состав лимфоузлов у семимесячных плодов выглядит следующим образом: средние и малые лимфоциты – 38,6 %; большие лимфоциты – 14,8 %; стромальные клетки – 13,3 %; бласты – 6,8 %; нейтрофилы – 0,3 %; плазмобласты – 0,2 %; плазмоциты – 0,2 %; лаброциты – 0,1 %. В дальнейшем, на протяжении плодного и новорожденного этапов развития, в лимфоузлах происходит постепенное увеличение указанного клеточного состава, а с пяти суточного возраста телят в них обнаруживаются и эозинофилы. В составе лимфоузлов телят возраста 15 суток средние и малые лимфоциты, по-прежнему, доминируют, наряду с большими лимфоцитами и стромальными клетками, что выражается в процентном отношении как 45,2; 16,1 и 15,6 %.

При увеличении количества дегенерирующих клеток происходит увеличение де-

лящихся клеток. Проводя морфометрические исследования лимфоузлов можно сделать вывод, что происходит постепенное увеличение продольного диаметра лимфоузла и одновременно уменьшается толщина СТ между лимфоузлами на плодном и новорожденном этапах развития, у телят в возрасте 15 суток – $251,3 \pm 12,6$ и $39,9 \pm 1,8$ мкм соответственно. Увеличивается процентное соотношение продольного диаметра лимфоузлов к интервалу между ними от 1,5 % у шестимесячных плодов до 6,3 % у телят в возрасте 15 суток. Увеличение происходит постепенно. Наибольшее увеличение наблюдается у плодов семь и девять месяцев и у пятисуточных телят. Количество лимфоузлов в обобщенных лимфоузлах также возрастает от 5,5 у семимесячных плодов до 13,7 лимфоузлов у телят возраста 15 суток.

С момента образования на 50-70 суток эпителиально-соединительно-тканых выростов и на протяжении всего плодного и новорожденного этапов развития между эпителиоцитами выявляются клетки «мигранты» СТ, состоящие изначально именно из лимфоцитов, далее в состав их входят также базофилы, эозинофилы, лаброциты. Количество клеток «мигрантов» на плодном и новорожденном этапах развития, в целом, постепенно увеличивается, что выражается в уменьшении соотношения количества эпителиоцитов к «мигрантам» от 26,7:1 у трех месячных плодов до 6,8:1 у телят возраста 15 суток. В начале число клеток «мигрантов» у плодов до девяти месяцев возрастает до 1:7,3, снижается у новорожденных телят до 1:8,4, увеличивается у суточных телят до 1:7,6, резко возрастает у пяти суточных телят до 1:4,7 и далее постепенно снижается к возрасту телят 15 суток до 1:6,8. Клетки «мигранты» в 95,2 % выявляются в базальной области эпителиального пласта ниже ядер эпителиоцитов, в области ядер в 4,3 % и около 0,5 % их локализуется в апикальной области клетки.

«Мигранты» располагаются в межклеточном пространстве. Момент пересечения ими базальной мембраны и области щеточной каемки нами не обнаружен. Но при гистологическом, гистохимическом и электронно-микроскопическом исследованиях эти клетки прослеживаются в полости толстой кишки. Часть клеток «мигрантов» подвергается дегенеративным изменениям по мере продвижения эпителиального пласта к вершине ворсинок. В их ядрах обнаруживается агрегация хроматина, а в цитоплазме – вакуолизация и образование светлого ореола вокруг ядра. Такие клетки трудно

относит к какой-нибудь клеточной популяции СТ. Большинство из них остается без цитохимических изменений, а иногда, наоборот, их реакция усиливается. В ядре и цитоплазме «мигрантов» наблюдается усиленный обмен РНП, суммарных белков и -SH-групп белков, а интенсивность реакции на протеоглики, кислые гликозаминогликаны (ГАГ) типа гиалуроновой кислоты снижается.

На позднеплодной стадии развития среди клеток «мигрантов» встречаются одиночные глобулярные или зернистые лейкоциты. По своему строению они схожи с эозинофилами, однако, гранулы их крупнее, а ядра окрашиваются интенсивно по Фельгену. Первоначально глобулярные лейкоциты у плодов выявляются в области крипт слепой кишки, несколько позднее в ободочной и прямой кишках и среди специализированного эпителия (фолликулярно-ассоциативного) над солитарными фолликулами. Чаще всего глобулярные лейкоциты встречаются в эпителии крипт прямой кишки.

Исследования возрастной динамики распределения (в процентном выражении) клеточных дифферентов «мигрантов» в ворсинках и криптах толстой кишки на плодном и новорожденном этапах развития показали, что количество «мигрантов» со специфическим строением, «мигрантов» лимфоцитов и эозинофилов, включая глобулярные лейкоциты, больше в ворсинках на среднеплодной стадии развития, чем в криптах. Количество же «мигрантов», утративших специфическое строение, «мигрантов» лаброцитов, а также «мигрантов» базофилов, нейтрофилов, макрофагов больше в криптах по сравнению с ворсинками. Лимфоциты «мигранты» в базальной области эпителия выявляются в 72,0 % случаев, на уровне ядер – 17,7 %, в апикальной области – в 10,3 %. В криптах в области базальной мембраны, они выявляются в 96,2 %, на уровне ядер – в 3,8 % и не выявляются в апикальной области крипт. Гистохимическим исследованием установлено накопление в лимфоцитах «мигрантах» кислых белков, -SH-групп белков и рибонуклеопротеидов (РНП). Эозинофилы и глобулярные лейкоциты у телят в возрасте 15 суток в криптах локализуются в базальной мембране – в 79,2 %, на уровне ядер – в 18,8 % и в апикальной области – в 2,0 % случаев.

В глобулярных лейкоцитах происходит накопление РНП, -SH-групп белков, кислых белков и аминокислоты-триптофана. Гранулы глобулярных лейкоцитов α-метахроматичные при окраске толуидиновым синим (ТС) (рН 3,0-4,0), окрашиваются по Шубичу.

Следует отметить, что лаброциты межэпителиальные меньше по размерам, в сравнении с лаброцитами соединительной ткани. Хроматины их ядра окрашиваются гомогенно, гранулы теряют способность к α-метахромазии. В «мигрантах» лаброцитах выявляются суммарные белки, -SH-, -S-S-, -COOH-, -NH₂-группы белков, РНП. Остальные клетки «мигранты» (базофилы, нейтрофилы, макрофагоциты) составляют незначительную часть и локализуются они преимущественно в базальной области эпителиального пласта.

Наряду с индукционно-формативной формой взаимосвязи между эпителием и СТ на плодном этапе развития устанавливается лимфоидная форма развития по А. Н. Студенцову [12]. Конкретно, это находит выражение в миграции клеток СТ в пласт эпителия, и, скорее всего, поступление продуктов их распада или их самих обратно в СТ. Уже на плодном этапе развития происходит считка информации при антигенных воздействиях и проявление защитной иммунной роли лимфоидных структур слизистой оболочки толстой кишки.

Развитие СТ, ее клеток и межклеточного вещества (МВ) стенки толстой кишки подчинено каудально-краниальному и брыжеечно-дистальному градиентам и находится в тесной взаимосвязи с другими тканями.

В пластине слизистой оболочки толстой кишки соединительная ткань развивается по типу ретикулярной, а в подслизистом слое, в мышечной и серозной оболочках – по типу рыхлой волокнистой соединительной ткани. Первыми в межклеточном веществе обнаруживаются гликоген, протеоглики, гиалуроновая кислота, хондроитин, суммарные белки и белковые группы, а затем появляются коллагеновые волокна и структурные гликопротеины. Соединительная ткань стенок толстой кишки у плодов и новорожденных телят развивается согласно общим закономерностям организации, структуры и развития тканей. Конкретно речь идет о двух этапах: в первую очередь, это закладка и формирование тканевых систем, характерных для рыхлой соединительной ткани толстой кишки (от 30-34 суток до 2,5-3,5 месяцев), второй этап – формирование собственно тканевых систем соединительной ткани – истинных, специфических, называемых волокнистой соединительной тканью (от 2,5-3,5 до 7,5 месяцев).

Заключение

Пейеровы бляшки формируются в возрасте плода 6-7 месяцев. К этому же периоду лимфоузлы стенки толстой киш-

ки принимают свою типичную форму. Эпителиально-соединительно-тканые выросты образуются на 50-70 сутки и далее на протяжении всего плодного и новорожденного этапов между эпителиоцитами на-

блюдаются клетки «мигранты» СТ, количество которых постепенно увеличивается, а на позднеплодной стадии среди них встречаются одиночные глобулярные (зернистые) лейкоциты.

Литература

1. Антошина, Л. П. Функциональная морфология слизистой оболочки стенки тонкой кишки новорожденных телят черно-пестрой породы: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Л. П. Антошина. – Саранск, 1996. – 20 с.
2. Бубнов, В. И. Морфологическое и гистохимическое строение экстрамуральных и интрамуральных ганглиев желудочно-кишечного тракта свиней в норме и при заболевании их рожей: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук / В. И. Бубнов. – Омск, 1966. – 20 с.
3. Васильев, К. А. Внутритрубочное развитие печени, желудка и кишечника яка и крупного рогатого скота: автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора ветеринарных наук / К. А. Васильев. – Оренбург, 1968. – 44 с.
4. Вишневская, М. Д. Закономерности роста желудочно-кишечного тракта в онтогенезе крупного рогатого скота / М. Д. Вишневская // Животноводство. – 1960. – № 7. – С. 54-60.
5. Давлетова, Л. В. Закономерности формирования органов пищеварения у сельскохозяйственных животных в период внутритрубочного развития / Л. В. Давлетова // Сельскохозяйственная биология. – 1967. – № 3. – С. 400-410.
6. Дзигилевич, К. И. Возрастная морфология и гистохимия переходных отделов желудочно-кишечного тракта у плодов крупного рогатого скота: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / К. И. Дзигилевич. – Омск, 1974. – 21 с.
7. Добрынина, И. В. Морфология и гистохимия соединительной ткани слизистой оболочки тонкой кишки в эмбриогенезе / И. В. Добрынина, Л. П. Тельцов // Экологические проблемы патологии, фармакологии и терапии животных. – Воронеж, 1997. – С. 66-67.
8. О взаимодействии эпителиальных и соединительных клеток слизистой кишечника при экспериментальной инфекции / К. А. Zufarov, И. М. Байбеков, И. И. Мухамедов, П. И. Зияев // Реактивность и пластичность эпителия и соединительной ткани в нормальном эксперименте и патологических условиях. – Свердловск, 1974. – С. 97-98.
9. Ильдудова, В. Н. Возрастные особенности морфологии интрамуральных нейроцитов толстого отдела кишечника крупного рогатого скота: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / В. Н. Ильдудова. – Казань, 1989. – 16 с.
10. Ирикина, И. В. Закономерности развития гладкой мышечной ткани стенки тонкой кишки в эмбриогенезе / И. В. Ирикина, Л. П. Тельцов // 28 Огаревские чтения: сборник материалов научной конференции. – Саранск, 1998. – Ч. 4. – С. 136-137.
11. Гистология белков нервных клеток толстой кишки у зародышей и новорожденных животных / Э. В. Кизим, Л. П. Тельцов, В. Н. Родин, В. А. Здоровинин // Морфология. – 2002. – № 2-3. – С. 69-70.
12. Красовитова, О. В. Развитие эпителия стенки толстой кишки на позднем этапе развития зародыша / О. В. Красовитова, Л. П. Тельцов, В. А. Здоровинин // Естественно-технические исследования: теория, методы и практика: сборник научных трудов. – Вып. 1. – Саранск: СВМО, 2000. – 134 с.
13. Панфилов, А. Б. Гистогенез лимфоцитарного аппарата и кишечной ассоциированной лимфоидной ткани у свиней: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук / А. Б. Панфилов. – Санкт-Петербург, 1991. – 18 с.
14. Романова, Т. А. Морфология и гистохимия энтероцитов тонкой кишки у плодов и новорожденных телят: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Т. А. Романова. – Саранск, 1999. – 20 с.
15. Степанов, А. Н. Морфофункциональное развитие эпителия слизистой оболочки стенки тонкой и толстой кишок у телочек черно-пестрой породы в возрасте от 6 до 18 месяцев: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / А. Н. Степанов. – Саранск, 2004. – 19 с.
16. Столяров, В. А. Закономерности развития тканей тонкой кишки у плодов и телят черно-пестрой породы: диссертация на соискание ученой степени доктора ветеринарных наук / В. А. Столяров. – Саранск, 2001. – 435 с.
17. Студенцов, А. П. Ветеринарное акушерство и гинекология / А. П. Студенцов, В. С. Шипилов, Л. Г. Субботина, О. Н. Преображенский. – 6-е изд., испр. и допол. – Москва: Агропромиздат, 1986. – 480 с.
18. Тельцов, Л. П. Гистохимия эпителия тонкой и толстой кишки в эмбриогенезе / Л. П. Тельцов, Т. А. Романова, В. А. Здоровинин // Морфологические ведомости. Москва-Берлин. – 2004. – № 1-2. – С. 88.

19. Тельцов, Л. П. Функциональная морфология толстой кишки в эмбриогенезе / Л. П. Тельцов, В. А. Здравонин, О. В. Красовитова. – Саранск: Мордовский университет, 2001. – 173 с.
20. Щелканов, К. Г. Возрастная морфология и гистохимия толстого отдела кишечника плодов крупного рогатого скота: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / К. Г. Щелканов. – Омск, 1972. – 19 с.
21. Darlington, D. Epithelial lymphocytes in the small intestine of the mouse / D. Darlington, A. W. Rogers // *J. Anat.* – 1966. – V. 4. – P. 813-830.
22. Dobbins, W. Gut immunophysiology: a gastroenterologists view with emphasis on pathophysiology / W. Dobbins // *J. Physiol.* – 1982. – V. 242. – № 1. – P. 61-68.
23. Thomas, J. Interepithelial lymphocytes in the small intestinal mucosa of conventionally reared dogs / J. Thomas, N. V. Anderson // *Amer. J. Vet. Res.* – 1982. – V. 43. – № 2. – P. 200-203.

UDC 591.434

DOI 10.36461/NP.2020.54.1.016

HISTOLOGICAL AND CYTOLOGICAL STUDIES OF THE COLONIC WALL IMMUNE SYSTEM OF FETUSES AND NEWBORN CALVES

V. A. Zdorovinin, Doctor of Veterinary Sciences, Professor; N. P. Pugacheva, Assistant-professor

Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education «Penza State Agrarian University»,
Russia, t. 89534451620, e-mail: vzdor_64@mail.ru

The article is devoted to the research of the large intestine tissues in the aspect of its immune system formation. The first open cluster of lymphocytes appear in the intestinal mucosa of the blind gut and middle gut of fetuses of 3-4, 5 months age. There is a predominance of middle and small lymphocytes, large lymphocytes and stromal cells in the lymph nodes of newborn calves (45.2, 16.1, and 15.6 %). During the entire fetal and newborn stages of development, «migrant» cells of connective tissue are detected between epithelial cells. Their number gradually increases, and the number of specific «migrants» is greater in the villi than in the crypts. Histochemical study determined the accumulation of acidic proteins in «migrants» lymphocytes, SH-groups of proteins and ribonucleoproteins; identified the pattern of development of the intercellular substance in the connective tissue of the intestinal wall and considered the stages of development of connective tissue.

Keywords: lymphocytes, lymph nodes, epithelial cells, «migrant» cells, globular white blood cells, the connective tissue of the walls of the colon.

References:

1. Antoshina, L. P. Functional morphology of the mucous membrane of the small intestine wall of newborn black-and-white calves: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / L. P. Antoshina. – Saransk, 1996. – p. 20.
2. Bubnov, V. I. Morphological and histochemical structure of extramural and intramural ganglia of the gastrointestinal tract of swines in normal conditions and in cases of erysipelas: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Veterinary Sciences / V. I. Bubnov. – Omsk, 1966. – p. 20.
3. Vasiliev, K. A. Intrauterine development of the liver, gaster and intestines of Yak and cattle: abstract of the dissertation for the degree of Doctor of Veterinary Sciences / K. A. Vasiliev. – Orenburg, 1968. – p. 44.
4. Vishnevskaya, M. D. Regularities of growth of the gastrointestinal tract in the ontogenesis of cattle / M. D. Vishnevskaya // *Zhivotnovodstvo*. – 1960. – No. 7. – p. 54-60.
5. Davletova, L. V. Regularities of the formation of digestive organs of farm animals during prenatal development / L. V. Davletova // *Selskohozyajstvennaya biologiya*. – 1967. – No. 3. – p. 400-410.
6. Dzigilevich, K. I. Age-related morphology and histochemistry of transitional parts of the gastrointestinal tract of the cattle fetuses: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / K. I. Dzigilevich. – Omsk, 1974. – p. 21.
7. Dobrynina, I. V. Morphology and histochemistry of the connective tissue of the mucous membrane of the small intestine in embryogenesis / I. V. Dobrynina, L. P. Teltsov // *Ecological problems of pathology, pharmacology and therapy of animals*. – Voronezh, 1997. – p. 66-67.
8. About the interaction of epithelial and connective cells of the intestinal mucosa within experimental infection / K. A. Zufarov, I. M. Baibekov, I. I. Mukhamedov, P. I. Ziyaev // *Reactivity and plasticity of epithelium and connective tissue in normal experiment and pathological conditions*. – Sverdlovsk, 1974. – p. 97-98.
9. Ildutova, V. N. Age-related features of morphology of intramural neurocytes of the large intestine of cattle: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / V. N. Ildutova. – Kazan, 1989. – p. 16.

10. Irikina, I. V. Regularities of development of smooth-muscle tissue of the small intestine wall in embryogenesis / I. V. Irikina, L. P. Teltsov // 28 Ogarevskie chteniya: collection of materials of the scientific conference. – Saransk, 1998. – Part 4. – p. 136-137.
11. Histology of nerve cells proteins of the large intestine in embryos and newborn animals / E. V. Kizim, L. P. Teltsov, V. N. Rodin, V. A. Zdorovinin // Morphology. – 2002. – No. 2-3. – p. 69-70.
12. Krasovitova, O. V. Development of the epithelium of the colon wall at the late stage of development of the embryo / O. V. Krasovitova, L. P. Teltsov, V. A. Zdorovinin // Estestvenno-tekhnicheskie issledovaniya: teoriya, metody i praktika: sbornik nauchnyh trudov. – Vol.1. – Saransk: Middle Volga Mathematical Society, 2000. – p. 134.
13. Panfilov, A. B. Histogenesis of the lymphocytic apparatus and intestinal associated lymphoid tissue of swine: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Veterinary Sciences / A. B. Panfilov. – Saint Petersburg, 1991. – p. 18.
14. Romanova, T. A. Morphology and histochemistry of small intestine enterocytes in fetuses and newborn calves: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / T. A. Romanova. – Saransk, 1999. – p. 20.
15. Stepanov, A. N. Morphofunctional development of the epithelium of the mucous membrane of the wall of the small and large intestines in black-and-white calves aged 6 to 18 months: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / A. N. Stepanov. – Saransk, 2004 – p. 19.
16. Stolyarov, V. A. Patterns of development of small intestine tissues in fetuses and calves of black-and-white breed: dissertation for the degree of Doctor of Veterinary Sciences / V. A. Stolyarov. – Saransk, 2001. – p. 435.
17. Studentsov, A. P. Veterinary obstetrics and gynaecology / A. P. Studentsov, V. S. Shipilov, L. G. Subbotina, O. N. Preobrazhenskij. – 6th ed., rev. and extra. – Moscow: Agropromizdat, 1986. – p. 480.
18. Teltsov, L. P. Histochemistry of the epithelium of the small and large intestine in embryogenesis / L. P. Teltsov, T. A. Romanova, V. A. Zdorovinin // Morphological Newsletter. Moscow-Berlin. – 2004. – No. 1-2. – p. 88.
19. Teltsov, L. P. Functional morphology of the colon in embryogenesis / L. P. Teltsov, V. A. Zdorovinin, O. V. Krasovitova. – Saransk: Ogarev Mordovia State University, 2001. – p. 173.
20. Shchelkanov, K. G. Age-related morphology and histochemistry of the large intestine of cattle fetuses: abstract of the dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences / K. G. Shchelkanov. – Omsk, 1972. – p. 19.
21. Darlington, D. Epithelial lymphocytes in the small intestine of the mouse / D. Darlington, A. W. Rogers // J. Anat. – 1966. – V. 4. – P. 813-830.
22. Dobbins, W. Gut immunophysiology: a gastroenterologists view with emphasis on pathophysiology / W. Dobbins // J. Physiol. – 1982. – V. 242. – № 1. – P. 61-68.
23. Thomas, J. Interepithelial lymphocytes in the small intestinal mucosa of conventionally reared dogs / J. Thomas, N. V. Anderson // Amer. J. Vet. Res. – 1982. – V. 43. – № 2. – P. 200-203.