

УДК 591.441.068.1:57.084

О. В. Авділова, О. О. Приходько, О. О. Трач, О. С. Ярмоленко, Л. В. Бумейстер
Харківський Національний Медичний Університет, м. Харків, Сумський Державний
Університет, м. Суми

МОРФО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ СЕЛЕЗІНКИ ЛАБОРАТОРНИХ ТВАРИН (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

Селезінка як периферійний орган кровотворення та імунного захисту присутня у всіх хребетних та найбільш функціональна у ссавців. Втрата селезінки або її структурні пошкодження призводять до значних порушень імунної системи. Її функції здійснюються за допомогою двох основних компартментів - білої пульпи і червоної пульпи, які значно відрізняються за своєю будовою, судинною організацією та клітинним складом. У статті надаються дані щодо морфології цих складових і, в меншій мірі, їх функції.

Ключові слова: щури, миші, червона пульпа, селезінка, біла пульпа.

Протягом тривалого часу селезінка вважалася "загадковим" лімфоїдним органом, так як не були відомі її функції в нормі [3]. Правда, і до цього часу не можна вважати, що вони повністю вивчені, але відомо, що у ссавців селезінка виконує три основні функції: по-перше, вона представляє велику масу організованої лімфоїдної тканини, що містить рециркуляційні лімфоцити, які здатні швидко запускати специфічні Т- або В- лімфоцитарні імунні реакції проти антигенів, що переносяться по крові. Завдяки своєму «відкритому» типу циркуляції через кров антигени мають більш прямий доступ до селезінкової лімфоїдної тканини, ніж у тканині інших лімфоїдних органів [25]. По-друге, так як це єдиний орган імунної системи, що знаходиться на шляху кровотоку з аорти в систему воротньої вени, через який регулярно протікає значна кількість крові, - це дає підстави дослідникам називати її фільтром кровоносної системи [13]. Ця функція включає в себе елімінацію макрофагами відживаючих та деформованих формених елементів крові, мікроорганізмів і лейкоцитів, вкритих імунними комплексами. По-третє, у гризунів вона слугує для екстремедулярного кровотворення, особливо у плода та новонародженої тварини. Але гемопоєз більш поширений в селезінці мишей, ніж у щурів [28]. Також за рахунок депонувальної функції додатково з парціальним тиском кисню крові селезінка контролює еритропоєз та впливає на стан центральної гемодинаміки [15].

Селезінка вносить вагомий внесок в розвиток і підтримку клітинної і гуморальної імунної відповіді, вродженого і набутого імунітету, кількісний і якісний склад імуноцитів крові, лімфи та інших лімфоїдних органів [10]. Вона приймає участь в синтезі РНК, білка, холестерину, протопорфірину, обміні заліза; відомо про вплив селезінки на вміст глікогену в печінці, водно-сольовий, ліпідний, кальцієвий обміни [24], депонування мангану [17]. В ній руйнуються ендотоксини, нерозчинні компоненти клітинного дендриту при опіках, травмах, клітинних пошкодженнях [10]. Це єдиний орган імунної системи, що контролює генетичну чистоту крові [8]. В селезінці відбувається синтез тафсину (тафцин) – тетрапептида, який стимулює активність фагоцитів; спленина – функціонального аналога тимопоєктину; цитокінів – гуморальних факторів, які впливають на систему мононуклеарних фагоцитів [3, 8]. Селезінка синтезує імуноглобуліни, в т. ч. здатних до опсонізації антитіл [6]. Бактеріальні і вірусні частинки сорбуються селезінкою набагато ефективніше ніж іншими лімфоїдними органами за рахунок діяльності фіксованих мононуклеарів, ендотеліальних і дендритних клітин [30]. Про велику сорбційну здатність селезінки говорить той факт, що 1 г її тканини поглинає мікроорганізмів в 8-20 разів більше, ніж 1 г печінкової тканини [4]. В селезінці раніше, ніж в інших органах відбувається синтез В-клітинами пам'яті маргінальної зони Ig M, який приймає участь в боротьбі проти бактерій з полісахаридною капсулою [30].

Чисельні і суперечливі дані відносно будови селезінки зумовлені тим, що її структура змінюється в залежності від функціонального стану організму, а після смерті в ній рано розпочинаються аутолітичні процеси [16]. Недостатність розвитку селезінки призводить до розвитку фенотипових аномалій [14], а її структурні пошкодження або втрата ведуть до значних порушень імунної системи, зниження імунного статусу організму [16, 21]. Після видалення селезінки розвиваються гнійно-септичні ускладнення [30], число ін'єкційних ускладнень при хірургічних втручаннях зростає в 58 разів, смертність в 14 разів [4]. У щурів функція імунного захисту селезінки грає вирішальну роль і її резекція призводить до загибелі [13, 15].

У ссавців селезінка представлена пульпою, яка оточена капсулою та розділена трабекулами. Капсула складається зі щільної волокнистої тканини, що містить численні фіброblastи і колагенові та еластичні волокна. Між волокнами залягає невелика кількість гладких м'язових клітин. В капсулі виділяють 3 шари: поверхневий, середній, глибокий, які розрізняють не лише за товщиною і архітектонікою, але й ступенем розвитку волокнистих структур [4]. Капсула і трабекули в селезінці складають її опорно-скоротливий апарат, допомагаючи швидко змінювати об'єм органу [13]. Трабекули розрізняють судинні, сполучні і радіальні [30]. Судинні несуть в собі артерії, вени і нерви і входять в паренхіму в області воріт селезінки, утворюючи трабекулярне дерево; сполучні трабекули не містять судин і відходять латерально від судинних; радіальні трабекули відходять від внутрішньої поверхні капсули радіально вглиб до трабекулярного дерева [30]. На відміну від людини та інших видів трабекули, що розміщені в червоній пульпі, не дуже виражені у щурів. Червона пульпа (ЧП) представлена ретикулярною тканиною з великою та різноманітною популяцією гемопоетичних, циркулюючих та мігруючих клітин крові. Більша частина ЧП складається з заповнених кров'ю просторів - венозних синусів (які іноді називають синусоїдами) [28] та селезінкових тяжів, що складаються з ретикулярних волокон та асоційованих макрофагів. У проміжках між тяжами знаходяться клітини крові, в тому числі еритроцити, гранулоцити, циркулюючі мононуклеари, лімфоцити, плазматичні клітини і плазмабласти, які мігрують від фолікулів і периартеріальних лімфоїдних піхв білої пульпи (БП) згідно антигенної видової диференціації [15].

У селезінці присутні різні пігменти. Гемосидерин і феритин найбільш поширені пігменти в макрофагах ЧП [3, 20]. Цероїди і отримані від окислення ліпідів ліпофусцини зазвичай менш численні, ніж гемосидерин [10]. Меланоцити, що містять меланін, можуть бути присутніми в селезінці, особливо у чорних мишей, як правило, в трабекулах або селективно в ЧП.

Слід відзначити, що в обох видів, як мишей так і щурів, БП домінує над ЧП. Як відмічає Дунаєвська О.Ф. БП лабораторних тварин займає близько 37,4% від загальної площі селезінки [6]. Але відомо, що об'єм БП зменшується після досягнення статевої зрілості [5]. Біла пульпа селезінки складається з трьох частин, де переважають Т або В-лімфоцити. Т- залежна зона називається периартеріальна лімфоїдна піхва (ПАЛП), В-клітини переважають у фолікулах та маргінальній (крайовій) зоні (МЗ). Термінологія відсіків БП селезінки щурів вперше була описана Снуком у 1964 р. [30], хоча самі ці компартменти біли описані набагато раніше. Як тільки центральні артерії входять в червону пульпу, вони оточуються ПАЛП, що складаються з лімфоцитів і концентричного прошарку ретикулярних волокон та ретикулярних клітин [18]. ПАЛП розділена на внутрішню і зовнішню оболонку [15]. Внутрішня ПАЛП, залежна область Т-клітин, може бути забарвлена більш інтенсивно, ніж зовнішня, завдяки її клітинному складу переважно малих лімфоцитів [20]. Ця різниця незначна та її важко виявити за допомогою світлової мікроскопії [21]. Більшість Т-клітин в ПАЛП - CD4+, тоді як CD8+ типу Т клітин набагато менше [19]. Крім Т лімфоцитів, що розміщені в ПАЛП, рівно розподілені клітини, що експресують молекулу гістосумісності класу II - дендритні клітини з довгими цитоплазматичними виступами (IDCs). За даними літератури вони являють собою клітини, що представляють пептидні антигени індукції первинних Т-клітинних імунних реакцій [25]. Зона зовнішньої ПАЛП заселена малими та середніми лімфоцитами (як В- і Т-клітинами), макрофагами, і, при антигенній стимуляції, має плазматичні клітини [20].

Так як вже було зазначено чітких морфологічних зон в ПАЛП не має, але на думку автора Сарієва О.П. [14] у щурів в ПАЛП виділяють такі зони: центральна (містить макрофаги, малі лімфоцити, плазматичні клітини), парацентральна (зустрічаються одинокі середні і великі лімфоцити), крайова (характеризується концентричною орієнтацією ретикулярних клітин) [14].

Лімфоїдні фолікули або лімфоїдні вузлики (цей термін зустрічається частіше у вітчизняній літературі [6, 12]) складаються в основному з В-клітин та невеликої кількості фолікулярних дендритних клітин (ФДК) і CD4+ клітин. В кожному фолікулі виділяють периартеріальну зону, зародковий (герментативний або світлий) центр (ЗЦ), мантийну зону [2]. Кожна з цих зон виконує певний етап імунної відповіді. Фолікули без зародкового центру називають первинними, зі ЗЦ - вторинними. ЗЦ утворюється при антигенній стимуляції. У щурів фолікули - це напівсферичні скупчення лімфоцитів, які прикріплені до ПАЛП через відносно великі інтервали та, як правило, знаходяться на біфуркації центральних артерій. На поперечному зрізі селезінки мишей поверхня ПАЛП усяна фолікулами, що, як правило, групуються навколо Т-зони лімфоцитів. Кількість фолікулів у визначеній частині селезінки набагато більша у мишей ніж у щурів [28]. Первинні

фолікули мають рівномірну внутрішню структуру. Вони складаються з дрібних рециркуляційних В-лімфоцитів, що експресують імуноглобуліни IgM і IgD [23].

Зародковий центр складається з двох зон: темної та світлої. У селезінці лабораторних тварин ці зони важче відрізнити після забарвлення гематоксилин-еозином, ніж у селезінці людини. Вони фарбуються не настільки інтенсивно внаслідок наявності менших клітин і містять макрофаги вторинних вузликів [3], що в англійській літературі зустрічаються під терміном "tengible body macrophages" [21, 28] та апоптичні В клітини. Темна зона орієнтована по відношенню до ПАП і заселена центробластами, проліферируючими В-клітинами зі світлою цитоплазмою і великими ядрами. Світла зона орієнтована до червоної пульпи і представлена центроцитами [23]. Ці клітини мають менші ядра, більшу цитоплазму, і менш щільно розташовані, ніж центробласти. Припускається, що вони є неподільними диференційованими В клітинами, що походять з центробластів, які знаходяться на шляху до того, щоб стати плазматичними клітинами або В клітинами пам'яті. ФДК або FDCs [28], що утворюють трьохвимірну сітку - ретикулум, мають незвичайну здатність берегти комплекси антиген-антитіло на своїй клітинній поверхні протягом тривалого часу. Передбачається, що вони залучають міграційні В-клітини в бік первинних фолікулів і грають вирішальну роль в диференціації В-клітин в зародкових центрах. Інколи виділяють 3 зони ЗЦ фолікулів: темна, базальна, апікальна світла [11].

Періартеріальна зона розташована навколо центральної артерії фолікула, в ній розрізняють дендритні макрофаги і Т-лімфоцити. Мантійна зона оточує ЗЦ і періартеріальну зону, її відрізняє щільне розташування В- і Т-лімфоцитів, макрофагів та плазмоцитів, тому на гістологічних препаратах вона має темне забарвлення у вигляді обруча навколо реактивного центру [30].

Маргінальна зона - це додаткова добре окреслена зона В-клітин, що є унікальною частиною селезінки і знаходиться периферично від ПАП і фолікулів, від яких відокремлена маргінальними синусами. На думку багатьох авторів це окремий компартмент БП селезінки, а не частина фолікулів [2, 27, 29] так як вона є ключовою структурою БП, де розпочинається імунна відповідь [11, 22]. Саме сюди спочатку потрапляють з кровотоку в БП Т- і В-клітини, антигени, які тут захоплюються макрофагами. МЗ в основному зайнята відносно великими В клітинами пам'яті. Це дає враження світлості після звичайного забарвлення, тому що В-клітини пам'яті мають ядра, що містять еухроматин і більшу цитоплазму, ніж Т-клітини ПАП чи В клітини первинних фолікулів. Ендотелій маргінального синусу досить дірчастий, що відкриває доступ антигенів, еритроцитів і рециркуляції лімфоцитів до МЗ. В клітини пам'яті МЗ мають характерний фенотип клітинно-поверхневого імуноглобуліну, виражений IgM. Але вони або не мають, або містять лише незначну кількість IgD [18]. Крім В-клітин пам'яті, два типи популяцій макрофагів пов'язані з МЗ у щурів та мишей: макрофаги МЗ і маргінальні металофільні макрофаги (МММ). Макрофаги МЗ розташовані хаотично, в той час як МММ утворюють ряд клітин, супроводжуючих маргінальний синус [28, 29]. За даними зарубіжної літератури у мишей обидва типи макрофагів можуть відрізнитися по специфічних моноклональних антитілах. МММ можуть бути візуалізовані за допомогою фарбування сріблом із моноклональними антитілами МОМА-1 [26]. Ці два типи макрофагів здатні ефективно стимулювати імунні відповіді В-лімфоцитів. Характерною особливістю макрофагів МЗ та МММ у щурів є те, що в цих клітинах сильно виражена молекула клітинної поверхні, що відноситься до суперсім'ї імуноглобуліну і носить назву сіалоадгезин [26]. CD169 - важливий антиген МММ щурів та мишей. Його наявність має значне значення для нормального рівня IgM у крові і для поглинання мікроорганізмів, що несуть залишки сілової кислоти на їх поверхні [28].

Таким чином, схожу на кордон червоної пульпи селезінки МЗ можна розглядати як частину «відкритої» циркуляції селезінки. Слід відмітити, що МЗ мишей тонша ніж у щурів, так як містить лише близько 4-5 шарів В-лімфоцитів [28]. Дискусії щодо "відкритого" та "закритого" типу циркуляції йдуть і сьогодні, але ж відносно багатьох авторів і вивченої нами літератури більшість відмічає наявність "відкритої циркуляції" [2, 3, 6, 21, 24, 25, 28].

У лабораторних тварин, так як і у людини, найбільш дивною є структура мікросудин селезінки. По-перше, на відміну від більшості інших органів, селезінкові артерії та вени середнього розміру не проходять паралельно. По-друге, селезінкова червона пульпа кровопостається за умов відкритої мікроциркуляції. По-третє, селезінка демонструє своєрідний тип мікросудин, які відсутні в інших органах - венозні синуси [13].

Кровотік через селезінку забезпечує її широкий зв'язок з оточуючими органами та є досить складним, але важливим. Входячи через ворота органу селезінкова артерія [13, 17] та її основний

стовбур ділиться на верхні і нижні гілки [14]. Від цих гілок відходять артерії, що супроводжуються венами та лімфатичними судинами, та ідуть всередину великих трабекул, тому й і називаються трабекулярними та є артеріями першого і другого порядку [25]. Артерії 1-го порядку нараховують 2-3 гілки, 2-го порядку – 4-8; вони безпосередньо проникають до білої пульпи селезінки, де вони стають центральними артеріолами, що не супроводжуються венами, а вже оточені лімфоїдною тканиною [30]. Зменшуючись у діаметрі центральні артеріоли втрачають муфту лімфоїдної тканини і розгалужуються на 2-6 пензликові артеріоли, які закінчуються еліпсоїдними (гільзовими) артеріолами, що вже є артеріями ЧП, хоча вони дуже важко ідентифікуються мікроскопічно [13].

Бічні гілки, що відходять від центральних артеріол, досягають крайової зони (МЗ) та живлять капіляри БП; деякі з них залишаються в маргінальному синусі на стику БП і МЗ, а деякі виходять за межі БП та завершуються у ЧП [28]. Просочуючись через МЗ, кров тече безпосередньо до суміжних венозних синусів, де присутня велика кількість макрофагів, що сканують та знищують функціонально неповноцінні еритроцити. Синусоїди розташовані по всій червоній пульпі, зокрема, як уже згадувалося раніше, безпосередньо прилягаючих до маргінальної зони. Вони вистелені дірчастими мережами ендотеліальних клітин, які знаходяться на базальній мембрані, що затиснута між ендотеліальними клітинами і ретикулярними волокнами ЧП [17]. Венозні синуси потім збираються у трабекулярні вени, що формують селезінкову вену, яка впадає в порталну систему печінки.

Видові варіації у структурі і морфології венозних синусів дають підстави для класифікації селезінки на дві групи, синусного та несинусного типу селезінки [13]. Останній тип, коли утворення венозної крові починається лише в пульпарних венах, характерний для мишей. Венозні синуси несинусного типу селезінки настільки різні, що дослідники використовують термін *pulp venules* (вени пульпи), ніж венозні синуси. Венозні синуси селезінки щурів більш помітні, ніж у мишей та мають численні анастомози [6].

Отже у ссавців лабораторних тварин кров потрапляє у порожнини селезінкових тяжів («відкрита» циркуляція), а проходження крові носить назву «повільного» шляху. Так званий «швидкий» шлях крові забезпечується тим, що кров з термінальних артеріол потрапляє безпосередньо до венозних пазух («закрита» циркуляція) [3].

На відміну від інших вторинних лімфоїдних органів, лімфоцити рециркулюють крізь селезінку, повертаються через відкриту циркуляцію і безпосередньо притягуються до зовнішньої поверхні середніх і менших артеріальних судин, таким чином формують білу пульпу навколо центральних і дрібних артерій. Рециркуляція лімфоцитів становить основну імунну функцію селезінки. У гризунів, рециркуляція В і Т-лімфоцитів починається у МЗ, з якої потім В-лімфоцити рухаються в зовнішню ПАЛП, а після цього в мантийну зону вторинних фолікулів [20]. Якщо антиген не зустрічається В-клітини залишають селезінку знову через червону пульпу. Цей шлях може зайняти більше 18 год у щурів. Т-лімфоцити, з іншого боку, безпосередньо прямують в ПАЛП, де вони осідають протягом деякого часу, перш ніж покинути червону пульпу. Проходження рециркуляції Т-лімфоцитів через селезінку значно швидше, ніж В-лімфоцитів і займає близько 4-5 год [27]. Таким чином, імунні реакції можуть поширитися в селезінку з інших місць в організмі шляхом рециркуляції первинних Т-клітин [28].

Висновок

Мікроскопічна структура селезінки найбільш ретельно була досліджена у мишей та щурів, які дуже широко використовуються науковцями в експериментальних цілях.

Список літератури

1. Bahmet A. A. Morfologicheskaya harakteristika seleyonki, pahoviyh limfaticeskikh uzlov i limfoidnyh blyashek tonkoy kishki kryis pri emotsionalnom stresse, a takzhe v usloviyah vozdeystviya nekotoryih oligopeptidov: avtoref. diss. na soiskanie nauch. stepenya d.m.n.: spets. 14.03.01 «Anatomiya cheloveka» / A.A. Bahmet // – Moskva, - 2010 – 44 s.
2. Bobrysheva I. V. Morfologicheskie osobennosti beloy pulpy seleyonki kryis v usloviyah eksperimentalnoy immunosupressii / I. V. Bobrysheva // Molodiy vcheniy. – 2015. – No. 2 (17). – S. 581-584.
3. Voloshin V. M. Budova seleyonki (Oglyad literaturi) // Morphologia. – 2014. – T.8, No.1. – S.8-15.
4. Gruzdeva O. N. Morfologicheskie izmeneniya seleyonki pod vliyaniem fizicheskikh nagruzok i immunokorektsii: avtoref. diss. na soiskanie nauch. stepenya k. b. n.: spets. 14.00.02 «Anatomiya cheloveka» / O. N. Gruzdeva. – SPb, - 2000. – 21 s.
5. Gavrilyuk-Skiba G. O. Dinamika zmin mikrometrichnih ta morfometrichnih pokaznikov seleyonki pislya eksperimentalnoy termichnoy travmi / G. O. Gavrilyuk-Skiba, K. S. Volkov, Z. M. Nebesna // Biomedical and biosocial antropology. — 2013. – No. 20. – S. 45-48.
6. Dunaevska O. F. Morfologichni osoblivosti biloyi pulpi seleyonki hrebetnih tvarin / O. F. Dunaevska // Visnik problem biologiyi i meditsini. – 2016. – Vip.2, Tom 3(130). – S. 20-23.

7. Kapitonova M. Yu. Vozrastnaya gistofiziologiya beloy pulpy selezyonki v rannem postnatalnom ontogeneze / M.Yu. Kapitonova, A.I. Krayushkin, A.I. Ryabikina [i dr.] // Uspehi sovremennogo estestvoznaniya. – 2008. – No.1. – S. 57-58.
8. Korchmar M. Yu. Morfofunktsionalna harakteristika svitlih tsentriv limfoidnih vuzlikiv biloyi pulpi selezinki schuriv-saivsiv riznih vikovyh grup u normi / M.Yu. Kochmar, A. O. Gerbut, V.Y. Palapa [ta in.] // Visnik morfologiyi. – 2010. – T.16, No.2. – S.297-300.
9. Kaschenko S. A. Izmeneniya morfometricheskikh pokazateley beloy pulpy selezyonki kryis pod vozdeystviem imunotropnykh preparatov / S. A. Kaschenko, M. V. Zolotoryovskaya // Ukrayinskiy medichniy almanah. – 2011. – T. 14, No.5. – S. 74-77.
10. Koryiseva A. M. Morfofunktsionalnaya harakteristika immunooy sistemyi samtsov i samok kryis Vistar / A. M. Koryiseva, E. Yu. Simonova, O. V. Makarova // Immunologiya. – 2011. – T.32, No. 2. – S. 81-84.
11. Nesterova A. A. Morfologicheskaya i immunogistohimicheskaya harakteristika selezyonki pri hronicheskom stresse v rannem postnatalnom ontogeneze: avtoref. diss. na soiskanie nauch. stepenya kand.med.nauk: spets 03.00.25 "Gistologiya, tsitologiya, kletochnaya biologiya" / A. A. Nesterova // – Volgograd - 2007. – 27 s.
12. Ovcharenko V. V. Budova selezinki intaktnih schuriv riznih vikovyh grup / V. V. Ovcharenko // - Ukrayinskiy medichniy almanah. – 2012. – Tom. 14, No. 15. – S. 189-192.
13. Sokolov V. V. Vozrastnyie osobennosti arhitektoniki arteriy sosudov selezyonki / V. V. Sokolov, O. A. Kaplunova, T. E. Ovseenko // Morfologiya. Sankt-Peterburg: Eskulap, - 2003. – T.124. – 104. – S. 57-60.
14. Saryieva O. P. Morfologiya timusa, selezyonki, nadpochechnikov i osobennosti fizicheskogo razvitiya kryis pod vliyaniem guminovykh soedineniy: avtoref. diss. na soiskanie nauch. stepenya kand.med.nauk: spets. 03.00.25 "Diagnostika bolezney i terapiya zhivotnykh, patologiya, onkologiya i morfologiya zhivotnykh" / O.P. Saryieva // – M., - 2006. – 19 s.
15. Fedorovskaya N. S. Atlas selezyonki (vidovyye osobennosti u cheloveka i mlekopitayuschih zhivotnykh): monografiya / N. S. Fedorovskaya [i dr.]. – Kirov: Avers, - 2011. – 134 s.
16. Chulkova S. V. Selezyonka – perifericheskii organ immunooy sistemyi. Vliyanie splenektomii na immunnyiy status / S.V. Chulkova, I.S. Stilidi, E.V. Gluhov [i dr.] // – Vestnik RONTs im. N. N. Blohina RAMN. – 2014. – 5 s.
17. Shapkin Yu. G. Selezyonka i immunnyiy status organizma / Yu.G. Shapkin, V.V. Maslyakov // Vestnik hirurgii. – 2009. – T. 168, No.2. – S. 110-113.
18. Balogh P. Immunoarchitecture of distinct reticular fibroblastic domains in the white pulp of mouse spleen / P. Balogh, G. Horvath, A. K. Szakal // J. Histochem. Cytochem. – 2004. – Vol. 52, № 1287. –98 p.
19. Bajenoff M. Fibroblastic reticular cells guide T lymphocyte entry into and migration within the splenic T cell zone / M. Bajenoff, N. Gleichhaus, R. N. Germain // J. Immunol. - 2008. –Vol.181. – P. 3947–3954.
20. Den Haan J.M. Innate immune functions of macrophage subpopulations in the spleen / J.M. Den Haan, G. Kraal // J. Innate Immun. - 2012. – Vol. 4. – P. 437–445.
21. Elmore Susan A. Enhanced histopathology of the immune system: a review and update / Susan A. Elmore // Toxicologic Pathology. – 2012. – Vol. 40. – №2. – P. 148-156.
22. Kraal G., Mebius R. New insight into the cell biology of the marginal zone of the spleen / G. Kraal, R. Mebius // Int. Rev. Cytol. - 2006. – Vol. 250. – P.175–215.
23. Lisandro Lungato. Effects of Sleep Deprivation on Mice Bone Marrow and Spleen B Lymphopoiesis / Lisandro Lungato, Amanda Nogueira-Pedro, Carolina Carvalho Dias [et al.] // Journal of Cellular Physiology. – 2016. – Volume 231, Issue 6. – P. 1313-1320.
24. Mebius R. E. Structure and function of the spleen / R. E. Mebius, G. Kraal // Nat. Rev. Immunol. – 2005. – №5. – P. 606-616.
25. Mark F. Cesta. Normal structure, function and histology of spleen / Mark F. Cesta // Toxic Path. – 2006. – №34. – P. 455-456.
26. Oetke C. The antigen recognized by MOMA-1 is sialoadhesin / C. Oetke, G. Kraal, P. R. Crocker // Immunol.Lett. - 2006. – Vol.106. – P.96-98.
27. Snook T. Studies on the perifollicular region of the rat's spleen / T. Snook // Anat. Rec. 1964. – Vol. 148. – P.149–159.
28. Steiniger B. Human spleen microanatomy: why mice do not suffice / B. Steiniger // The journal of cells, molecules, systems and technologies. – 2015. – Vol. 145. – P.334-346
29. Taylor P. R. Development of a specific system for targeting protein to metallophilic macrophages / P.R. Taylor, S. Zamze, R. J. Stillion [et al.] // Proc Natl Acad Sci USA- 2004. – Vol.101. – P.1963–1968.
30. Tarantino G. Spleen: A new role for an old player? / Giovanni Tarantino, Silvia Savastano, Domenico Capone, Annamaria Colao World / G. Tarantino // J Gastroenterol. – 2011. – № 17(33). – P. 3776-3784.

Реферати

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СЕЛЕЗЁНКИ ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ.

Авилова О. В., Приходько О. А., Трач О. А., Ярмоленко О. С., Бумейстер Л. В.

Селезенка как периферический орган кроветворения и иммунной защиты присутствует у всех позвоночных и наиболее функциональна у млекопитающих. Потеря селезенки или ее структурные повреждения приводят к значительным нарушениям иммунной системы. Ее функции осуществляются с помощью двух основных компарментов - белой пульпы и красной пульпы, значительно отличающихся по своему строению, сосудистой организации и клеточным составом. В статье приводятся морфологические данные этих составляющих и, в меньшей степени, их функции.

Ключевые слова: крысы; мыши; красная пульпа; селезенка; белая пульпа.

MORPHO-FUNCTIONAL ORGANIZATION OF THE SPLEEN OF THE LABORATORY ANIMALS

Avilova O. V., Prykhodko O. A., Trach O. A., Yarmolenko O. S., Bumeister L. V.

The spleen that is present in all vertebrates and most functional in mammals is a peripheral organ of hematopoiesis and immune protection. Loss of spleen or structural damage leads to the significant disorders of the immune system. Its functions are provided by two main compartments - white pulp and red pulp, which greatly differ in their structure, vascular and cell organization. The article provides data on the morphology of these components and, to a lesser extent, their function.

Key words: rats; mice; red pulp; spleen; white pulp.

Стаття надійшла 10.03.2017 р.