

Огляд

УДК 636.4:612.017

РОЗВИТОК ІМУННОЇ СИСТЕМИ У ПОРОСЯТ

Н. Салига

*Інститут біології тварин УААН
вул. В.Стуса, 38, Львів 79034, Україна
e-mail: inenbiol@mail.lviv.ua*

У статті узагальнені дані літератури та власних досліджень про деякі аспекти розвитку імунної системи поросят в період раннього постнатального онтогенезу, який є одним із критичних періодів життя цих тварин і відрізняється деякими особливостями. Розглядаються питання формування органів імунітету, передачі імуноглобулінів від матері новонародженим тваринам, можливість самостійної продукції захисних антитіл, розвиток неспецифічної резистентності. Важливе значення у становленні клітинного імунітету має тимус, а його продукти – гормони тимусу – беруть участь у регуляції імунної відповіді.

Ключові слова: імунна система, імуноглобуліни, фагоцитоз, тимус, поросята.

Сучасні уявлення про параметри імунокомпетентності організму свиней в онтогенезі мають фрагментарний характер. До цього часу не існує цілісного уявлення про імунний статус тварин цього виду. У зв'язку з цим важливими є дослідження, які розширюють комплекс інформативних показників імунологічної реактивності організму свиней, відображають особливості процесів диференціювання, формування функціональної активності Т-лімфоцитів, синтезу імуноглобулінів, формування органів імунітету, передачу імуноглобулінів від матері новонародженим тваринам, розвиток неспецифічної резистентності у процесі їх постнатального розвитку.

Імунна система включає спеціалізовані клітини-лімфоцити, макрофаги та їхні продукти, численні додаткові клітини, які широко розповсюджені в організмі з переважною локалізацією у лімфоїдних органах, включаючи кістковий мозок, тимус, лімфатичні вузли, селезінку, пейєрові бляшки та ін.

Розвиток імунної системи та факторів неспецифічної резистентності в організмі тварин починається вже в період внутрішньоутробного розвитку і продовжується після їх народження. Зокрема, після народження у поросят спостерігається фізіологічний лейкоцитоз. Кількість лейкоцитів у крові досягає $10\text{--}15 \times 10^9/\text{л}$, з них більше 35% становлять лімфоцити різних популяцій [5, 7, 16, 18, 48, 101, 104]. Лімфоцитоз новонароджених поросят автори пояснюють розвитком тимусу – місця формування цих клітин.

Розрізняють центральні, або первинні, та периферичні, або вторинні, органи імунної системи. Тимус належить до первинних лімфоепітеліальних органів. Його вважають центральним лімфоїдним органом, що контролює всі імунні реакції. У ембріонів довжиною 40–50 мм в паренхімі тимусу вже чітко розрізняють периферичну кору і мозкову речовину. Основну масу клітин кіркової зони тимусу свиней, як і інших ссавців, становлять тимоцити (Т-лімфоцити), а мозкової – ретикулярні й епітеліальні клітини, між якими у невеликій кількості містяться тимоцити. У перші тижні після народження у тимусі поросят спостерігається збільшення об'єму кіркової речовини. Максимального розміру тимус у свиней та інших тварин досягає у 2–4-місячному віці [11, 16, 22, 47, 51,

82, 90, 102]. Із настанням статевої зрілості тварин тимус зазнає інволюції, яка характеризується зменшенням об'єму окремих часточок, кількості мітозів, повільним і поступовим зникненнями тимоцитів, тілець Гасала, заміщенням тканини жировими клітинами та наростанням фіброзу [88, 92].

Згідно зі сучасними уявленнями, у тимусі утворюються гуморальні фактори, які впливають на диференціацію клітин лімфоїдної тканини і стимулюють імуногенез. При цьому їх секреція спостерігається в епітеліальній тканині не тільки мозкового, але й кіркового шару. За останні роки з тимусу телят і поросят виділено понад 20 біологічно активних факторів, які різняться за структурою та механізмом дії [15, 28, 43]. При дослідженні механізму дії факторів тимусу встановлено, що основними клітинами-мішенями їх є Т-лімфоцити. Про це свідчать дані, отримані в експериментах на поросятах і телятах [27, 28, 34, 37, 44, 83, 95]. Показано, що під контролем факторів тимусу перебуває активність специфічних ферментів у клітинах кісткового мозку, які забезпечують ранні стадії розвитку Т-лімфоцитів [31, 49, 77]. Існує концепція, що під впливом фактора тимусу прискорюється диференціація клітин – попередників Т-лімфоцитів із великою кількістю поверхневих рецепторів (морул), здатних приєднувати більше 10 еритроцитів вівці [76].

Кістковий мозок у ссавців складається з клітин еритроїдного та лімфоїдного рядів, причому клітини лімфоїдного ряду становлять близько 20%. Цей орган є головним джерелом імунокомпетентних клітин у дорослих тварин [16, 26, 42, 82]. Зі стовбурових клітин кісткового мозку утворюються всі клітини крові, в тому числі клітини, які забезпечують захист організму. У кістковому мозку дорослих ссавців дозрівають В-клітини, що містять на поверхні рецептори для антигенів – структури, що кодується генами головного комплексу гістосумісності та необхідні для забезпечення міжклітинних взаємодій при реалізації імунної відповіді на антигенні стимули [7, 86]. З віком тварин маса кровотворної тканини кісткового мозку зменшується. Поряд із цим, тканина, котра служить джерелом В-лімфоцитів у кістковому мозку, не піддається інволюції, характерній для тимусу.

Кінцеві етапи формування антиген-залежної диференціації імунокомпетентних Т- і В-лімфоцитів і розподіл їх на окремі субпопуляції завершується у периферичних лімфоїдних органах [4, 89, 99]. До них відносять лімфатичні вузли, селезінку та інші лімфоїдні структури, розташовані в різних ділянках тіла.

Найбільш виражено лімфоїдна тканина представлена в лімфовузлах – утвореннях лімфоретикулярної тканини. Більшість лімфовузлів локалізується в місцях злиття великих лімфатичних судин. Вони складаються з кіркового та мозкового шарів з паракортикальною або тимусзалежною зоною між ними. Кірковий шар складається з фолікулів, які містять лімфоцити і різні типи клітин (плазмобласти, макрофаги, імунобласти та плазмоцити). Залежно від інтенсивності розмноження лімфоїдних клітин фолікули поділяють на первинні та вторинні. Первинні фолікули формуються в кінці пренатального розвитку. Вторинні фолікули (зародкові центри) у свиней формуються в перші місяці після народження під впливом антигенної стимуляції [16, 88]. Інтенсивність проліферації та, відповідно кількість лімфоїдних клітин, залежить від антигенного навантаження, що припадає на даний лімфатичний вузол.

Аналіз даних літератури показує, що селезінка у свиней, як і в інших тварин, у пренатальний період функціонує як орган універсального гемопоезу, причому ведучим є еритропоез [53]. З віком тварин гемопоез у цьому органі послаблюється, а захисна,

депонуюча і гемосидеринуотворювальна функції посилюються. Виникнення імунобіологічної функції селезінки нерозривно пов'язане з формуванням лімфоїдної тканини. Про збільшення захисної ролі селезінки свиней в онтогенезі дають змогу судити такі показники, як підвищення активності гідролітичних ферментів у ретикулярних клітинах та поява первинних і вторинних фолікулів, збільшення кількості Т- і В-лімфоцитів та плазматичних клітин [67, 69, 85, 98].

Клітинні фактори імунітету розглядають як багатокомпонентну, поліфункціональну систему гомеостазу, що бере участь у захисті організму від генетично чужорідної інвазії. Цей захист здійснюється як імунокомпетентними, так і допоміжними клітинами, що діють у взаємозв'язку або незалежно один від одного [12, 29, 74].

Згідно зі сучасними уявленнями, імунна система представлена лімфоїдною тканиною. Клітинами-ефекторами в імунних реакціях є лімфоцити [9, 14, 19]. Імунокомпетентні клітини представлені двома основними популяціями – тимусзалежними (Т-лімфоцити) та тимуснезалежними (В-лімфоцити), котрі, у свою чергу, поділяються на субпопуляції, що чітко розрізняються за поверхневими маркерами (рецепторами) та функціональними властивостями [10, 17, 50, 71, 75, 89, 96].

Поруч з Т- і В-лімфоцитами в імунних реакціях важливу роль відіграють клітини фагоцитарної системи, попередником яких є мієлоїдна стовбурна клітина кісткового мозку.

В онтогенезі у тварин першими дозрівають фактори неспецифічного захисту [23, 38, 40, 61]. Вони відіграють головну роль у захисті тварин на ранньому етапі онтогенезу. Із факторів неспецифічної резистентності першою у тварин виявляється фагоцитарна активність лейкоцитів як найбільш давня і стабільна форма клітинного імунітету, спрямована на збереження постійності внутрішнього середовища організму. Фагоцитоз – інтегральний процес, який об'єднує різні клітинні реакції, що забезпечують розпізнавання об'єкта фагоцитозу, його поглинання, інактивацію та видалення з організму. У фагоцитозі беруть участь нейтрофільні гранулоцити, моноцити і мононуклеарні клітини тканин – макрофаги. Нейтрофіли забезпечують головним чином антибактеріальну неспецифічну резистентність організму, тоді як макрофаги здійснюють підготовку антигенної інформації у вигляді імуногенів, необхідної для включення імунної відповіді [99].

У поросят диференціація Т- і В-систем імунітету в основному завершується на 30-й день [6, 32, 36, 37, 57]. У цей період в організмі поросят формується основна маса плазмоцитів, здатних до активної продукції антитіл [24, 31, 92, 103, 105]. Серед загальної кількості лімфоцитів майже 60% становлять Т-клітини, що мають рецептори, характерні для Т-хелперів, і лише 12-18% – Т-супресори. У крові поросят раннього віку майже відсутні плазмоцити, що зумовлено відсутністю антигенної стимуляції в період пренатального розвитку [48, 72, 91, 93, 96, 106].

Загалом, в організмі всі системи клітинного імунітету (Т-, В-, макрофагальна, комплементу) взаємодіють між собою, тому порушення функції однієї з них може спричинити недостатність іншої, що часто призводить до негативних наслідків [1, 41–43, 56, 57, 62, 93].

Гуморальний імунітет – одна із форм набутого імунітету, яка відіграє важливу роль у протиінфекційному захисті організму, котрий виробляє специфічні імуноглобуліни у відповідь на чужорідні антигени. Концентрація імуноглобулінів різних класів залежить від віку та виду тварин [13, 20, 39, 46, 50, 51, 66, 73, 97, 100].

Імуноглобуліни мають здатність ідентифікувати антиген, представляти його фагоцитам, активувати систему комплементу, фіксувати його окремі компоненти і взаємодіяти з мембранами різних типів клітин. Утворення комплексів IgG і IgM з антигеном приводить до активації деяких компонентів комплементу. Достатньо лише однієї молекули IgM або двох молекул IgG, щоб активувати C₃ компонент комплементу у неонатальних поросят. Здатність IgG зв'язуватися з макрофагами, моноцитами та нейтрофілами, IgE – з базофілами, тучними клітинами, а IgA – з Т-лімфоцитами зумовлена наявністю на мембрані клітин рецепторів до Fc-фрагментів Ig.

Існує п'ять класів імуноглобулінів (IgG, IgM, IgA, IgD, IgE) [54, 73, 81]. У свиней виявлено три основних класи імуноглобулінів, без поділу IgG на підкласи [45, 58]. Крім того, у свиней виявлено IgD, важкий ланцюг якого має неідентифікований структурний компонент J [60]. Вміст різних класів імуноглобулінів у сироватці крові свиней змінюється з віком, після імунізації та при захворюваннях [3, 65, 80, 94]. У новонароджених поросят до прийому молозива імуноглобуліни у сироватці крові відсутні [16, 17]. Після споживання поросятами молозива вміст імуноглобулінів у сироватці крові поросят різко зростає внаслідок їх абсорбції у кишечнику [47, 49, 87, 97].

Найстаршим в еволюційному плані і першим, що з'являється у відповідь на введення антигенів, є IgM, на який припадає близько 10% усіх імуноглобулінів сироватки крові. Утворення IgM починається вже в організмі плодів протягом другої половини пренатального розвитку. Вміст імуноглобулінів цього класу у крові новонароджених поросят більше 3мг/мл вказує на наявність внутрішньоутробної інфекції [97, 100]. Катаболізм IgM у більшості тварин триває близько 5 днів, а у свиней період їх напіврозпаду становить 3,5 дня. Найбільш виражені зміни концентрації імуноглобулінів виявлено у тварин протягом перших тижнів після народження. У цей період в їхньому організмі відбувається розпад (катаболізм) імуноглобулінів і зв'язаних з ними антитіл, які надійшли від матері, а їх заміняють власні захисні білки, які синтезуються в органах імуноної системи [11, 52].

Імуноглобуліни класу A виявлені в значних кількостях у багатьох видів тварин. Ці білки містяться переважно в різних секретах (сльозах, слині, сечі, молозиві, бронхіальних виділеннях, кишковому соці та ін.) і володіють лізуючою дією. У сироватці крові ці білки становлять 15–20% усіх імуноглобулінів [45, 46, 78]. Секреторний IgA відіграє важливу роль у захисті організму від кишкових та респіраторних інфекцій і забезпечує місцевий імунітет. Новонароджені поросята та інші тварини отримують IgA з молозивом матері [27]. Синтез власних імуноглобулінів цього класу починається на 16-й день постнатального життя поросят, а на 30-й день концентрація його перевищує концентрацію IgM [64]. Період напіврозпаду цих імуноглобулінів становить 3,5 дня.

Імуноглобуліни класу G становлять 70–80% усіх імуноглобулінів сироватки крові [27, 46, 52, 59]. Імуноглобуліни цього класу у людини і деяких гризунів здатні проникати через плацентарний бар'єр від матері до плоду. У свиней та інших видів сільськогосподарських тварин IgG не переходить від матері до плоду внаслідок непроникності епітеліохоріальної плаценти. Організм поросят після народження вступає в контакт з різними антигенами навколишнього середовища, в тому числі збудниками багатьох інфекцій. На відміну від дорослих, організм новонароджених тварин, який майже не мав контактів з антигенами протягом внутрішньоутробного розвитку і для якого характерна імунологічна незрілість, містить лише мінімальні кількості захисних білків.

Цей недолік компенсується передачею новонародженим поросят материнських імуноглобулінів і зв'язаних з ними захисних антитіл. Материнські антитіла попадають у кровообіг поросят після народження з молозивом через епітелій кишечника та захищають їх від збудників інфекційних захворювань [63, 79, 84, 87]. Інтенсивне всмоктування імуноглобулінів у кишечнику новонароджених поросят зумовлене підвищеною проникністю слизової оболонки і наявністю у молозиві інгібіторів трипсину, які запобігають гідролізові імунних глобулінів. Материнські імуноглобуліни в організмі поросят зберігаються 4–6 тижнів [68, 70, 94].

Молозиво свиноматки містить, порівняно з молоком, дуже велику кількість імуноглобулінів класу IgG [30, 59, 78]. У свиноматок після пологів вміст імуноглобулінів G у сироватці крові знижується з 25,0 до 15,0 г/л, а в молозиві їхня кількість становить 21,0–104 г/л. Зі збільшенням терміну після пологів вміст IgG у молозиві свиней швидко знижується і на третю–шосту добу становить 3,0–5,0 г/л [59].

Імуноглобуліни у вагітних свиноматок переходять з крові у молочну залозу незадовго до пологів і можуть досягати там концентрації в десятки разів більшої, ніж їх рівень у крові. Молозивні IgG спочатку захоплюються епітеліальними клітинами кишечника, потім попадають у лімфатичні протоки, а звідти – у кровообіг поросят. Здатність абсорбувати інтактні антитіла базується на принципі піноцитозу та має селективний характер. Так, імуноглобуліни всмоктуються краще, ніж альбуміни, а гомологічні білки – краще, ніж гетерогенні. У поросят проникність кишечника для імуноглобулінів втрачається під кінець 24–36 годин життя, що зумовлюється заміною епітеліальних клітин на зрілі, не здатні до піноцитозу [55, 64].

Отримані від матері імуноглобуліни у процесі обміну розпадаються. Катаболізм IgG в організмі поросят триває приблизно 14 днів [33, 59]. У цей період настає фізіологічна імуноглобулінемія, проте незабаром організм поросят починає продукувати власні захисні білки. Їх рівень зростає до 180-го дня життя свиней. Вміст імуноглобулінів у крові залежить від термінів народження поросят – перші, як правило, мають удвічі вищий їх рівень, ніж останні.

Період після відлучення суттєво впливає на стан імунної системи поросят і приводить до зниження утворення попередників тимічних Т-лімфоцитів та В-клітин, що є закономірною реакцією на зміну умов годівлі й утримання свиней [2–4, 8, 21, 25, 35, 39].

Повного дозрівання система імунного захисту у поросят досягає в 1,5–2-місячному віці. У цей період організм здатний не лише виробляти специфічні антитіла у відповідь на антигенні стимули, але й активувати клітинні фактори імунітету.

Узагальнюючи вищесказане, слід відзначити, що період раннього постнатального розвитку є одним з критичних періодів життя поросят, який відрізняється рядом особливостей. Важливою для новонароджених поросят є роль імуноглобулінів, які надходять з молозивом матері. Раннє та інтенсивне споживання молозива має вирішальне значення для виживання поросят протягом раннього періоду розвитку.

1. *Авилов Ч.* Групповая иммунологическая реактивность молодняка свиней // Свиноводство. 2001. № 7. С. 21–23.
2. *Аухатова С. Н.* Об использовании иммунокорректирующей терапии при йодной недостаточности у свиней // С.-х. биол. 2006. № 2. С. 73–77.

3. *Бакшеев А. Ф.* Становление, породные особенности и возможности коррекции иммунной системы у свиней: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1998. 44 с.
4. *Бакшеев А. Ф., Мальцева Т. В., Алексеева Е. Г.* Дифференцировка и формирование функциональной активности Т-лимфоцитов у телят // *Материалы Сиб. Междунар. Вет. конгр. (Новосибирск, 2005)*. С. 290.
5. *Бучко О. М., Салига Н. О., Искра Р. Я.* Гематологічні показники в залежності від умов утримання свиней // *Науково-технічний бюл.* 2008. Вип. 9. № 4. С. 59–63.
6. *Бучко О. М., Искра Р. Я., Салига Н. О.* Показники крові свиней в залежності від їх стресочутливості // *Наук. вісн. ЛНУВМ та БТ.* 2008. Т. 10. № 3. С. 20–23.
7. *Верховский О. А., Ездакова И. Ю., Жаданов А. И.* и др. Кинетика синтеза различных типов антителосекретирующих клеток костного мозга мышей в процессе иммуногенеза // *Докл. Рос. акад. с.-х. наук.* 2000. № 5. С. 42–44.
8. *Галочкин В. А., Галочкина В. П., Остренко К. С.* Разработка теоретических основ и создание антистрессовых препаратов нового поколения для животноводства // *С.-х. биол.* 2009. № 2. С. 43–54.
9. *Емельяненко П. А.* Иммунная система животных // *Пробл. вет. иммунологии.* М., 1985. С. 36–46.
10. *Ефанова Н. В., Бакшеев А. Ф., Осина Л. М.* и др. Формирование иммунокомпетентной системы поросят в зависимости от их пола // *Материалы Сиб. Междунар. Вет. конгр. (Новосибирск, 2005)*. С. 301.
11. *Заика Л. А.* Особенности иммунного статуса новорожденных поросят и их коррекция гуморальными факторами тимуса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. К., 1988. 19 с.
12. *Земсков А. М., Земсков В. М., Вороновский В. А., Новикова Л. А.* Биохимическая составляющая иммунопатологии // *Имунопатология, аллергология, инфектология.* 2000. № 4. С. 37–47.
13. *Кадыров С. О.* Характеристика иммуноглобулинов свиней методами антигенного анализа // *Тр. ВИЗВ.* 1985. Т. 60. С. 32–36.
14. *Казаков В. Н., Снегирь М. А., Снегирь А. Г.* и др. Пути взаимодействия нервной, эндокринной и иммунной систем в регуляции функций организма // *Архив клинической и экспериментальной медицины.* 2004. № 1–2. Т. 13. С. 3–10.
15. *Калюжный С. И., Ларионов С. В.* Иммунокоррекция при криптоспориidioзе поросят // *Ветеринария.* 2007. № 6. С. 32–35.
16. *Карпуть И. М.* Иммунная реактивность свиней. Минск: Ураджай, 1981. 143 с.
17. *Карпуть И. М., Николадзе М. Г.* Диагностика и профилактика алиментарной анемии поросят // *Ветеринария.* 2003. № 4. С. 34.
18. *Кириченко Б. П., Кныш Е. Г., Парченко В. В.* Клинико-биохимические показатели у поросят при действии препаратов – производных триазола // *С.-х. биол.* 2008. № 2. С. 98–102.
19. *Коромыслов Г. Ф., Игнатов П. Е.* Иммуностимуляция: средства, методы, перспективы // *С.-х. биол.* 1983. № 7. С. 99–107.
20. *Криштофорова Б. В.* Вірогідні шляхи міграції материнських імуноглобулінів та їх вплив на розвиток плодів і життєздатність // *Вет. мед. України.* 2000. № 8. С. 14–15.
21. *Кузьмин А. И., Оситова Н. А., Ерова Л. М.* Общая метаболическая реакция организма на действие стрессовых факторов // *Актуальные вопросы ветеринарной медицины: Материалы Сиб. Междунар. Вет. конгр. (Новосибирск, 2005)*. С. 312.

22. *Лурія Е. А., Фриденштейн А. Я.* Роль зобної залози в імунитеті // Усп. совр. биол. 1984. Т. 59. С. 42–49.
23. *Лясота В. П.* Обґрунтування і розробка превентивних заходів для корекції природної резистентності організму свиней за умов впливу паратипових факторів: Автореф. дис. ... д-ра. вет. наук. Львів, 2004. 42 с.
24. *Лясота В. П., Нікітенко А. М., Малина В. В.* та ін. Корекція метаболізму та активація функцій клітинного і гуморального імунітету поросят за допомогою інформаційно-модифікованого Кафі // Сільський господар. 2002. № 1–2. С. 12–13.
25. *Майстров В. И., Шевелев Н. С., Трубицина Т. П.* Некомпенсированный окислительный стресс при отъеме поросят // Ветеринария. 2009. № 4. С. 43.
26. *Максимов В. И., Медведев И. Н.* Оценка тромбоцитарных функций у телят и поросят в раннем онтогенезе // Ветеринария. 2008. № 11. С. 50–54.
27. *Мотова Е. Н.* Оценка биохимического и иммунного статуса телят в ранний постнатальный период при выпаивании замороженного молозива с высоким содержанием иммуноглобулинов // С.-х. биол. 2008. № 2. С. 84–87.
28. *Никитенко А. М.* Биологическая активность гормонов тимуса // С.-х. биол. 1987. № 3. С. 42–46.
29. *Пинегин Б. В., Хаитов Р. М., Ярилин А. А.* Руководство по клинической иммунологии. Диагностика заболеваний иммунной системы // Руководство для врачей. ГЭОТАР-Медиа. 2009. 352 с.
30. *Рецкий М. И., Шахов А. Г., Близнецова Г. Н.* и др. Тест для оценки пассивного переноса колостральных иммуноглобулинов // Ветеринария. 2008. № 6. С. 48–50.
31. *Салига Н., Віщур О.* Формування Т- і В-системи клітинного імунітету під впливом імуномодулятора тималіну // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 29. С. 165–170.
32. *Салига Н. О., Снітинський В. В.* Вплив імуномодуляторів риботану, тималіну та левамізолу на показники клітинного імунітету у поросят в період раннього постнатального онтогенезу // Біологія тварин. 2003. Т. 5. № 1–2. С. 144–148.
33. *Салига Н. О.* Концентрація імуноглобулінів у сироватці крові поросят при введенні імуномодуляторів риботану, тималіну та левамізолу // Біологія тварин. 2004. Т. 6. № 1–2. С. 175–180.
34. *Салига Н. О.* Деякі аспекти взаємодії імунної та нервової систем // Біологія тварин. 2006. Т. 8. № 1–2. С. 100–105.
35. *Салига Н. О., Іскра Р. Я., Максимович І. Я., Сварчевська О. З.* Стан антиоксидантної системи в імунокомпетентних клітинах за умов стресу після застосування сполук хрому // Матеріали ІХ Укр. біохім. з'їзду. 2006. Т. 1. С. 172–173.
36. *Салига Н. О., Іскра Р. Я.* Деякі показники клітинного імунітету у поросят після застосування імуномодулятора тимусного походження // Біологія тварин. 2007. Т. 9. № 1–2. С. 190–194.
37. *Салига Н. О., Іскра Р. Я., Віщур О. І.* Спосіб для підвищення імунного статусу організму поросят у ранньому віці // Аграрна наука – виробництву. 2009. С. 21.
38. *Смирнов А. Н., Васильев М. Ф.* Естественная реактивность поросят // Ветеринария. 1980. № 3. С. 39.
39. *Смоленцев С. Ю., Папуниди К. Х.* Применение седемина и фелуцена для коррекции обмена веществ у свиней // Ветеринария. 2009. № 8. С. 55.
40. *Топурия Л. Ю.* Показатели периферической крови и факторов естественной резистентности организма поросят под влиянием рибавина // Перспективные направления

- научных исследований молодых ученых Урала и Сибири: Сб. науч. трудов Междунар. науч.-практ. конф. Троицк, 2004. С. 83–84.
41. *Топурия Л. Ю.* Иммунобиохимические показатели крови свиноматок при применении иммуностимуляторов // Актуальные проблемы ветеринарной патологии и морфологии животных: Материалы Междунар. науч.-произв. конф. Воронеж, 2006. С. 473–476.
 42. *Топурия Л. Ю., Стадников А. А., Топурия Г. М.* Ультраструктурная характеристика иммунокомпетентных органов крыс при экспериментальной иммуносупрессии // Современные проблемы патологической анатомии, патогенеза и диагностики болезней животных: Сб. науч. трудов по материалам 16-й Всерос. науч.-метод. конф. 2007. С. 296–299.
 43. *Хавинсон В. Х.* Тканеспецифическое действие пептидов // Бюл. эксперим. биол. и медицины. 2001. Т. 132. N 8. С. 228–229.
 44. *Хавинсон В. Х., Морозов В. Г.* Пептиды эпифиза и тимуса в регуляции старения // СПб.: Фолиант, 2001. 160 с.
 45. *Харитонова И. Г.* Функциональное состояние иммунной системы и поиск способов повышения резистентности молодняка свиней // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Боровск, 1992. 21 с.
 46. *Чернушенко Е. Ф., Олейник С. А., Мишунин И. Ф.* Подклассы иммуноглобулинов (IgG, IgA) в крови, изменения их содержания при различных патологических состояниях, методы исследования // Лаб. диагностика. 1999. № 3. С. 72–77.
 47. *Чеснокова В. М.* Эндокринная функция тимуса и его связь с другими железами внутренней секреции // Усп. совр. биол. 1984. № 3. С. 435–446.
 48. *Чумаченко В. Ю.* Резистентність сільськогосподарських тварин // Вет. мед. України. 1997. № 3. С. 4–6.
 49. *Akashi K., Richie L., Miyamoto T., Carr W.* B lymphopoiesis in the thymus // J. Immunol. 2000. Vol. 164. P.5221.
 50. *Bailey M., Plunkett F., Clarce A. et al.* Activation of T cells from the intestinal lamina propria of the pigs // J. Immunol. 1998. Vol. 48. P. 177–182.
 51. *Bianchi A., Zwart R.* Development of the B- and T- cell compartments in porcine lymphoid organs from birth to adult life: an immunohistological approach // Vet. Immunol. Athal. 1992. Vol. 33. P. 201–221.
 52. *Bland I., Rooke J., Bland V. et al.* Appearance of immunoglobulin G in the plasma of piglets following intake of colostrum, with or without a delay in sucking // Anim. Sci. 2003. Vol. 77. P. 277–286.
 53. *Brown A.* Immunological function, of splenic B-lymphocytes // Crit. Rev. Immunol. 1992. Vol. 11. P. 395.
 54. *Bruner M.* The integrative activity of the immunoglobulins // Scand. J. Immunol. 1994. Vol. 70. P. 56–62.
 55. *Butler J., Lager K., Splichal I. et al.* The piglet as a model for B cell and immune system development // Vet. Immunol. Immunopathol. 2009. Vol. 128. N 1–3. P. 147–170.
 56. *Butler J., Lager K., Splichal I. et al.* The piglet as a model for B cell and immune system development // Veterinary Immunology and Immunopathology. 2009. Vol. 128. P. 147–170.
 57. *Butler J., Sinkora M., Wertz N. et al.* Development of the neonatal B and T cell repertoire in swine: implications for comparative and veterinary immunology // Vet. Res. 2006. Vol. 37. P. 417–441.

58. *Butler J., Zhao Y., Sinkora M.* et al. Immunoglobulins, antibody repertoire and B cell development // *Dev. Comp. Immunol.* 2009. Vol. 33. P. 321–333.
59. *Butler J., Wertz N., Deschacht N., Kacskovics I.* Porcine IgG: structure, genetics, and evolution // *Immunogenetics.* 2009. Vol. 61. P. 209–230.
60. *Butler J. E., Sun J., Navarro P.* The swine immunoglobulin heavy chain locus has a single Ig no identifiable IgD // *Int. Immunol.* 1998. Vol. 8. P. 1897–1904.
61. *Cariolet R., Diguerher G., Julou P.* et al. Survival and growth rate of suckling piglets in the SPF herd of AFSSA at Ploufragan // *Journées Rech. Porcine en France.* 2004. Vol. 36. P. 435–442.
62. *Charerntantanakul W., Roth J.* Biology of porcine T lymphocytes // *Anim. Health Res. Rev.* 2006. Vol. 7. P. 81–96.
63. *Couret D., Jamin A., Kuntz-Simon G., Merlot E.* Maternal stress during late gestation has moderate but long-lasting effects on the immune system of the piglets // *Veterinary Immunol. and Immunopathol.* 2009. Vol. 131. N 1–2. P. 17–24.
64. *Cukrowska B., Sincora J., Rehacova Z.* et al. Isotype and antibody specificity of spontaneously formed immunoglobulins in pig fetuses and germ-free piglets // *Immunol.* 1996. Vol. 88. P. 611–617.
65. *Cukrowska B., Sincora J., Mandel L.* et al. Thymic B-cells in pig fetuses and germ-free pigs spontaneously produce IgM, IgG and IgA: detection by ELISPOT method // *Immunol.* 1996. Vol. 87. P. 487–493.
66. *Dalal I., Roifman C.* Hypogammaglobulinemia of infancy // *Immunol. Allergy. Clin. W. Amer.* 2001. Vol. 21. P. 129–140.
67. *Damm B., Pedersen L., Heiskanen T., Nielsen N.* Long-stemmed straw as an additional nesting material in Schmid pens in a commercial herd breeding and on piglet mortality and growth // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2005. Vol. 92. P. 45–60.
68. *Devillers N., Dividich J., Farmer C.* et al. Origin and consequences of the variability of colostrum production by the sow and of its intake by piglets // *Journées Rech. Porcine en France.* 2005. Vol. 37. P. 435–442.
69. *Ewijk W.* Cellular events during the primary immune response in the spleen // *Cell. Tissue Res.* 1987. Vol. 183. P. 473.
70. *Farmer C., Quesnel H.* Nutritional, hormonal, and environmental effects on colostrum in sows // *J. Anim. Sci.* 2009. Vol. 87. P. 56–64.
71. *Gavin M., Clarke S., Wegrou E.* et al. Homeostasis and anergy of CD4⁺ CD8⁺ suppressor T cell *in vivo* // *Nat. Immunol.* 2002. Vol. 3. P. 33–41.
72. *Gerner W., Käser T., Saalmüller A.* Porcine T lymphocytes and NK cells—an update // *Dev. Comp. Immunol.* 2009. Vol. 33. P. 310–320.
73. *Greens N.* Immunoglobulin function // *Manual of Clin. Labor. Immunol.* Lane.: Nakamura, 1997. P. 250–263.
74. *Grierson S., King D., Tucker A.* et al. Ontogeny of systemic cellular immunity in the neonatal pig: correlation with the development of post-weaning multisystemic wasting syndrome // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 2007. Vol. 119. P. 254–268.
75. *Hassett J.* T-lymphocyte activation // *Manual of Clinical Laboratory Immunology.* 1997. Vol. 5. P. 287–295.
76. *Kionssis D.* Thymocyte differentiation: its time to bend a little // *Nat. Immunol.* 2002. Vol. 3. P. 214–215.

77. *Kishimoto H.* Negative selection in thymus includes semimature T cells // *J. Exp. Med.* 1997. Vol. 185. P. 263–271.
78. *Klobasa F.* Changes in the concentration of serum IgG, IgA and IgM of sows throughout the reproductive cycle // *Vet. Immun. Immunopathol.* 1985. Vol. 10. P. 341–353.
79. *Klobasa F.* et al. Regulation of humoral immunity in the piglet by immunoglobulins of maternal origin // *Res. Vet. Sci.* 1981. Vol. 31. P. 263–266.
80. *Klobasa F., Schröder C., Stroot C., Henning M.* Passive immunization in neonatal piglets in natural rearing. Effects of birth order, birth weight, litter size and parity // *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.* 2004. Vol. 117. P. 19–23.
81. *Kyle R., Katzmann J.* Immunochemical characterization of immunoglobulins // *Manual Clin. Labor. Immunol. Lane.*: Nakamura, 1997. P. 156–176.
82. *Lepault F.* et al. Characteristics of thymus housing Bone-Marrow cells // *J. Immunol.* 1983. Vol. 47. P. 54–60.
83. *Mandakova P., Sinkora J., Sima P., Vozeh F.* Reduced primary T lymphopoiesis in 3-month-old lurcher mice: sign of premature ageing of thymus? // *Neuroimmunomodulation.* 2005. Vol. 12. P. 348–356.
84. *Mandel L.* Development of immune response in early pig ontogeny // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 1992. Vol. 43. P. 135–142.
85. *Miller R.* The aging immune system: primer and prospectus // *Science.* 1996. Vol. 273. P. 70–85.
86. *Osmond D.* B cell development in the bone marrow // *Semin. Immunol.* 1990. Vol. 2. P. 173–180.
87. *Pabst R., Rothkotter H.* Postnatal development of lymphocyte subsets in different compartments of the small intestine of pigs // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 1999. Vol. 74. P. 539–544.
88. *Peskovitz M.* Immunology of the pig // *Handbook of Vertebrate. Immunology.* 1998. London: Acad. Press. P. 373–420.
89. *Punt J., Singer A.* T cell development // *Clin. Immunol.* 1997. Vol. 1. P. 157–175.
90. *Salyha N. O.* Immunodeficiency states and their correction in young age animals // *Conference of research workers in animal diseases USA St. Louis.* 2005. P. 58.
91. *Charerntantanakul W., Roth J.* Biology of porcine T lymphocytes // *Anim. Health Res. Rev.* 2006. Vol. 7. P. 81–96.
92. *Sinkora J., Rehakova Z., Sinkora M.* et al. Early development of immune system in pigs // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 2002. Vol. 87. P. 301–306.
93. *Sinkora M., Butler J., Holtmeier W., Sinkorova J.* Lymphocyte development in fetal piglets: facts and surprises // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 2005. Vol. 108. P. 177–184.
94. *Stepanova H., Samankova P., Leva L.* et al. Early postnatal development of the immune system in piglets: the redistribution of T lymphocyte subsets // *Cell Immunol.* 2007. Vol. 249. P. 73–79.
95. *Stephens L., Mason D.* Characterization of thymus-derived regulatory T-sells that protect against organ-specific autoimmune disease // *Microb. Infect.* 2001. Vol. 3. P. 905–910.
96. *Summerfield A., Rziha H.* Functional characterization of porcine CD4⁺ CD8⁺ extrathymic T lymphocytes // *Cell Immunol.* 1996. Vol. 168. P. 291–296.
97. *Sun J., Hayward C.* Antibody repertoire development in fetal and neonatal piglets // *J. Immunol.* 1998. Vol. 161. P. 5070–5078.

98. *Timens W.* The human spleen and the immune system: not just another lymphoid organ // *Res. Immunol.* 1991. Vol. 142. P. 316.
99. *Trebichavsky J.* Early ontogeny of immune cells and their functions in the fetal pig // *Vet. Immunol. Immunopathol.* 1996. Vol. 54. P. 420–422.
100. *Tuo W., Zhu F.* Transfer of heterologous immunoglobulin into the uterine lumen of pigs // *Eur. J. Obstet. Gynecol. Reprod. Biol.* 1996. Vol. 70. P. 145–156.
101. *Vega-Lopez M., Telemo E., Bailey M.* et al. Immune cell distribution in the small intestine of the pig // *Vet. Immunopathol.* 1993. Vol. 37. P. 49–60.
102. *Vega-Lopez M., Telemo E., Bailey M.* et al. Effect of weaning on the development of immune cells in the pig intestine // *Vet. Immunopathol.* 1995. Vol. 44. P. 319–327.
103. *Vishchur O., Kychun I., Salyha N.* The immune response in animals by means of immunotrope preparations // 4th Parnas Conference Molecular Mechanisms of Cell Activation: Biological Signals and their Target Enzymes. Wroclaw, 2002. P. 80.
104. *Willams P.* Immunomodulating effects of intestinal absorbent maternal colostral leukocytes by neonatal pigs // *Can. J. Vet. Res.* 1993. Vol. 57. P. 1–8.
105. *Zuckermann F., Gasking H.* Distribution of porcine CD4/CD8 double-positive T lymphocytes in mucosa – associated lymphoid tissue // *Immunol.* 1996. Vol. 87. P. 3–9.
106. *Zuckermann F., Husmann R.* Functional and phenotypic analysis of porcine peripheral blood CD4/CD8 double-positive T cells // *Immunol.* 1996. Vol. 87. P. 500–512.

DEVELOPMENT OF PIGLET'S IMMUNE SYSTEM

N. Salyha

*Institute of Animal Biology of UAAS
38, Stus St., Lviv 79034, Ukraine
e-mail: inenbiol@mail.lviv.ua*

Literature and experimental data concerning some aspects of piglet's immune system development during early postnatal ontogenesis, that is one of the critical life periods and have a number of peculiarities generalized in the article. Problems pertinent to maturation of organs of immune system, transference of antibodies from sow to newborn piglets, possibility of self-dependent production of protective antibodies, development of nonspecific resistance are reviewed in the paper. In the matter of formation of cell immunity it is attached great importance to thymus and its hormones that participate in process of regulation of immune answer.

Key words: immune system, antibodies, phagocytosis, thymus, piglets.

РАЗВИТИЕ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ У ПОРОСЯТ**Н. Салыга**

*Институт биологии животных УААН
ул. В.Стуса, 38, Львов 79034, Украина
e-mail: inenbiol@mail.lviv.ua*

В статье обобщены литературные данные и данные собственных исследований о некоторых аспектах развития иммунной системы поросят в период раннего постнатального развития, который является одной из критических стадий жизни этих животных и отличается некоторыми особенностями. Рассматриваются вопросы формирования органов иммунитета, передачи иммуноглобулинов от матери новорожденным животным, возможность собственной продукции защитных антител, развития неспецифической резистентности. Большое значение в становлении клеточного иммунитета принадлежит тимусу, а его продукты – гормоны тимуса – принимают участие в регулировании иммунного ответа.

Ключевые слова: иммунная система, фагоцитоз, тимус, поросята.

Стаття надійшла до редколегії 10.07.09

Прийнята до друку 20.07.09