

**КИШЕЧНО-АССОЦИИРОВАННАЯ ЛИМФОИДНАЯ ТКАНЬ КАК ИНФОРМАЦИОННО-КОРРЕКТИРУЮЩАЯ СИСТЕМА ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЙ**  
**(краткий обзор литературы)**

З.А. ВОРОНЦОВА, Д.Б. НИКИТЮК, Э.Ф. КУДАЕВА

*Воронежский государственный медицинский университет имени Н.Н. Бурденко, ул. Студенческая 10, г. Воронеж, 394036, Россия*

**Аннотация.** Экспериментальные данные представленные в обзоре указывают на важную роль лимфоидной ткани в условиях воздействия на организм различных экстремальных факторов и можно утверждать, что все сопутствующие перестройки происходили на уровне взаимодействия лимфоцитов с тканью-мишенью и связаны с характером внутриклеточных изменений в лимфоцитах, определяющих путь к управляемому изменению патогенеза заболеваний. Полифункциональность тонкой кишки определяет ее участие во многих процессах, сопровождающихся иммунными реакциями, индуцирующими восстановление. Учитывая миграционные способности лимфоидных клеток, расширяются их возможности в получении информации и взаимодействии с другими органами. Они способны обеспечить быструю смену программы нормального развития организма на резервную и наоборот. Топографическая особенность лимфоидного компонента в стенке кишки, одного из защитных барьеров на пути антигенов, позволяет оценить эффект воздействующих факторов. Отмечена важность клеток Панета в некоторых исследованиях, а также плазмочитарная инфильтрация собственного слоя слизистой оболочки, определяющих резистентный характер реагирования тонкой кишки. Таким образом, лимфоидные клетки являются оперативной подсистемой, биологическая суть которой заключается в изменчивости тканей и адаптации ее к условиям окружающей среды.

**Ключевые слова:** тонкая кишка, лимфоидная ткань, экстремальные факторы.

**GUT ASSOCIATED LYMPHOID TISSUE AS INFORMATION AND CORRECTIVE SYSTEM OF EXTREME CONDITIONS (brief literature report)**

Z.A.VORONTSOVA, D.B.NIKITYUK, E.F. KUDAEVA

*Voronezh State N.N. Burdenko Medical University, Studencheskaya Str., 10, Voronezh, 394036, Russia*

**Abstract.** The presented experimental data in this review indicate an important role of lymphoid tissue in the conditions of influence on the organism of various extreme factors. It can be argued that all related restructuring occurred at the level of interaction of lymphocytes with target tissue. They are related to the nature of intracellular changes in lymphocytes, defining the way to manage change pathogenesis of diseases. Multifunctionality of small intestine determines its participation in many processes involving immune responses, inducing recovery. Taking into account the migratory ability of lymphoid cells, their ability to obtain information and interaction with other bodies are expanded. They are able to provide a quick change of the normal development of the body's program to back and vice versa. Topographic feature lymphoid component in the intestinal wall as one of the protective barriers in the way of antigens, allows to evaluating the influencing factors effects. It was noted the importance of Paneth cells in some studies, as well as their own plasmacytoid infiltration of the mucous membrane layer defining the character of the small intestine resistant response. Thus, the lymphoid cells are operational subsystem, the biological essence of which lies in the variability of tissue and its adaptation to the environment.

**Key words:** small intestine, lymphoid tissue, extreme factors.

Актуальным представляется изучение компонентов иммунной системы, участвующих на всех этапах жизнедеятельности в защитных реакциях, обеспечивающих структурную и функциональную целостность организма. Одним из крупных периферических отделов иммунной системы является кишечечно-ассоциированная лимфоидная ткань. Иммунные структуры, ассоциированные со слизистой оболочкой – иммунологически активная ткань. Около 80% всех иммунокомпетентных клеток организма ассоциированы со слизистой оболочкой кишки [15]. Она находится в тесном контакте с потоком микробного материала, и служит первым барьером на его пути. Тошая кишка – это отдел тонкой кишки, который занимает промежуточное положение между двенадцатиперстной и подвздошной и с морфологических позиций она отражает основной принцип строения, являясь самым функционально активным отделом, особенно проксимальная часть [6, 21]. Полифункциональность тонкой кишки позволяет ей участвовать во многих

процессах, определяемых иммунными реакциями, индуцирующими восстановление, защиту, а также радиорезистентность [16]. Именно лимфоциты получили статус главных клеток, обеспечивающих иммунный процесс и специфичность иммунных реакций.

Таким образом, слизистая оболочка является информационной системой в функционировании и процессах регуляции тканевого гомеостаза тощей кишки [7].

В тощей кишке представлены преимущественно *B*-клетки, продуцирующие *IgA* и *IgE*. Таким образом, гуморальная секреторная иммунная система слизистой оболочки сосредоточена главным образом в тощей кишке [17].

Концентрация лимфоцитов в лимфоидной ткани определяет скорость и эффективность иммунного ответа, который запускается в результате взаимодействия нескольких типов клеток и поэтому даже незначительное падение концентрации может привести к значительному ослаблению иммунного ответа. Механизмы, регулирующие объем интактной лимфоидной ткани зависят от многих факторов: интенсивности воспалительных и регенераторных процессов, активности соединительной ткани и иммунной системы. Чрезвычайно важна роль цитокинов и адгезивных молекул в процессе расселения лимфоцитов, развитии воспаления и иммунного ответа. Расселение, как и классическая миграция – сложный процесс, обладающий тканевой специфичностью. Тканеспецифические антигены, которые участвуют в расселении, имеют широкое распространение и дают сигнал, определяемый различными хемокинами [4, 22].

Лимфоидные клетки являются оперативной подсистемой, обеспечивающей возможности изменчивости ткани и адаптации к условиям окружающей среды. Есть наглядные доказательства состоятельности лимфоцитов в запуске пролиферации, сопровождающей любые морфогенетические процессы и определяющие характер дифференцировки клеток [3, 20]. Можно констатировать, что лимфоциты осуществляют контроль за постоянством клеточной численности, реагируя как на ее утрату, так и на избыток, располагая свойством ограничивать размножение клеток и уничтожать избыток. Контролируя процессы дифференцировки клеток, лимфоциты обеспечивают сохранность, их качественную сущность, определяя регуляцию гомеостаза и структурную целостность организма [2].

Надо отметить, что гистологи различают у позвоночных в общей сложности около двухсот различных типов клеток. Есть утверждение, что одинаково дифференцированные клетки одного типа в разных частях организма могут быть неэквивалентными. Это предполагает возможность наличия еще большего числа различных субпопуляций циркулирующих тканеспецифических лимфоцитов, регуляторов пролиферации, осуществляющих в организме специальную морфогенетическую функцию [19]. Было описано свойство лимфоцитов индуцировать у здоровых животных специфические особенности морфогенеза патологии, наблюдаемой у доноров лимфоцитов. Это не только перенос сигнала о повреждении того или иного органа, с последующей активацией сигналов к его восстановлению, но и поэтапное воспроизведение у реципиента лимфоцитов такой картины восстановления органа, какая имеет место у донора. Так, на крысах, при воздействии разных факторов, вызывающих анемию (6-часовая гипоксия на высоте 7000 м, введение кобальта, воздействие фенилгидразином), была показана идентичность воспроизведения в организме реципиентов качественно разных в каждом из этих случаев морфологических изменений, которые вызывали морфогенетически активные лимфоциты доноров. Было показано, что лимфоидные клетки доноров после кровопотери, при их однократном введении нормальным реципиентам, передают им все морфологические признаки, отличающие репаративный эритропоэз от физиологического эритропоэза. Показано также, что эти клетки переносят особенности токсической анемии, вызванной у мышей введением марсенита натрия [8].

Однотипные стрессорные нагрузки вызывали у устойчивых (активных) и предрасположенных к стрессу (пассивных) крыс различную динамику изменений содержания нейромедиаторов и нейропептидов в различных структурах головного мозга, т. е. выраженность и продолжительность ответа диффузных лимфоидных образований в стенке тощей кишки на острое эмоциональное стрессорное воздействие также зависела от поведенческой активности (стрессоустойчивости) крыс. Несмотря на однотипный характер ответа лимфоидных структур, их реакция в группе активных крыс, была менее выражена по сравнению с таковой у пассивных животных. У контрольных, поведенчески пассивных крыс по сравнению с активными особями исходно выявлено преобладание клеток лимфоидного ряда на фоне увеличения численности макрофагов и деструктивно измененных клеток, что может свидетельствовать об исходной большей активности иммунной структуры этой группы животных. Острый эмоциональный стресс приводил к истощению функциональных возможностей лимфоидной ткани у поведенчески пассивных, предрасположенных к стрессу крыс, на это указывало резкое снижение количества малых лимфоцитов и плазматических клеток, с которыми связывают выполнение эффекторных функций гуморального и клеточного звеньев иммунной системы. При этом численность макрофагов и деструктивно измененных клеток у пассивных крыс увеличивалась. В настоящее время с макрофагами связывают не только функции уничтожения дефектных клеток, но и активацию «наивных» лимфоцитов [10].

Среди органов иммуногенеза, лимфоидные образования кишки занимают особое место и в настоящее время доказано, что их роль в формировании иммунного ответа, участие в лимфоцитопозе и

рециркуляции лимфоцитов зависит от состава воды, поступающей в органы пищеварения. При проведении наземных экспериментальных исследований, воспроизводящих условия содержания и среду обитания при космических полетах на биоспутнике «Бион М1» было отмечено, что клеточный состав *собственной пластинки слизистой оболочки тощей кишки в ворсинках* (СПВ) экспериментальной группы животных, состоящей из восьми мышей, получающих пастообразный корм, приготовленный из стандартного комбикорма, в состав которого были введены вода (76-78 %) и казеин в качестве загустителя, претерпевает существенные изменения по сравнению с шестью мышами контрольной группы. Сопоставление строения начального отдела стенки тощей кишки у экспериментальных и контрольных мышей не выявило существенных различий, что согласуется с данными других исследователей. Однако, детальный анализ клеточного состава слизистой оболочки тощей кишки показал существенные изменения содержания ряда клеток, происходящие в процессе моделирования условий космического полета животных. При наземном эксперименте, имитирующем полет животных в космосе, в СПВ отмечалось некоторое уменьшение общего содержания клеток (в 1,2 раза), изменений количества лимфоцитов (бластов, больших, средних и малых), а также разрушающихся клеток не выявлено. Число больших и малых лимфоцитов несколько увеличивалось (в 1,6 и 1,4 раза соответственно). На фоне общей сохранности количества лимфоцитов в СПВ обращает на себя внимание резкое уменьшение плазматических клеток (в 2,1 раза в абсолютных цифрах и в 1,8 раза – относительного содержания). Основной причиной уменьшения числа этих клеток является торможение процессов трансформации лимфоцитов. Полученные данные об изменениях клеточного состава собственной пластинки слизистой оболочки тощей кишки у мышей при наземном эксперименте, имитирующем условия космического полета, свидетельствуют о снижении местного гуморального иммунитета в стенке органа и зависят от состава и консистенции, получаемого мышами корма. Более чувствительными структурами кишки являются ворсинки, в которых в значительном количестве исчезают плазмоциты [1].

При дегидратации уменьшилась площадь лимфоидных узелков с герминативными центрами. В одиночных и групповых лимфоидных узелках тонкой кишки изменилось соотношение клеток. На шестые и десятые сутки дегидратации доля макрофагов, лимфоцитов, клеток с конфигурацией митоза, тучных и плазматических клеток значительно уменьшалась в 1,4-4 раза, что указывало на угнетение иммунных реакций [9].

Воздействие алкоголя в пренатальном периоде вызывало значительное изменение строения лимфоидных бляшек тонкой кишки потомства алкоголизованных крыс – это приводило к резким функциональным изменениям иммунного статуса [13]. Пренатальное воздействие этанола на протяжении одного месяца в клеточной популяции *групповых лимфоидных узелков* (ГЛУ) вызывало уменьшение абсолютного числа клеток лимфоидного ряда, макрофагов и плазмоцитов во всех структурно-функциональных зонах органа на всех этапах формирования. Наблюдалась усиленная аргиофилия ретикулярных волокон, их фрагментация и разрыв петель. Отмечалось снижение высоты эндотелиоцитов в посткапиллярных венулах. Пренатальное воздействие тетрациклина приводило к сходным изменениям. Таким образом, пренатальное воздействие алкоголя и лекарственного препарата вызывало значительные изменения строения ГЛУ тонкой кишки и могло привести к выраженным функциональным изменениям иммунного статуса [12].

Характеристика морфологических изменений ГЛУ нелинейных белых крыс, при испытании острого холодового стресса показала, что лимфоидные узелки не имели четких границ и герминативных центров. У всех животных этой группы в лимфоидной ткани ГЛУ наблюдались участки гибели лимфоцитов, коллагенизация соединительной ткани, ее избыточное образование. У части животных была отмечена редукция лимфоидной ткани в пейеровых бляшках [14].

У животных экспериментальной группы, получавших полиоксидоний, на четвертые сутки наиболее активной структурой являлись *пейеровы бляшки* (ПБ). В герминативных центрах *лимфатических узелков* (ЛУ) ПБ было увеличено число малодифференцированных форм клеток по сравнению с контролем в 1,4 раза и количества митотических клеток в 1,2 раза больше, чем в контроле. Через 14 суток после введения полиоксидония отмечалось снижение пролиферативной активности клеток. Так, в герминативных центрах ЛУ отмечалось лишь 48% клеток в состоянии митоза – это в 7 раз меньше, чем в контроле. При этом отмечена высокая плазмочитарная активность в куполе ПБ и возрастало количество зрелых плазматических клеток, а деструктивно измененных и разрушенных клеток – увеличивалось. В герминативных центрах ЛУ их число превышает данные контроля в 1,8 раза [18].

При исследовании отдаленных последствий однократного воздействия малых доз  $\gamma$ -облучения были отмечены морфофункциональные изменения в слизистой оболочке тощей кишки, характеризующиеся барьерным дисбалансом показателей светооптической плотности сиаломуцинового геля и щелочной фосфатазы в энтероцитах тучноклеточной популяции на фоне сильных корреляций, включающих во взаимодействие митотические клетки и интраэпителиальные лимфоциты, степень выраженности которых зависела от дозы и сроков наблюдения. О неблагополучии гомеостаза информировала лимфоидная ткань образованием лимфоцитарного инфильтрата в эпителии и М-клетках, а также лимфоцитарно-

плазмоцитарного инфильтрата в субэпителиальном слое с формированием лимфоидных узелков, констатирующих усиление антителогенеза [5].

Морфофункциональной мишенью при исследовании воздействия инкорпорированного *обедненного урана* (ОУ) являлась интестинальная система. Топографическая особенность лимфоидного компонента в стенке тонкой кишки, одного из основных защитных барьеров на пути токсических веществ, позволило оценить эффект воздействия ОУ. Были изучены особенности распределения лимфоидной ткани в стенке тощей кишки 150-ти белых лабораторных половозрелых крыс – самцов после однократной инкорпорации водного раствора оксидов ОУ из расчета 0,1 мг на 100 г массы крысы спустя один, три и шесть месяцев. На всем рельефном протяжении эпителиального пласта экспериментальных крыс, от донных отделов крипт до верхушки ворсин, была отмечена миграционная активность *стромальных лимфоцитов* (СЛ) собственного слоя слизистой в эпителий. Помимо интраэпителиальной лимфоидной ткани, обнаружены группировки СЛ. Спустя месяц общее число *интраэпителиальных лимфоцитов* (ИЛ) ворсин достоверно превышало показатели контрольной группы на 20%. В криптах также отмечалось достоверное нарастание общего числа ИЛ в хронодинамике наблюдаемых сроков по сравнению с контролем, но оно было в четыре раза ниже показателей эпителия ворсин и оставалось относительно постоянным. Гиперплазия клеток Панета и плазмоцитарная инфильтрация собственного слоя слизистой подчеркивали резистентный характер реакции тощей кишки. Можно заключить, что постурановый эффект воздействия проявился комплексом изменений, выражающихся клеточной трансформацией, миграционной активностью и некоторой диффузной концентрированностью лимфоидных структурных образований в слизистой оболочке стенки тощей кишки [11].

Таким образом, под действием изменившихся по разным причинам факторов внешней или внутренней среды, в первую очередь, именно в лимфоидной ткани, оперативно и адаптивно реагирующей, возникают определенные сдвиги.

### Литература

1. Аминова Г.Г., Сапин М.Р., Ерофеева Л.М. Характеристика клеточного состава собственной пластинки слизистой оболочки тощей кишки у мышей при моделировании условий длительного космического полета // *Морфология*. 2015. Т. 148, № 5. С. 60–64.
2. Бабаева А.Г. Еще раз о морфогенетической, или строительной функции лимфоцитов // *Вестник РАЕН*. 2010. № 4. С. 70–74.
3. Радиопротекторы комбинированных и сочетанных воздействий гетероморфных тканей / Воронцова З.А. [ и др.] // *Журнал анатомии и гистопатологии*. 2014. Т. 3, №3(11). С. 28–32.
4. Воронцова З.А., Зюзина В.В. Иммунные эффекты на воздействие малых доз  $\gamma$ -облучения в эксперименте // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2011. № 11. С. 80–81.
5. Воронцова З.А., Зюзина В.В. Оценка иммунного статуса слизистой оболочки тощей кишки в модельном алгоритме эффектов g-облучения // *Аллергология и иммунология*. 2011.Т. 12, № 1. С. 59.
6. Воронцова З.А., Степанов Д.С. Сравнительная характеристика отделов пищеварительной системы при инкорпорации обедненного урана // *Вестник новых медицинских технологий*. 2010. Т. 17, № 2. С. 50–52.
7. Воронцова З.А., Проскурякова Е.Е. Кластерный анализ состояния слизистой оболочки тощей и толстой кишки по гистоэнзимологическим показателям в ответ на инкорпорацию обедненного урана // *Вестник новых медицинских технологий*. 2009. Т. 16, № 4. С. 152–153.
8. Геворкян Н.М., Бабаева А.Г. Вариабельность проявления морфогенетической функции лимфоцитов в зависимости от характера и локализации повреждения органа // *Вестник РАЕН*. 2012. № 1. С. 44–47.
9. Гусейнова С.Т. Морфологические изменения в лимфоидных узелках тонкой кишки при дегидратации // *Морфология*. 2011. Т. 138, № 6. С. 44–47.
10. Иванова Е.А. Индивидуальные особенности реакции лимфоидных образований тощей кишки у крыс при стрессорном воздействии // *Морфология*. 2011. Т. 139, № 2. С. 45–48.
11. Кудяева Э.Ф. Динамичность клеток слизистой оболочки тощей кишки при урановой инкорпорации // *Российский медико-биологический вестник им. Академика И.П. Павлова*. 2016. Приложение 2. С. 101–102
12. Пугач П.В. Строение брыжеечных лимфатических узлов новорожденных крыс в норме и после пренатального воздействия этанола // *Морфология*. 2010. Т. 138, № 6. С. 32–36.
13. Реакция лимфоидных бляшек тонкой кишки крыс на пренатальное воздействие алкоголя / Пугач П.В. [ и др.] // *Морфология*. 2008. Т. 133, № 2. С. 110.
14. Самоделкин Е.И., Сивакова Л.В., Маткина О.В. Строение групповых лимфоидных узелков у нелинейных белых крыс при остром стрессе // *Морфология*. 2014. Т.145, № 3. С. 170.

15. Сапин М.Р., Никитюк Д.Б. Иммуные и железистые структуры в стенках полых органов человека // Российские морфологические ведомости. 1998. № 1-2. С. 175.
16. Слюсарева О.А., Воронцова З.А. Доза-эффекты однократного  $\gamma$ -облучения и состояние гомеостаза слизистой оболочки тощей кишки в динамике пролонгированности сроков наблюдения // Вестник новых медицинских технологий. 2010. Т. 17, № 2. С. 39–41.
17. Шишкина В.В., Воронцова З.А. Модифицирующие эффекты отдаленных последствий  $\gamma$ -облучения в диапазоне малых доз // Вестник новых медицинских технологий. 2012. Т. 19, № 2. С. 308–309.
18. Чава С.В. Иммуные структуры тонкой кишки при введении в организм иммуномодулятора полиоксидония // Морфология. 2008. Т. 133, № 2. С. 148.
19. Berek A.C., Beller V.T. Chu Isolation of Eosinophils from the Lamina Propria of the Murine Small Intestine // Methods in molecular biology (Clifton, N.J.). 2016. №.1422. P. 213–221. DOI: 10.1007/978-1-4939-3603-8\_20.
20. Takemura N., Uematsu S. Isolation and Functional Analysis of Lamina Propria Dendritic Cells from the Mouse Small Intestine // Methods in molecular biology (Clifton, N.J.). 2016. № 1422. P. 181–188. DOI: 10.1007/978-1-4939-3603-8\_17.
21. Essential Oil Improves Intestinal Morphology and Expression of Tight Junction Proteins Associated with Modulation of Selected Intestinal Bacteria and Immune Status in a Pig Model / Yi Zou [et al.] // BioMed Research International. 2016. P.11. DOI: 10.1155/2016/5436738.
22. Zhang W.D., Wang W.H, Jia S. The Distribution of SIgA and IgG Antibody-Secreting Cells in the Small Intestine of Bactrian Camels (*Camelus bactrianus*) of Different Ages // Public Library of Science. 2016. Vol. 11, № 6. DOI: 10.1371/journal.pone.0156635.

#### References

1. Aminova GG, Sapin MR, Erofeeva LM. Kharakteristika kletchnogo sostava sobstvennoy plastinki slizistoy obolochki toshchey kishki u myshyey pri modelirovaniy usloviy dlitel'nogo kosmicheskogo poleta [Characteristics of the cellular composition of the mucosa of the jejunum lamina propria in mice modeling long-term space flight conditions]. Morfologiya. 2015;148(5):60-4. Russian.
2. Babaeva AG. Eshche raz o morfogeneticheskoy, ili stroitel'noy funktsii limfotsitov [Once again on the morphogenetic or construction lymphocyte function]. Vestnik RAEN. 2010;4:70-4. Russian.
3. Vorontsova Z.A. et al. Radioprotektory kombinirovannykh i sochetannykh vozdeystviy geteromorfnykh tkaney [Radioprotectors combined and combined effects heteromorphic fabrics]. Zhurnal anatomii i gistopatologii. 2014;3(11):28-32. Russian.
4. Vorontsova ZA, Zyuzina VV. Immunnye efekty na vozdeystvie malykh doz  $\gamma$ -oblucheniya v eksperimente [Immune effects of exposure to low doses of  $\gamma$ -irradiation in the experiment]. Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy. 2011;11:80-1. Russian.
5. Vorontsova ZA, Zyuzina VV. Otsenka immunnogo statusa slizistoy obolochki toshchey kishki v model'nom algoritme effektiv g-oblucheniya [Evaluation of mucosal immune status of the jejunum in the modeling algorithm effects of g-irradiation]. Allergologiya i immunologiya. 2011;12(1):59. Russian.
6. Vorontsova ZA, Stepanov DS. Sravnitel'naya kharakteristika otdelov pishchevaritel'noy sistemy pri inkorporatsii obednennogo urana [Comparative characteristics of the digestive system in incorporating depleted uranium]. Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy. 2010;17(2):50-2. Russian.
7. Vorontsova ZA, Proskuryakova EE. Klasternyy analiz sostoyaniya slizistoy obolochki toshchey i tolstoy kishki po gistoenzimologicheskim pokazatelyam v otvet na inkorporatsiyu obednennogo urana [Cluster analysis of the mucous membrane of the state of the jejunum and colon for gistoenzimologicheskim indicators in response to the incorporation of depleted uranium]. Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy. 2009;16(4):152-3. Russian.
8. Gevorkyan NM, Babaeva AG. Variabel'nost' proyavlenii morfogeneticheskoy funktsii limfotsitov v zavisimosti ot kharaktera i lokalizatsii povrezhdeniya organa [Variability manifestation morphogenetic lymphocyte function depending on the nature and location of organ damage]. Vestnik RAEN. 2012;1:44-7. Russian.
9. Guseynova ST. Morfologicheskie izmeneniya v limfoidnykh uzelnakh tonkoy kishki pri degidratatsii [Morphological changes in lymphoid nodules in the dehydration of the small intestine]. Morfologiya. 2011;138(6):44-7. Russian.
10. Ivanova EA. Individual'nye osobennosti reaktsii limfoidnykh obrazovaniy toshchey kishki u kryys pri stressornom vozdeystvii [Individual features of the reaction of lymphoid formations in the jejunum of rats under stress influences]. Morfologiya. 2011;139(2):45-8. Russian.
11. Kudaeva EF. dinamichnost' kletok slizistoy obolochki toshchey kishki pri uranovoy inkorporatsii [dynamic mucosal cells in the jejunum of uranium incorporation]. Rossiyskiy mediko-biologicheskiy vestnik im. Akademika Pavlova IP. 2016:101-2. Russian.

12. Pugach PV. Stroenie bryzheechnykh limfaticeskikh uzlov novorozhdennykh krysv v norme i posle prenatal'nogo vozdeystviya etanola [The structure of the mesenteric lymph nodes of newborn rats in norm and after prenatal exposure to ethanol]. *Morfologiya*. 2010;138(6):32-6. Russian.

13. Pugach PV, et al. Reaktsiya limfoidnykh blyashkek tonkoy kishki krysv na prenatal'noe vozdeystvie alkogolya [The reaction of lymphoid patches of the small intestine of rats on prenatal exposure to alcohol]. *Morfologiya*. 2008;133(2):110. Russian.

14. Samodelkin EI, Sivakova LV, Matkina OV. Stroenie gruppykh limfoidnykh uzelkov u nelineynykh belykh krysv pri ostrom stresse [Building group of lymphoid nodules in nonlinear white rats under acute stress]. *Morfologiya*. 2014;145(3):170. Russian.

15. Sapin MR, Nikityuk DB. Immunnye i zhelezistye struktury v stenkakh polykh organov cheloveka [Immune and glandular structures in the walls of hollow human organs]. *Rossiyskie morfologicheskie vedomosti*. 1998;1-2:175. Russian.

16. Slyusareva OA, Vorontsova ZA. Doza-effekty odnokratnogo g-oblucheniya i sostoyanie gomeostaza slizistoy obolochki toshchey kishki v dinamike prolongirovannosti srokov nablyudeniya [Dose-effect of single g-irradiation and homeostasis of the mucous membrane of the jejunum in the dynamics of prolonging the period of observation]. *Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy*. 2010;17(2):39-41. Russian.

17. Shishkina VV, Vorontsova ZA. Modifitsiruyushchie efekty otdalennykh posledstviy g-oblucheniya v diapazone malykh doz [Modifying effects remote consequences of p-radiation in the range of low doses]. *Vestnik novykh meditsinskikh tekhnologiy*. 2012;19(2):308-9. Russian.

18. Chava SV. Immunnye struktury tonkoy kishki pri vvedenii v organizm immunomodulyatora polioksidoniya [Immune small intestine structure when administered to an immuno polioksidoniya]. *Morfologiya*. 2008;133(2):148. Russian.

19. Berek AC, Beller VT. Chu Isolation of Eosinophils from the Lamina Propria of the Murine Small Intestine. *Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)*. 2016;1422:213-21. DOI: 10.1007/978-1-4939-3603-8\_20.

20. Takemura N, Uematsu S. Isolation and Functional Analysis of Lamina Propria Dendritic Cells from the Mouse Small Intestine. *Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)*. 2016;1422:181-8. DOI: 10.1007/978-1-4939-3603-8\_17.

21. Yi Zou et al. Essential Oil Improves Intestinal Morphology and Expression of Tight Junction Proteins Associated with Modulation of Selected Intestinal Bacteria and Immune Status in a Pig Model. *BioMed Research International*. 2016;11. DOI: 10.1155/2016/5436738.

22. Zhang WD, Wang WH, Jia S. The Distribution of SIgA and IgG Antibody-Secreting Cells in the Small Intestine of Bactrian Camels (*Camelus bactrianus*) of Different Ages. *Public Library of Science*. 2016;11(6). DOI: 10.1371/journal.pone.0156635.

---

**Библиографическая ссылка:**

Воронцова З.А., Никитюк Д.Б., Кудяева Э.Ф. Кишечно-ассоциированная лимфоидная ткань как информационно-корректирующая система экстремальных состояний (краткий обзор литературы) // Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание. 2016. №4. Публикация 8-1. URL: <http://www.medtsu.tula.ru/VNMT/Bulletin/E2016-4/8-1.pdf> (дата обращения: 03.10.2016). DOI: 10.12737/21854.