

鸵鸟的法氏囊结构研究

王永惠 黄立奎 刘林艳 梁宏德 焦喜兰 杨玉荣*

(河南农业大学牧医工程学院, 郑州 450002)

摘要 采用石蜡切片、HE和免疫组织化学染色, 分别对健康10月龄非洲鸵鸟和45日龄固始鸡法氏囊解剖学和组织学结构进行观察和分析。非洲鸵鸟法氏囊覆盖于泄殖道和粪道后段的背侧, 呈圆形囊状穹窿, 不形成真正的囊, 没有蒂。鸵鸟法氏囊黏膜面密集地分布着肉眼可见的小米粒状淋巴滤泡。显微镜下, 鸵鸟法氏囊淋巴滤泡依附小梁单个分布, 凸出于囊腔形成结节, 且淋巴滤泡由外围的髓质、中央的皮质及二者之间的一层皮-髓边界细胞组成, 黏膜上皮为复层柱状上皮, 移行至淋巴滤泡转为单层细胞; 单个淋巴滤泡面积: 背侧壁<颅侧壁<腹侧壁($P<0.01$, $P<0.05$); 淋巴滤泡数目: 腹侧壁<背侧壁<颅侧壁($P<0.01$); 淋巴滤泡皮质面积: 背侧壁<颅侧壁($P<0.05$)。非洲鸵鸟与鸡的法氏囊在结构上有明显差异, 其背侧壁、腹侧壁及颅侧壁在形态学上也存在差异, 且腹侧壁的独特结构说明了其为消化道到法氏囊的过渡。

关键词 非洲鸵鸟; 法氏囊; 解剖学; 组织学

The Structure of Bursa of Fabricius in the *Struthio camelus*

Wang Yonghui, Huang Likui, Liu Linyan, Liang Hongde, Jiao Xilan, Yang Yurong*

(College of Animal Science and Veterinary Medicine, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract To observe and compare the anatomical and histological structures of bursa of Fabricius of *Struthio camelus* and Gushi chickens, the bursa of Fabricius of 10-month-old healthy *Struthio camelus* and 45-day-old healthy Gushi chickens were observed by HE and immunohistochemistry staining, then the differences of anatomical and histological structures were analysed. The differences indicated that the bursa of Fabricius of *Struthio camelus* covered the dorsal wall of urodeum and coprodaeum, and the rounded fornix did not form a true sac and have no pedicle. Lymphoid follicles were visibly and densely distributed on the surface of mucosa and each lymphoid follicle attached to the trabecula and distributed singly, protruding to the cavity and forming a nodule. Lymphoid follicles were composed of a peripheral pars lymphoepithelialis (PLE) and a central pars lymphoreticularis (PLR). Corticomedullar bordering epithelium cells formed a layer between the PLE and the PLR. The mucosal epithelium of *Struthio camelus* was stratified columnar epithelium which translated to monolayer cells on the lymphoid follicles. A single lymphoid follicle area: dorsal wall<cranial wall<ventral wall ($P<0.01$, $P<0.05$). The number of lymphoid follicles in bursa of Fabricius of *Struthio camelus*: ventral wall<dorsal wall<cranial wall ($P<0.01$). The area of the PLR of a single lymphoid follicle: cranial wall<dorsal wall ($P<0.05$). These results suggested that the bursa of Fabricius of *Struthio camelus* and Gushi chickens had some distinct differences in the anatomy and histology. The ventral wall, cranial and dorsal wall of the bursa of

收稿日期: 2013-02-05 接受日期: 2013-05-08

国家自然科学基金(批准号: 30800812)资助的课题

*通讯作者。Tel: 0371-63554600, E-mail: yangyu7712@sina.com

Received: February 5, 2013 Accepted: May 8, 2013

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.30800812)

*Corresponding author. Tel: +86-371-63554600, E-mail: yangyu7712@sina.com

网络出版时间: 2013-06-21 14:38 URL: http://www.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20130621.1438.005.html

Fabricius of *Struthio camelus* also had some distinct differences. The unique histology, which was the ventral walls of the bursa of Fabricius in the *Struthio camelus*, illustrated a transition state of the digestive tract to the bursa of Fabricius.

Key words *Struthio camelus* (African ostrich); bursa of Fabricius; anatomy; histology

法氏囊(bursa of Fabricius, B)又称腔上囊,是B淋巴细胞发生、分化和成熟的场所。迄今,禽类中关于鸡法氏囊解剖学和组织学结构研究的最多,也已为人们所熟知^[1-2],但关于鸵鸟法氏囊的形态还少见报道。与其它禽类不同,非洲鸵鸟(*Struthio camelus* & African ostrich)排尿与排粪独立进行,有学者怀疑其存储尿液的场所为法氏囊或粪道^[3-5]。von Rautenfeld等^[4]报道,鸵鸟法氏囊淋巴滤泡(即腔上囊小结)凸出于囊腔,且外围是髓质,中央是皮质。但鸵鸟法氏囊解剖学和组织学结构与其它禽类的比较及鸵鸟法氏囊背侧壁、腹侧壁和颅侧盲端处形态学的差异,国内外尚未见相关报道。本实验对此进行观察,初步探讨其与功能的关系,可为鸵鸟法氏囊的解剖学和组织学增添新的内容,并为其独特的功能提供结构上的理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验动物

10月龄非洲鸵鸟5羽(雌雄不限),由河南金鹭特种养殖股份有限公司提供;45日龄固始鸡5羽(雌雄不限),由河南农业大学畜牧站提供。

1.2 实验方法

沿非洲鸵鸟法氏囊背侧壁中线切开,鸡的法氏囊从中间剪开,放入10%中性福尔马林溶液中固定保存。分别取固定24 h的法氏囊,经过冲水、梯度酒精脱水、正丁醇脱水透明、石蜡包埋等处理,制作石蜡连续切片,分别进行HE和免疫组织化学染色(兔抗鸡IgM多克隆抗体购自美国ABBIO公司)。采用Leica DFC320数码照相机显微摄影,并用QWin图像软件分析图像,5倍物镜下测量鸵鸟法氏囊背侧、腹侧及颅侧盲端处的5个样品中每张切片所有单个淋巴滤泡的面积和高度及背侧、颅侧壁每张切片中所有单个淋巴滤泡皮质的面积,每个样品分别随机取50个数值;在5倍物镜下随机选取互不重叠的5个视野,统计淋巴滤泡数目,比较鸵鸟法氏囊背侧、腹侧及颅侧盲端处的差异。

1.3 数据的处理

运用GraphPad Prism软件处理数据,所有数据

均用“平均值±标准误”表示。

2 结果

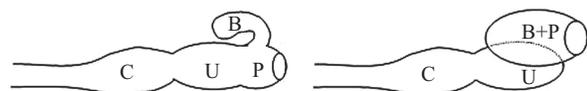
2.1 非洲鸵鸟法氏囊的解剖学特点

非洲鸵鸟法氏囊覆盖于泄殖道和粪道后段的背侧,呈圆形囊状穹窿,不形成真正的囊,没有蒂。非洲鸵鸟与鸡法氏囊的结构模式图见图1。沿着背侧壁中线切开法氏囊观察其矢状面结构,鸵鸟法氏囊可分为背侧和腹侧。背侧与体侧相连为一体,通过直肠尾骨肌与直肠相连;腹侧为一层薄膜,同时为泄殖道的背侧壁,通过粪道与泄殖道间的瓣膜与粪道相通;法氏囊颅侧形成盲端。

鸵鸟法氏囊前后径较长,黏膜面直接接触粪便和尿液。鸵鸟法氏囊囊腔黏膜面也有许多纵行的皱襞,但黏膜面并不光滑,密集地分布着肉眼可见的小米粒状淋巴滤泡。鸵鸟法氏囊皱襞呈圆锥花序状,大小不一,侧面观呈叶片状,皱襞由后向颅侧逐层交叠紧密排列,后部仅为单层,皱褶约0.5~1.0 cm高,在组织学上分为初级、二级、三级皱襞(图2),与背侧和颅侧相比,腹侧壁皱褶少且矮;法氏囊黏膜面分布的淋巴滤泡呈乳白色,占据了无皱襞或者有皱襞的黏膜部分,仔细观察法氏囊背侧壁、腹侧壁、颅侧盲端处的淋巴滤泡,其密度及高度均存在微小的差异,需进行组织学观察比较(图3)。

2.2 非洲鸵鸟法氏囊组织学结构特点

显微镜下,可观察到非洲鸵鸟法氏囊三个级别的皱襞(图2A),长短不一,一条条皱襞呈“葡萄串”状,“葡萄”为黏膜上皮包裹的淋巴滤泡(图2B和4A)。非洲鸵鸟法氏囊的淋巴滤泡未内陷到黏膜,而是依附小梁单个分布,凸出于囊腔。非洲鸵鸟法氏囊保留

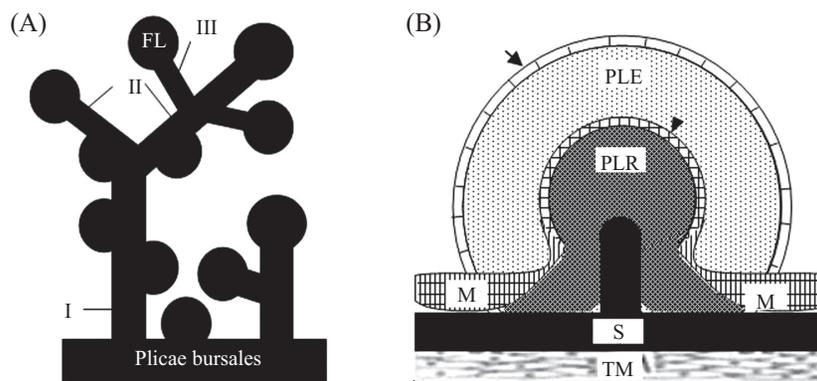


B: 法氏囊; C: 粪道; U: 泄殖道; P: 肛道。

B: bursa of Fabricius; C: coprodeum; U: urodeum; P: proctodeum.

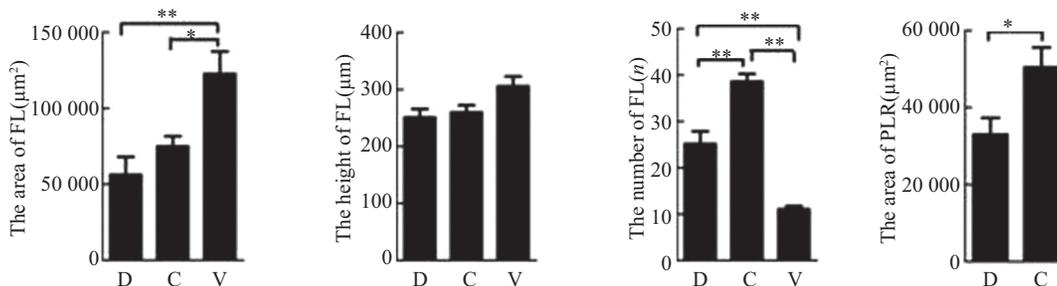
图1 鸡法氏囊(左)和非洲鸵鸟法氏囊(右)的模式图

Fig.1 The idiogram of bursa of Fabricius of chicken(left) and *Struthio camelus*(right)



FL: 淋巴滤泡; I-III: 非洲鸵鸟初级、二级、三级皱襞; PLE: 髓质; PLR: 皮质; 箭头、M: 黏膜; S: 黏膜下层; ▼: 皮-髓边界细胞; TM: 肌层。
FL: folliculus lymphaticus; I-III: primary(I), secondary(II), and tertiary(III) folds in the *Struthio camelus*; PLE: lymphoepithelialis; PLR: lymphoreticularis; arrow and M: mucosa; S: submucosa; ▼: corticomedullar bordering epithelium cell; TM: unica muscularis.

图2 非洲鸵鸟法氏囊皱襞(A)及淋巴滤泡(B)的模式图
Fig.2 The idiogram of folds(A) and FL(B) of the bursa of Fabricius of *Struthio camelus*



D: 背侧壁; C: 颅侧壁; V: 腹侧壁; FL: 淋巴滤泡; PLR: 皮质。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。
D: dorsal wall; C: cranial wall; V: ventral wall; FL: folliculus lymphaticus; PLR: lymphoreticularis. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。

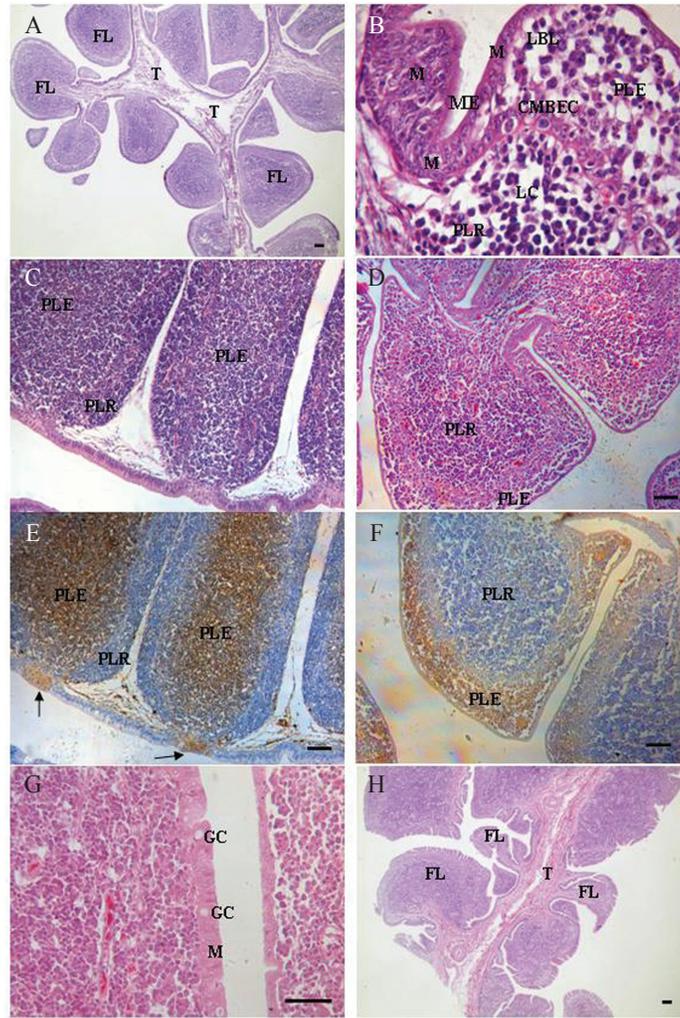
图3 非洲鸵鸟法氏囊不同部位淋巴滤泡的面积、高度、数目及淋巴滤泡皮质的面积
Fig.3 The area, height and the number of lymphoid follicles and the area of the PLR in different parts of bursa of Fabricius of *Struthio camelus*

有与消化管相似的结构, 囊壁由黏膜、黏膜下层、肌层、外膜构成。

2.2.1 法氏囊囊腔黏膜 黏膜由黏膜上皮、固有层、黏膜肌层三层构成。(1)黏膜上皮: 鸵鸟法氏囊淋巴滤泡之间的黏膜上皮为复层柱状上皮, 有的部位为单层, 有的部位为多层(图4B), 黏膜上皮细胞覆盖于黏膜肌层或疏松结缔组织表面。当移行至膨大的淋巴滤泡, 上皮细胞则转为单层(图4B), 细胞呈扁平状或立方状, 界线不明显, 细胞核呈卵圆形且大而空亮, 细胞质嗜酸性。(2)固有层: 鸵鸟法氏囊囊腔黏膜固有层最厚, 由结缔组织构成, 含有大量淋巴细胞、肥大细胞、纤维细胞和胶原纤维。固有层内淋巴滤泡形态多样(图4A), 有乳头状、卵圆形、多边形等。HE(图4C和图4D)和免疫组化结果显示(图4E和图4F), 其淋巴滤泡由外围的髓质(lymphoepithelia-

lis, PLE)和中央的皮质(lymphoreticularis, PLR)以及介于二者之间的一层皮-髓边界细胞(corticomedullar bordering epithelium cell, CMBEC)(图4B)组成, 皮、髓质分布与鸡的相反。PLE是靠近黏膜上皮的淡染环状区域, 细胞分布明显稀疏, 有大、中、小三种淋巴细胞, 以中、大淋巴细胞为主(图4B), 同时可见网状细胞, 但未见毛细血管; PLR占有淋巴滤泡2/3的体积, 含有丰富的小淋巴细胞(图4B), 淋巴细胞呈团块状分布, 有散在的毛细血管; 中间区毛细血管丰富, 皮-髓边界细胞排列规整而疏松, 胞体大, 核大深染与胞膜之间有大的间隙, HE染色细胞质空亮。(3)黏膜肌层: 淋巴滤泡基部和淋巴滤泡之间的黏膜上皮下衬有薄的纵行黏膜肌层, 黏膜肌层与固有层共同形成较大的皱襞, 且黏膜肌层厚度不一。

2.2.2 黏膜下层 非洲鸵鸟法氏囊黏膜下层由疏



A、B、D、F、G、H: 非洲鸵鸟法氏囊; C、E: 鸡法氏囊; FL: 淋巴滤泡; T: 小梁; M: 黏膜; ME: 黏膜上皮; PLE: 髓质; PLR: 皮质; CMBEC: 皮-髓边界细胞; LC: 成熟的B淋巴细胞; LBL: 成淋巴细胞; GC: 杯状细胞; 箭头: 髓质通过皮质与略微凹陷的黏膜上皮直接毗邻。A-D, G, H为HE染色, E、F为IHC染色。标尺=50 μm。

A,B,D,F,G,H: the bursa of Fabricius of *Struthio camelus*; C,E: the bursa of Fabricius of chickens; FL: folliculus lymphaticus; T: trabecula; M: mucosa; ME: mucous epithelium; PLE: lymphoepithelialis; PLR: lymphoreticularis; CMBEC: corticomedullar bordering epithelium cell; LC: Lymphocyte; LBL: Lymphoblast; GC: Goblet cells; arrow: the position of the PLE directly adjacent to slightly sunken mucosa epithelium through PLR. A-D, G, H show HE staining and E, F show IHC staining. Bar=50 μm.

图4 非洲鸵鸟和鸡法氏囊组织学结构

Fig.4 The histology of bursa of Fabricius of the chicken and *Struthio camelus*

松结缔组织构成, 较薄。结缔组织形成小梁(图4A), 并与固有层内的结缔组织相连接, 起支持、联结的作用。小梁内血管较淋巴滤泡内的血管粗大, 动静脉常伴行。

2.2.3 肌层 非洲鸵鸟法氏囊肌层较厚, 除内环、外纵两层平滑肌外, 其中间还有斜行肌。

2.2.4 外膜 非洲鸵鸟法氏囊外膜为浆膜, 较薄。

2.3 非洲鸵鸟法氏囊背侧壁、腹侧壁及颅侧盲端处的组织学特点比较

2.3.1 非洲鸵鸟法氏囊背侧、腹侧及颅侧盲端处淋巴滤泡数目、单个淋巴滤泡面积和高度、皮质面

积差异比较 从图3A可以看出, 腹侧壁单个淋巴滤泡面积明显大于背侧壁淋巴滤泡面积($P < 0.01$), 腹侧壁单个淋巴滤泡面积大于颅侧壁淋巴滤泡面积($P < 0.05$), 但背侧壁和颅侧壁单个淋巴滤泡面积差异不显著($P > 0.05$)。腹侧壁单个淋巴滤泡高度高于背侧壁和颅侧壁, 但无统计学差异($P > 0.05$)(图3B)。图3C表明了单位面积内颅侧壁淋巴滤泡数目多于腹侧壁和背侧壁淋巴滤泡数目, 差异极显著($P < 0.01$); 背侧壁淋巴滤泡数目高于腹侧壁淋巴滤泡数目, 差异极显著($P < 0.01$)。非洲鸵鸟法氏囊腹侧壁淋巴滤泡皮、髓质分界不明显, 故只进行法氏

囊背侧壁和颅侧盲端处比较, 由图3D可发现背侧壁淋巴滤泡皮质面积小于颅侧盲端处($P<0.05$)。

2.3.2 非洲鸵鸟法氏囊腹侧壁独特的结构 与背侧壁、颅侧盲端处不同, 鸵鸟法氏囊腹侧壁淋巴滤泡黏膜上皮多为复层柱状上皮, 少数被单层柱状细胞包被, 且杯状细胞(图4G)较丰富。腹侧壁部分淋巴滤泡靠近黏膜处可见黏膜上皮数量增多, 并向固有层内凹陷, 形状像消化道的绒毛(图4H)。通过组织切片观察还发现, 非洲鸵鸟法氏囊腹侧壁淋巴滤泡皮、髓质分界不明显(图4H), 且腹侧壁有许多毛细血管后微静脉和感觉神经末梢环层小体。

3 讨论

法氏囊作为禽类特有的中枢免疫器官, 相当于人和哺乳动物的骨髓或胚胎肝, 为B细胞的分化发育提供了必需的微环境。在胚胎发育早期, 骨髓产生的淋巴干细胞迁入法氏囊, 在其囊激素作用后, 被诱导分化发育成为B淋巴细胞, 尤其是IgM生成细胞向IgG生成细胞的转化必须依赖法氏囊的微环境。早期切除法氏囊会导致抗体水平下降、体液免疫反应缺损^[6]。一旦法氏囊淋巴细胞迁出, 外周体液免疫功能建立, 法氏囊切除对体液免疫反应的影响就会减弱乃至消失^[7-8]。法氏囊对禽类体液免疫的形成起重要作用, 是研究B淋巴细胞发育的一种理想的试验模型。

禽类的法氏囊出生时已发育成熟, 出生后法氏囊的体积和重量逐渐增大(性成熟时最大), 性成熟后开始退化。鸵鸟的性成熟时间在24~36月龄, 鸡性成熟时间约在4~5月龄, 本实验选择10月龄非洲鸵鸟与45日龄固始鸡, 此时都属于年龄较小而法氏囊已发育成熟的雏禽。本实验发现非洲鸵鸟法氏囊呈圆形囊状穹窿, 不形成真正的囊, 没有蒂。而鸡法氏囊呈球形盲囊状^[1], 鸽法氏囊呈球形^[9], 皖西白鹅法氏囊呈圆柱形盲囊状^[10], 均以蒂向后开口于肛道的背侧。与鸡、鸽、鸭、鹅相比, 非洲鸵鸟法氏囊囊腔黏膜面也有许多纵行的皱襞, 但黏膜面并不光滑, 密集地分布着肉眼可见的小米粒状淋巴滤泡。

显微镜下, 非洲鸵鸟法氏囊淋巴滤泡不像鸡^[11-13]、鸽^[9]、皖西白鹅^[10]、鸭^[14]等禽类那样内陷到黏膜, 而是依附小梁单个分布, 凸出于囊腔。此发现与报道^[4,15]一致。Holbrook等^[16]和Glick等^[17]在鸡胚胎发育16天时观察到法氏囊有凸出的淋巴滤泡, 而这些凸出的淋巴滤泡在雏鸡破壳后消失, 但其机制未阐明。凸

出的淋巴滤泡在鸡法氏囊中消失, 但在鸵鸟法氏囊中持续存在, 鸵鸟法氏囊可能保留了一种原始状态。有意思的是, 非洲鸵鸟法氏囊淋巴滤泡外围是髓质, 中央为皮质, 与其它禽类相反。鸡胚胎发育早期, 骨髓产生的淋巴干细胞迁入法氏囊黏膜上皮下的间充质细胞团内, 首先形成淋巴滤泡的髓质部, B淋巴细胞在髓质发育成熟后经皮质迁出至外周免疫组织, 因此, 髓质对鸡B淋巴细胞的发育起重要作用。而鸵鸟法氏囊先形成中央的皮质, 皮质对B淋巴细胞的发育最为重要, 但位于中央的皮质对B淋巴细胞的发育、选择是否有着特殊的功能, 有待于进一步研究。非洲鸵鸟淋巴滤泡的细胞成分及特性尚未见报道。HE染色下, 淋巴滤泡皮-髓边界细胞层较鸡的明显, 其排列规整而疏松, 胞体大, 核大深染与胞膜之间有大的间隙, HE染色细胞质空亮, 此层使得非洲鸵鸟法氏囊背侧壁及颅侧盲端处皮质和髓质分界较鸡的明显。

非洲鸵鸟法氏囊淋巴滤泡之间的黏膜上皮为复层柱状上皮, 当移行至膨大的淋巴滤泡, 上皮细胞则转为单层, 这与宋卉等^[15]报道的一致。而鸡法氏囊黏膜上皮一般为假复层柱状上皮, 局部衬有单层柱状上皮或单层立方上皮; 鸭法氏囊黏膜上皮为复层上皮^[14]; 鸽法氏囊黏膜上皮为单层柱状或单层立方上皮^[9]。鸡法氏囊淋巴滤泡靠近黏膜的地方, 髓质常通过皮质与略微凹陷的黏膜上皮直接毗邻(图4C和图4E), 而非非洲鸵鸟淋巴滤泡并未观察到此现象。

此外, 非洲鸵鸟法氏囊有黏膜肌层, 而鸡的法氏囊无黏膜肌层。与鸡、鸭法氏囊的肌层相比, 鸵鸟法氏囊的肌层较薄, 除由内环、外纵两层平滑肌外, 中间还有斜行肌^[15]。

本实验发现, 非洲鸵鸟法氏囊以肛道与外界相通, 其黏膜面暴露于粪便和尿液, 周围有肛道括约肌, 而法氏囊黏膜上皮与哺乳动物膀胱黏膜的变移上皮明显不同, 可推测鸵鸟法氏囊可能有膀胱的功能, 介于其它禽类法氏囊和哺乳动物膀胱之间。Boyden^[3]和von Rautenfeld等^[4]也推测鸵鸟法氏囊有膀胱功能, 肛道括约肌能使法氏囊具有紧张性和收缩性, 这与排尿动作密切相关。而Skadhauge等^[5]则报道鸵鸟的粪道具有膀胱的功能。

根据图3的结果, 可以得出三个部位淋巴滤泡的特点: 腹侧壁淋巴滤泡最稀疏, 单个淋巴滤泡面积最大, 高度最高; 颅侧盲端处淋巴滤泡最密集, 单个淋巴滤泡面积和高度较背侧壁淋巴滤泡大。淋

巴滤泡的多少决定了机体的免疫功能, 故法氏囊颅侧盲端处和背侧壁可能是法氏囊起免疫作用的主要位置。鸵鸟法氏囊不同部位淋巴滤泡的差异, 可能在B淋巴细胞发生、发育过程中所起的作用各不相同, 目前文献还未见报道。非洲鸵鸟法氏囊腹侧壁淋巴滤泡皮、髓质分界不明显, 背侧壁淋巴滤泡皮质面积大于颅侧盲端处, 由法氏囊的发生过程可得出法氏囊的背侧壁对B淋巴细胞的发育影响较大, 此发现未见报道, 有待于进一步研究。

本实验还发现: 法氏囊腹侧壁黏膜上皮有大量杯状细胞, 但在法氏囊背侧壁、颅侧盲端处未发现。由于杯状细胞是一种腺细胞, 能分泌黏液, 它的存在可能跟消化吸收有关, 从而推测法氏囊腹侧壁为消化道到法氏囊的过渡; 在法氏囊腹侧壁中发现了感觉神经末梢环层小体, 它能感受压力、振动和张力, 而正常排尿是一种受意识控制的神经性反射活动, 从而可推测法氏囊腹侧壁与排尿活动有关。以上均未见报道, 有待进一步研究。显微镜下, 非洲鸵鸟法氏囊腹侧壁淋巴滤泡皮、髓质分界不明显, 中间层亦不清晰, 构成淋巴滤泡的细胞大小不一、形态各异, 染色特性也不同, 但细胞成分尚未见报道, 有待于进一步研究。同时, 腹侧壁黏膜面有形状像消化道的绒毛, 这可能是由于腹侧壁为泄殖道的背侧壁, 跟黏膜面直接接触粪便和尿液有关。von Rautenfeld等^[4]推测B淋巴细胞可能是通过毛细血管后微静脉离开法氏囊的, 本试验发现鸵鸟法氏囊腹侧壁有许多毛细血管后微静脉, B淋巴细胞可能是通过法氏囊腹侧壁离开法氏囊进入外周淋巴器官的。

法氏囊是非洲鸵鸟和鸡等动物的中枢免疫器官, 在其微环境的影响下, 来自骨髓的多能干细胞增殖分化成淋巴细胞, 对体液免疫的形成起重要作用。非洲鸵鸟和其它禽类的法氏囊在解剖学与组织学上有一定的差异, 其特有的结构决定了它特有的功能, 这将为非洲鸵鸟法氏囊的解剖学和组织学增添新的内容, 并为其独特的功能提供结构上的理论依据。而鸵鸟排粪排尿的机制, 法氏囊淋巴滤泡的细胞成分以及是否具有膀胱功能等具体问题有待于进一步研究。

参考文献 (References)

- 1 鲍恩东. 鸡胚法氏囊的组织发育. 畜牧兽医学报(Bao Endong. Histological development of bursa of fabricius of embryonal chickens. Acta Veterinaria et Zootechnica Sinica) 1999; 30(5): 455-9.
- 2 Ackerman GA, KnouFF RA. Lymphocytopoiesis in the bursa of fabricius. Am J Anat 1959; 104(2): 163-205.
- 3 Boyden EA. The early development of the cloaca in ostrich embryos, with special reference to the reduction of the caudal intestine. Anat Rec 1922; 24: 211-21.
- 4 von Rautenfeld DB, Budras KD. The bursa cloacae (Fabricii) of Struthioniforms in comparison with the bursa of other birds. J Morphol 1982; 172(1): 123-8.
- 5 Skadhauge E, Erlwanger KH, Ruziwa SD, Dantzer V, Elbrønd VS, Chamunorwa JP. Does the ostrich (*Struthio camelus*) coprodeum have the electrophysiological properties and microstructure of other birds. Comparative biochemistry and physiology. Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol 2003; 134(4): 749-55.
- 6 van Alten PJ, Cain WA, Good RA, Cooper MD. Gammaglobulin production and antibody synthesis in chickens bursectomized as embryos. Nature 1968; 217(5126): 358-60.
- 7 Ciriaco E, Piñera PP, Díaz-esnal B, Laurá R. Age-related changes in the avian primary lymphoid organs (thymus and bursa of Fabricius). Microsc Res Tech 2003; 62: 482-7.
- 8 Paramithios E, Ratcliffe M. B cell emigration from the cortex of lymphoid follicles in the bursa of Fabricius. Eur J Immuno 1994; 24(2): 458-63.
- 9 Abbate F, Pfarrer C, Jones C, Ciriaco E, Germanà G, Leiser R. Age-dependent changes in the pigeon bursa of Fabricius vasculature: A comparative study using light microscopy and scanning electron microscopy of vessel casts. J Anat 2007; 211(3): 387-98.
- 10 金光明, 王珏, 王永荣, 关正祖, 陈广德, 赵以玉, 等. 皖西白鹅淋巴器官的解剖观察. 中国兽医学报(Jin Guangming, Wang Yu, Wang Yongrong, Guan Zhengzu, Chen Guangde, Zhao Yiyu, et al. Anatomical observation on the lymphatic organs of Wanxi White Geese. Chinese Journal of Veterinary Science) 1998; 18(3): 307-8.
- 11 Sitko M, Skarda R, Spenik M. Morphological changes in bursa of Fabricius and the spleen of the pheasant chickens artificially infected by *Salmonella typhimurium*. Vet Med (Praha) 1972; 17(1): 51-5.
- 12 Bickford AA, Kuney DR, Zander DV, Mcmartin DA. Histologic characterization of the involluting bursa of Fabricius in single-comb White Leghorn chickens. Avian Dis 1985; 29(3): 778-97.
- 13 Sari EK, Kurtde N. Light and electron microscopic studies of the bursa of Fabricius in Turkeys. Kafkas Üniv Vel Fak Derg 2007; 13(2): 177-84.
- 14 Gille U, Salomon FV. Growth of the cloacal bursa (bursa of Fabricius) and spleen in ducks. Anat Histol Embryol 1999; 28: 229-33.
- 15 宋卉, 彭克美, 李升和, 王岩, 位兰, 唐丽, 等. 雏鸵鸟中枢淋巴器官的形态学观察. 中国兽医学报(Song Hui, Peng Kemei, Li Shenghe, Wang Yan, Wei Lan, Tang Li, et al. Histology of central lymphoid organs in ostrich chicks. Chinese Journal of Veterinary Science) 2008; 28(3): 291-5.
- 16 Holbrook KA, Perkins WD, Glick B. The fine structure of the bursa of Fabricius: "B"-cell surface configuration and lymphoepithelial organization as revealed by scanning and transmission microscopy. J Reticuloendothel Soc 1974; 16: 300-11.
- 17 Glick B, Holbrook KA, Perkins WD. Scanning electron microscopy of the bursa of Fabricius from normal and testosterone-treated embryos. Dev Comp Immunol 1977; 1(1): 41-6.