

В. Я. Юрчинский

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОЛОГИИ ТИМУСНЫХ ТЕЛЕЦ РАЗНОЙ СТАДИИ ЗРЕЛОСТИ У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

Смоленский государственный университет, 214000 Смоленск, ул. Пржевальского, 4; e-mail: Zool72@mail.ru

Методами световой микроскопии осуществлено сравнительное морфологическое исследование тимусных телец разных стадий зрелости у позвоночных животных и человека с учетом возраста. Установлено, что число и размеры тимусных телец разных стадий зрелости зависят от возраста, а также условий окружающей среды. На основе проведенного исследования сделаны выводы о функциональной роли тимусных телец.

Ключевые слова: тимус, тимусные тельца, позвоночные животные

Тимусные тельца (ТТ) представляют собой неотъемлемый компонент тимуса, активно задействованный в обеспечении иммунной защиты [1]. Являясь центральными звеньями позитивной и негативной селекции, ТТ участвуют в уничтожении аутоиммунных клонов *T*-лимфоцитов путем фагоцитоза и дальнейшего лизиса [8–10], а также способны синтезировать хемокины, влияющие на различные клеточные популяции мозгового вещества тимуса [12]. Старение организма сопровождается закономерными изменениями морфологии тимуса и приводит к ослаблению иммунитета [4, 7]. ТТ имеют непосредственное отношение к данным процессам, поскольку возрастное изменение эндокринной активности тимуса сопровождается увеличением их числа и объема [2, 7]. Поскольку функции ТТ окончательно не установлены, неясной оказывается также и роль этих образований в процессах возрастной инволюции тимуса. Одна из причин этого заключается в дефиците сравнительно-морфологических работ, что привело к ограничению материала исследований узкой группы позвоночных. Между тем, оценка характера возрастных изменений в строении ТТ у животных, отличающихся уровнем организации, образом жизни и условиями среды обитания, позволяет глубже понять принципы морфофункциональной организации ТТ и под новым углом зрения оценить особенности возрастных изменений тимуса.

Цель работы заключалась в изучении изменений числа и площади ТТ разных стадий зрелости в сравнительном морфологическом ряду позвоночных с учетом возраста.

Материалы и методы

Исследование тимуса проводили на примере 17 видов позвоночных, относящихся к четырём классам: класс земноводные (*Amphibia*): лягушка прудовая (*Rana esculenta*, $n=36$), лягушка травяная (*R. temporaria*, $n=28$), тритон обыкновенный (*Triturus vulgaris*, $n=36$); класс пресмыкающиеся (*Reptilia*): ящерица прыткая (*Lacerta agilis*, $n=36$), веретеница ломкая (*Anguis fragilis*, $n=32$), гадюка обыкновенная (*Vipera berus*, $n=24$), уж обыкновенный (*Natrix natrix*, $n=36$); класс птицы (*Aves*): голубь сизый (*Columba livia*, $n=36$), галка обыкновенная (*Corvus monedula*, $n=12$), мухоловка серая (*Muscicapa striata*, $n=16$); класс млекопитающие (*Mammalia*): бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*, $n=36$), бурозубка средняя (*S. caecutiens*, $n=24$), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*, $n=46$), норка американская (*Mustela vison*, $n=20$), мышь домовая (*Mus musculus*, $n=24$), мышь лесная (*Apodemus uralensis*, $n=32$), человек (*Homo sapiens*, $n=65$).

Исследование проводили на примере неполовозрелых особей и особей II периода зрелого возраста. Рамки соответствующего возраста человека определяли согласно классификации, принятой на VII Всесоюзной конференции по возрастной морфологии, физиологии и биохимии в 1965 г. Возраст животных определяли по общепринятым методикам [3, 6]. Исследовали неполовозрелых животных следующего возраста: земноводные и пресмыкающиеся — 1–2 лет, птицы — 1–3 лет, насекомоядные млекопитающие — 2–6 мес, грызуны — 1–2 мес, норка американская — 1–1,5 года. На стадии второй зрелости исследовали животных следующего возраста: земноводные и

пресмыкающиеся — 4–6 лет, птицы — 4–5 лет, насекомоядные млекопитающие — 1,5–2 лет, грызуны — 2–3 лет, норка американская — 3–5 лет. Отлов животных осуществляли в экосистемах, не нарушенных антропогенным воздействием, на территории Национального парка «Смоленское Поозерье», Демидовский район, Смоленская область. Тимус норки американской набирали на базе «ООО Гагаринский звероплемхоз Центра Союза», Гагаринский район, Смоленская область. У человека изучали тимус плодов, погибших вследствие асфиксии (24–39 нед). Тимус половозрелого человека изымали у трупов людей 35–60 лет. Для исследования тимуса человека использовали материал, набранный на базе отделения клинической патологии при Смоленском областном институте патологии.

Весь секционный материал тщательно отбирали по анамнезу для исключения причин смерти, которые могли бы повлиять или резко изменить структуру тимуса. Всего изучено 265 препаратов неполовозрелых и 274 препарата половозрелых позвоночных. Эвтаназию животных осуществляли передозировкой эфирным наркозом (ЗАО «Вектон») в соответствии с требованиями МЗ РФ к работе экспериментально-биологических клиник, а также «Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в научных целях» (Страсбург, 1986).

Тимус, изъятый сразу после эвтаназии, взвешивали и измеряли. Доли тимуса фиксировали

10% нейтральным формалином, обезжовивали и заливали в парафин по стандартной методике. Срезы тимуса (5 мкм) выполняли в сагиттальной и горизонтальной плоскостях, окрашивали гематоксилином и эозином, пикрофуксином по Ван-Гизону, альдегид-фуксином и смесью Halmi по Габу–Дыбану. Микрофотографии препаратов, полученные при использовании цифрового аппарата «Nicon CoolPix 7900» («Nicon», Япония), экспортировали в компьютер. Измерение площади гистологических срезов тимуса проводили с помощью программы ImageJ 1.38 (National Institutes of Health, Bethesda, США, свободный доступ в Интернете). Общую площадь гистологического препарата тимуса измеряли при ув. окуляра 8, об. 2 («МБС-9», «ЛОМО», СССР). При тотальном изучении всей площади препарата подсчитывали обнаруженные ТТ разных стадий зрелости и определяли их площадь в мкм² при ув. ок. 15, об. 40 («МБР-3», «ЛОМО», СССР).

Для распределения телец по стадиям зрелости за основу взята классификация ТТ, предложенная О.В. Зяратьянцем и М. Raica [2, 11]. Все имеющиеся ТТ разделили на три группы — незрелые, зрелые и стареющие. К незрелым ТТ относили клеточные скопления с началом накопления кератина и формированием очагов лизиса — I фаза (рис. 1). К зрелым ТТ относили образования в виде концентрических наслоений — II фаза (рис. 2). Старыми ТТ считали скопления с некрозом и гиалинозом центральной части —

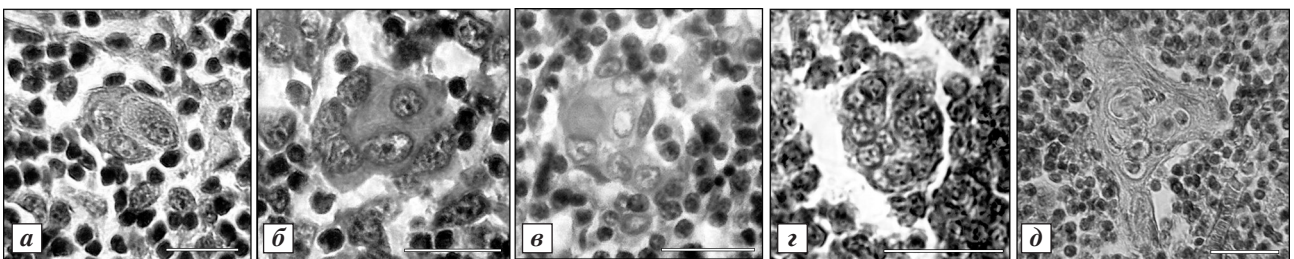


Рис. 1. Строение тимусных телец I фазы у позвоночных животных: а — тритон обыкновенный (неполовозрелая); б — лягушка травяная (половозрелая); в — ящерица прыткая (неполовозрелая); г — ящерица прыткая (половозрелая); д — человек (неполовозрелый); масштабная линейка 20 мкм

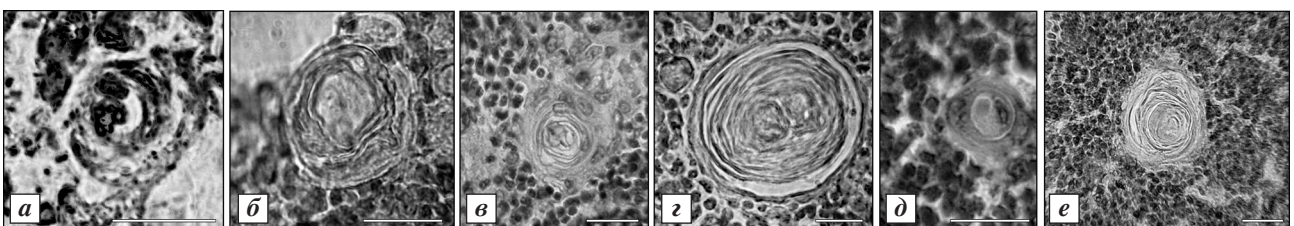


Рис. 2. Строение тимусных телец II фазы у позвоночных животных: а — лягушка травяная (неполовозрелая); б — веретеница ломкая (половозрелая); в — голубь сизый (неполовозрелая); г — голубь сизый (половозрелая); д — рыжая полевка (половозрелая); е — человек (неполовозрелый); масштабная линейка 20 мкм

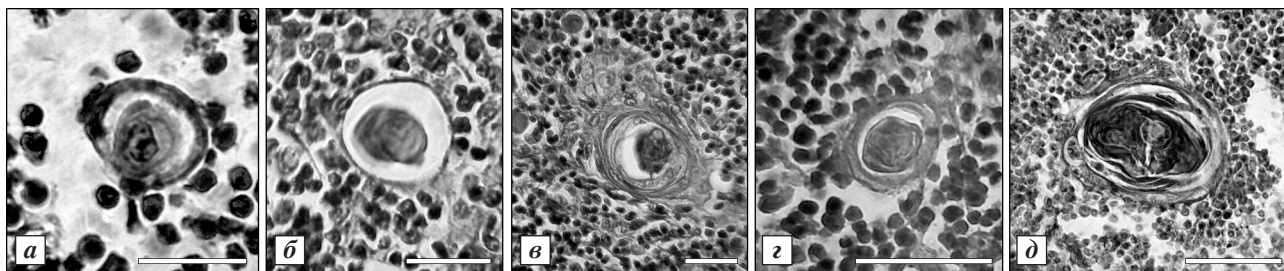


Рис. 3. Строение тимусных телец III фазы у позвоночных животных: а — лягушка прудовая (неполовозрелая); б — веретеница ломкая (половозрелая); в — голубь сизый (неполовозрелая); г — рыжая полевка (половозрелая); д — человек (половозрелый); масштабная линейка 20 мкм

III фаза (рис. 3). Для сравнения тимуса разных групп позвоночных осуществляли пересчет числа ТТ на условную единицу площади (1000 мкм^2). Учитывали усредненную площадь для ТТ каждого типа, показатели которой отображали в абсолютных (мкм^2) и относительных величинах, выраженных в долях. Показатели относительной площади ТТ представляли собой средние значения соотношений площади всего среза к площади всех обнаруженных на нем телец, а также каждой группы телец в отдельности. Значимость различий между сравниваемыми группами оценивали методами параметрической и непараметрической статистики (*t*-критерий Стьюдента, *U*-критерий Манна–Уитни и тест Краскелла–Уоллиса).

Результаты и обсуждение

Принципы строения ТТ у всех позвоночных животных и человека оказываются сходными. Отличия, связанные с возрастом и уровнем организации позвоночных, обнаруживаются только в рамках отдельных морфологических характеристик. Так, у половозрелых позвоночных число клеток, формирующих незрелое ТТ, оказывается достоверно большим, чем у неполовозрелых представителей той же группы. Число клеток, принимающих участие в формировании тельца, минимально у земноводных и млекопитающих животных: 3–4 клетки — у неполовозрелых и 5–6 клеток — у половозрелых особей (см. рис. 1, а, б). У пресмыкающихся большее число клеток вовлечено в формирование ТТ. При этом с возрастом их число увеличивается: 6–8 клеток — у неполовозрелых и 8–12 клеток — у половозрелых пресмыкающихся (см. рис. 1, в, г).

Подобная ситуация характерна и для птиц — 7–10 и 10–15 клеток у птиц тех же возрастных групп. В тимусе человека независимо от возраста в формировании ТТ принимает участие 5–12 клеток

(см. рис. 1, д). У земноводных и млекопитающих животных независимо от возраста периферическая зона ТТ II состоит из 2–3 концентрических слоев, окружающих полость с клеточным инфильтратом (см. рис. 2, а, д).

У пресмыкающихся возрастные отличия строения ТТ II отсутствуют, но вокруг полости, заполненной клеточным инфильтратом, отмечается 3–4 концентрически расположенных слоя уплощенных клеток (см. рис. 2, б). ТТ II птиц похожи по строению на ТТ II пресмыкающихся, однако это характерно только для неполовозрелой стадии жизненного цикла (см. рис. 2, в), тогда как в тимусе половозрелых птиц число слоев концентрически расположенных клеток в ТТ II уже вдвое больше — 6–7 (см. рис. 2, г). У человека независимо от возраста число таких слоев в ТТ II колеблется от 4 до 6 (см. рис. 2, е).

У всех позвоночных, независимо от возраста, ТТ III имеют сходное строение — 1–2 слоя плотно упакованных уплощенных клеток, окружающих полость, заполненную обызвествленным содержимым (см. рис. 3, а, б, г). У половозрелого человека, а также птиц число таких слоев в ТТ III может достигать до 3–4 (см. рис. 3, в, д).

Отличительные особенности строения ТТ обнаружены при изучении их относительных размеров и числа. С возрастом у подавляющего большинства позвоночных происходит увеличение относительных размеров телец всех стадий зрелости. Только два вида (норка американская и человек) отличаются возрастным снижением этих показателей (рис. 4). Сравнение относительной площади ТТ разных стадий зрелости позволяет разделить всех изученных позвоночных на две группы. В первой группе объединены животные, в тимусе которых, независимо от возраста, ТТ I по величине относительной площади превосходят ТТ II и ТТ III: это земноводные, ящерицы, птицы, насекомоядные млекопитающие и грызуны (см.

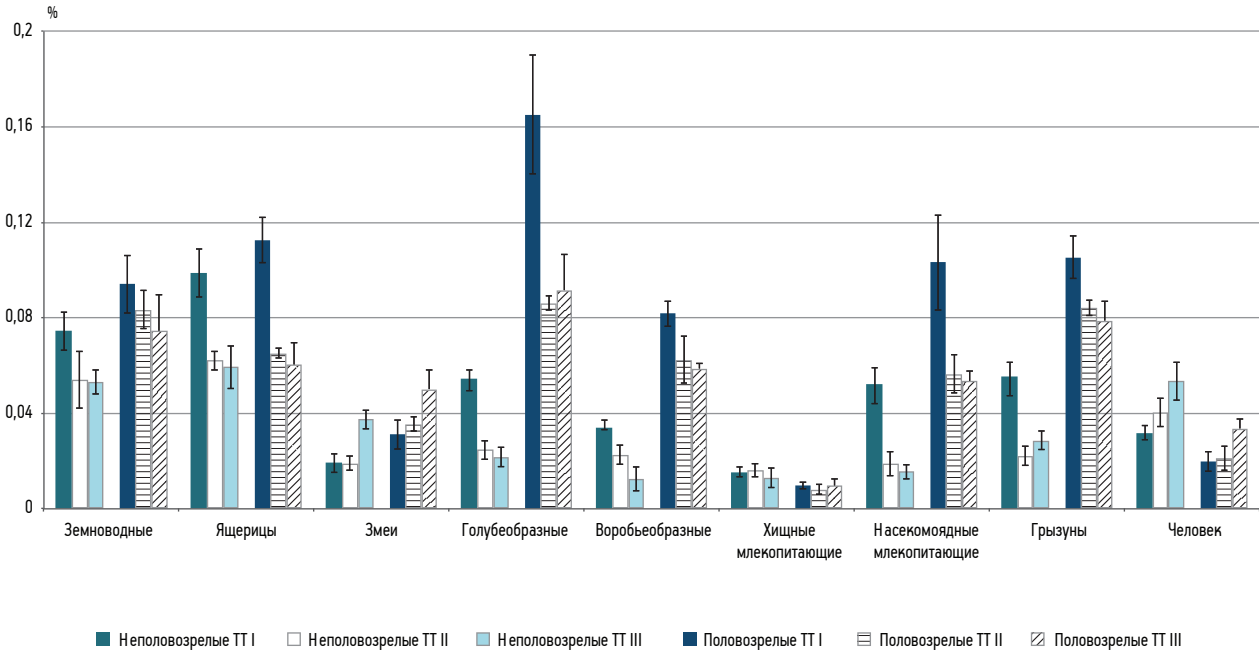


Рис. 4. Относительная площадь тимусных телец (ТТ) разных стадий зрелости (по отношению к площади среза)

Морфометрические показатели тимусных телец

Позвоночные	Неполовозрелые позвоночные					
	незрелые ТТ (I фаза)		зрелые ТТ, концентрические наслоения (II фаза)		старые ТТ, некротические полости (III фаза)	
	число, на 1 мм ²	S, мкм ²	число, на 1 мм ²	S, мкм ²	число, на 1 мм ²	S, мкм ²
Земноводные	1,46±0,4 [°] c, d, e, f, n, g, h	393±48,6 d, e, h [°]	0,17±0,06* [‘] c, d, e, g, h [°]	662±89 [’] b, d, n, g, h	0,26±0,04* [«] c, d, e, f, n, g, h [’]	577±93* [‘] c, d, e, f, n, h
Ящерицы	1,23±0,3 [°] c, d, e, f, n, g, h	326±65,2* [°] c, d, e, f, h	0,15±0,04* c, e, d, g, h ^{’°}	393±49,7* [°] a, c, d, e, f, h	0,26±0,06 [«] c, d, e, f, n, g, h [’]	673±68,9* [«] c, d, e, n, g, h [’]
Змеи	0,19±0,04* ^{«°} a, b, d, f, n, g	429±75,8 ^{«°} b, d, e, h	0,06±0,01 [’] a, b, d, f, n	649±87,3* b, d, n, g, h ^{’°}	0,05±0,01* a, b, e, g [’]	1313±119* [‘] a, b, f, n, g, h [«]
Голубеобразные птицы	0,62±0,15* ^{«°} a, b, c, e, f, g, h	876±112* ^{«°} a, b, c, e, f, n, g, h	0,10±0,01* ^{«°} a, b, c, e, f, n	1202±180* [‘] a, b, c, d, f, n, g, h	0,05±0,01* [‘] a, b, e, g [«]	1154±103 [’] a, b, f, n, g, h
Воробьеобразные птицы	0,19±0,03* ^{«°} a, b, d, f, n, g	604±93,4* [°] a, b, c, d, f, n, h	0,04±0,01* [°] a, b, d, f, n, g, h	610±90,6* [°] b, d, n, g, h	0,01±0,002* a, b, c, d, f, n, g, h	1009±95* [«] a, b, f, n, g, h [‘]
Хищные млекопитающие	0,31±0,06* ^{«°} a, b, c, d, e, n, h	459±70,3 [°] b, c, d, e, h	0,15±0,05* ^{‘°} c, d, e, g, h	589±75,9 [°] b, d, n, g, h	0,05±0,01* a, b, e, g ^{’«}	795±73,6* [«] a, c, d, e, n, g, h [’]
Насекомоядные млекопитающие	0,53±0,10* ^{«°} a, b, c, e, f, g, h	390±61,9* d, e, h [°]	0,16±0,05* ^{‘°} c, d, e, g, h	334±30,5 [°] a, c, d, e, f, h	0,06±0,01* a, b, e, g ^{’«}	273±33,7 [«] a, b, c, d, e, f, g, h
Грызуны	0,37±0,08* ^{«°} a, b, c, d, e, n, h	419±59,4 d, e, h	0,13±0,03* a, b, e, n [’]	353±38,3 [°] a, c, d, e, f, h	0,10±0,04* a, b, c, d, e, f, n, h [’]	455±42,6 [«] b, c, d, e, f, n, h
Человек	0,15±0,02* ^{«°} a, b, d, f, n, g	1486±238* [«] a, b, c, d, e, f, n, g [°]	0,10±0,03* a, b, e, f, n ^{’°}	2834±313* ^{‘°} a, b, c, d, e, f, n, g	0,06±0,01* a, b, e, g ^{’«}	5128±400* [«] a, b, c, d, e, f, n, g [’]

* Достоверность возрастных отличий (p≤0,05); [‘] достоверность отличий (p≤0,05) в сравнении с ТТ I; [«] достоверность отличий (p≤0,05) в сравнении с ТТ II; [°] достоверность отличий (p≤0,05) в сравнении с ТТ III; достоверность отличий (p≤0,05) по сравнению: а — с земноводными; b — с рептилиями; c — со змеями; d — с голубеобразными птицами; e — с воробьеобразными птицами; f — с хищными млекопитающими; n — с насекомоядными млекопитающими; g — с грызунами; h — с человеком

рис. 4). В тимусе всех этих животных относительные размеры ТТ II и ТТ III оказываются схожими между собой. Ко второй группе относятся змеи и человек, у которых как на половозрелой, так и на половозрелой стадии жизненного цикла по своим относительным размерам ТТ III превосходят другие группы телец (см. рис. 4). У представителей второй группы не обнаружено статистически значимых отличий в размерах ТТ I и ТТ II. Лишь у норки американской в одном и втором возрасте, по сравнению с другими позвоночными, не только сильно снижены относительные размеры телец, но и отсутствуют статистически значимые отличия от относительной площади телец разных стадий зрелости (см. рис. 4).

Сопоставление абсолютных показателей площади ТТ (мкм^2) в отличие от относительных данных приводит к иным результатам. У всех по-

звоночных, независимо от возраста, абсолютные (мкм^2) размеры зрелых групп ТТ оказываются выше, чем соответствующие показатели ТТ I. При этом в процессе возрастной инволюции размеры ТТ III и ТТ II увеличиваются только у холоднокровных позвоночных (за исключением змей). В свою очередь, у всех теплокровных и змей с возрастом размеры зрелых телец снижаются (таблица). Птицы и, особенно, человек отличаются увеличенными размерами ТТ всех стадий зрелости, что характерно для одного и другого возраста (см. таблицу).

Напротив, наименьшими размерами ТТ всех стадий зрелости отличаются мелкие млекопитающие (грызуны и насекомоядные), что заметно как на примере половозрелых, так и половозрелых особей (см. таблицу). Среди холоднокровных позвоночных максимальными размерами ТТ отлича-

Окончание таблицы

разных стадий зрелости в тимусе позвоночных ($\bar{x} \pm S_x$)

Половозрелые позвоночные					
незрелые ТТ (I фаза)		зрелые ТТ, концентрические наложения (II фаза)		старые ТТ, некротические полости (III фаза)	
число, на 1 мм^2	S, мкм^2	число, на 1 мм^2	S, мкм^2	число, на 1 мм^2	S, мкм^2
1,21±0,3 [°] c, d, e, f, h	481±51,2 d, e, n, h [°]	0,41±0,08* c, e, f, g, h [°]	655±61,2 [°] c, d, e, n, g, h	0,11±0,03 * b, d, e, f, n, g, h [°]	951±112,6* c, e, f, n, g, h [°]
1,31±0,4 [°] c, d, e, f, n, h	563±43,8* e, n, g, h [°]	0,31±0,09* c, d, f, n, g, h [°]	751±59,5* [°] c, d, e, n, g, h [°]	0,27±0,07 a, c, d, f, n, g, h [°]	1015±94,2* a, c, e, f, n, g, h [°]
0,41±0,1* [°] a, b, d, e, f, n, g, h	488±40,6 d, e, n, h [°]	0,05±0,01 [°] a, b, d, e, n, g	1023±88,6 * a, b, e, f, n, g, h [°]	0,10±0,02* [°] a, b, d, e, f, n, g, h [°]	632±50,3* a, b, d, e, n, g, h [°]
2,30±0,6* [°] a, b, c, e, f, n, g, h	682±57,1* [°] a, c, f, n, g, h [°]	0,47±0,1* [°] b, c, e, f, g, h	941±89,1* [°] a, b, c, e, f, n, g, h	0,59±0,1* [°] a, b, c, e, f, n, h	1027±71,5 [°] c, e, f, n, g, h
0,80±0,2* [°] a, b, c, d, f, g, h	777±64,4* [°] a, b, c, f, n, g, h	0,23±0,09* [°] a, c, d, f, n, g, h	1357±200* [°] a, b, c, e, f, n, g, h [°]	0,27±0,06* [°] a, c, d, f, n, g, h	2196±228* [°] a, b, c, d, f, n, g, h [°]
0,11±0,03* [°] a, b, c, d, e, n, g, h	524±43,1 d, e, n, h [°]	0,07±0,01* [°] a, b, d, e, n, g, h [°]	661±48,2 c, d, e, n, g, h	0,02±0,004* a, b, c, d, e, n, g	555±39,4* a, b, d, e, n, g, h
0,93±0,22* [°] b, c, d, f, g, h [°]	292±24,6* [°] a, b, c, d, e, f, g, h	0,48±0,1* b, c, e, f, n, g, h	452±40,1* [°] a, b, c, d, e, f, h [°]	0,35±0,1* [°] a, b, c, d, e, f, g, h	245±23,8 [°] a, b, c, d, e, f, g, h
1,54±0,4* [°] c, d, e, f, n, h [°]	413±34,8 b, d, e, n, h	1,11±0,3* [°] a, b, c, d, e, f, n, h	418±34,6 a, b, c, d, e, f, h	0,68±0,2* [°] a, b, c, e, f, n, h	377±26,1 a, b, c, d, e, f, n, h
0,03±0,008* a, b, c, d, e, f, n, g	2168±294* [°] a, b, c, d, e, f, n, g [°]	0,04±0,01* a, b, d, e, f, n, g [°]	5357±436* [°] a, b, c, d, e, f, n, g [°]	0,02±0,003* a, b, c, d, e, n, g [°]	3697±386* [°] a, b, c, d, e, f, n, g [°]

ются змеи. Так, например, площадь ТТ III у половозрелых и ТТ II у половозрелых змей больше, чем у других холоднокровных, соответственно, в 2 и 1,5 раза (см. таблицу).

У всех позвоночных, независимо от возраста, относительное число ТТ I превышает соответствующие показатели ТТ II и ТТ III. Лишь только в тимусе половозрелого человека численность ТТ II и ТТ I сходна (см. таблицу). Вместе с этим, с возрастом у земноводных и ящериц не наблюдали значимых изменений числа ТТ I. Напротив, у теплокровных позвоночных и змей число ТТ I в тимусе половозрелых представителей, по сравнению с неполовозрелыми, существенно возрастает (см. таблицу). По мере старения у человека и норки американской, в отличие от других млекопитающих, число ТТ I в тимусе снижается. Изучение возрастных изменений числа зрелых ТТ показало, что у большинства позвоночных в тимусе происходит увеличение численности ТТ II и ТТ III. Наиболее сильным такое увеличение оказывается у птиц и мелких млекопитающих. Вместе с этим, как и по другим показателям, у норки американской и человека с возрастом наблюдали снижение числа зрелых групп ТТ. У холоднокровных позвоночных, в силу примитивности организации, возрастные изменения этих показателей не имеют однозначной направленности. С возрастом наблюдали увеличение числа ТТ II у земноводных и ящериц. Число ТТ III возрастает только у змей. Не зафиксировано возрастных изменений числа ТТ II у змей и ТТ III у ящериц, тогда как у земноводных численность ТТ III у половозрелых представителей и вовсе снижена (см. таблицу). Примечательно, что по размерам и числу ТТ разных стадий зрелости представители безногой жизненной формы оказались более схожими с млекопитающими и птицами, нежели с холоднокровными тетраподами (см. таблицу).

Анализ полученных результатов позволяет судить о том, что причины, приводящие к формированию ТТ, и механизмы, контролирующие этот процесс, мало зависят от уровня организации, а значит, в большей степени определяются общностью функций данных образований. Доказательством тому служат сходные принципы строения ТТ у всех позвоночных. Становится очевидным, что ТТ и выполняемые ими функции сформировались уже на самых ранних этапах филогенеза у первых групп наземных позвоночных. Однако в онтогенезе, по мере старения организма, роль ТТ существенно

возрастает, что проявляется в увеличении их числа и площади у всех позвоночных.

Результаты данной работы позволяют расценивать тимусные тельца в качестве индикаторов степени возрастной инволюции тимуса не только для млекопитающих и человека [7], но и для всех позвоночных животных. Тем самым, независимо от уровня организации хордовых, законы возрастной инволюции оказываются незыблемыми и приводят к снижению эндокринной активности тимуса и ослаблению иммунитета [2, 11]. В свою очередь, уровень обмена веществ также оказывается важнейшим фактором, способным влиять на иммунный статус организма [5]. Не случайно у теплокровных позвоночных наблюдают более масштабные возрастные изменения морфологии ТТ, тогда как у холоднокровных представителей ряда такие изменения минимальны.

Немаловажную роль во влиянии на иммунитет играют факторы внешней среды [2, 5], что подтверждается заметными отличиями в морфологии ТТ и динамике их возрастных изменений у двух неродственных видов (человек и норка американская — число клеток). Это связано с воздействием на иммунитет сходных факторов, индуцированных антропогенной средой, — гиподинамия, применение антибиотиков и использование вакцин.

Также определенное влияние на строение ТТ оказывают морфофункциональные особенности организма, возникающие в рамках той или иной жизненной формы. Обнаружено, что переход пресмыкающихся к безногой жизненной форме привел к существенному сокращению числа и снижению относительного объема ТТ. Независимо от возраста, змеи по многим показателям морфологии ТТ более сходны с теплокровными позвоночными, чем с пресмыкающимися, к которым они принадлежат. Специфическая топонимия, а также особенности передвижения птиц и человека обуславливают иной характер контакта организма с антигенными факторами окружающей среды, что оказывает влияние на строение ТТ, прежде всего повышая число клеток, составляющих тельца, и увеличивая их абсолютные размеры (в $\mu\text{км}^2$).

Заключение

Таким образом, результаты исследования дают возможность утверждать, что морфология тимусных телец зависит от целого ряда факторов: возраста, условий внешней среды, принадлежности к таксону, интенсивности обменных процессов и,

отчасти, уровня организации. Они выполняют ряд функций, значение которых усиливается по мере старения тимуса. Наиболее вероятно к таким функциям можно отнести регуляцию процессов, связанных с разрушением клеточного материала.

Литература

1. Беловешкин А.Г. К вопросу о классификации телец Гассалья тимуса человека // Молодой ученый. 2013. № 4. С. 631–634.
2. Зайратьянц О.В., Карташева В.И., Тарасова Л.Р., Тришкина Н.В. Функциональная морфология тимуса при системной красной волчанке // Арх. патол. 1990. № 2. С. 25–31.
3. Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007.
4. Полякова В.О., Бенберин В.В. Экспрессия ключевых регуляторных белков апоптоза и их роль в возрастной инволюции тимуса человека // Успехи геронтол. 2006. № 19. С. 28–32.
5. Романюха А.А. Иммунная система, норма и адаптация // Иммунология. Т. 30. № 1. 2009. С. 7–12.
6. Смирин Э.М., Сербинова И.А., Макаров А.Н. Сложные случаи определения возраста амфибий по годовым слоям в кости (на примере уссурийского безлегочного тритона *Onychodactylus fisheri* (Amphibia, Hynobidae) // Зоол. журн. 1994. № 73 (10). С. 72–81.
7. Харченко В.П., Саркисов Д.С., Ветшев П.С. и др. Болезни вилочковой железы. М.: Триада-Х, 1998.
8. Bodey B., Siegel S.E. Immunological aspects of neoplasia. The role of the thymus. Springer Science, 2004.
9. Klein L. Antigen presentation in the thymus for positive selection and central tolerance induction // Nat. Rev. Immunol. 2009. Vol. 9. P. 833–844.
10. Nedjic E., Encica S., Motoc A., Aichinger M. Autophagy in thymic epithelium shapes the T-cell repertoire and is essential for tolerance // Nature. 2008. Vol. 455. P. 396–400.
11. Raica M. Structural heterogeneity and immunohistochemical profile of Hassall corpuscles in normal human thymus // Ann. Anat. 2006. Vol. 188(4). P. 345–352.
12. Savchenko A., Hasegawa G., Makoto N. Development and maturation of thymic dendritic cells during human ontogeny // Cell Tis. Res. 2006. Vol. 325. № 3. P. 234–238.

Adv. geront. 2015. Vol. 28. № 4. P. 687–693

V. Ja. Yurchinskij

THE MORPHOLOGICAL CHANGES OF HASSALL CORPUSCLES OF THE DIFFERENT MATURITY IN VERTEBRATE ANIMALS AND HUMAN IN DIFFERENT STAGES OF AGE

Smolensk State University, 4, ul. Przhevalskogo, Smolensk 214000; e-mail: Zool72@mail.ru

With the use of methods of light microscopy we produce comparison morphological investigation of Hassall corpuscles of different maturity in animals and human with age difference. It was arranged that quantity and sizes of Hassall corpuscles in different stages of age depend on organization level, belonging to a vital form, shape and age of animal. On the base of our investigation we can make resume about functional role of Hassall corpuscles.

Key words: thymus, Hassall corpuscles, vertebrate animals