

УДК 616.438 : 612.015.31

ОСОБЛИВОСТІ СТРУКТУРИ ТИМУСА ТВАРИН РІЗНИХ ТАКСОНОМІЧНИХ ГРУП

О. М. Клименко

Інститут епізоотології УААН, вул. Князя Володимира, 16/18, Рівне, 33028 Україна

Одержано 13 жовтня 2000

Особенности структуры тимуса животных разных таксономических групп. Клименко О. Н. — Рассмотрены особенности строения и закономерности структурной организации тимуса животных. Установлено, что тимус животных имеет дифференцированную в зональном отношении структуру с градиентом размещения лимфоцитов, а эпителиоретикулоциты и тельца тимуса обладают значительным полиморфизмом.

Ключевые слова: тимус, гистология, рыбы, птицы, млекопитающие, лимфоциты, эпителиоретикулоциты.

Peculiarity of Structural Organization of Thymus Animal in Different Taxonomic Groups. Klimenko O. N. — Peculiarities of structural organization of thymus in vertebrates are considered. Thymus is shown to have a differential structure, with a gradient of lymphocytes position. Epithelioreticulocytes and thymus corpuscles have a significant polymorphism.

Key words: thymus, histology, fish, bird, mammals, lymphocytes, epithelioreticulocytes.

Вступ

Здійснення імунного нагляду в організмі є першорядною та невід'ємною функцією структур, що формують імунну систему. За аналогією з нервовою, ендокринною, серцево-судинною та іншими системами життєзабезпечення імунна система відіграє важливу роль у підтриманні постійності антигенного складу внутрішнього середовища організму, бере участь у протипухлинному захисті, зумовлює розвиток усіх запальних та алергічних реакцій та виконує гомеостатичну функцію імунного нагляду (Петров, 1976; Ройт, 1991; Дранник и др., 1994).

Інтенсивність, спрямованість та специфічність імунних реакцій залежать від сумісного функціонування лімфоцитів, макрофагоцитів та стромальних клітин лімфоїдних та гемопоетичних органів. Центральне місце у здійсненні імунної реактивності належить лімфоцитам (Гриневич, Чеботарев, 1989; Грин и др., 1990).

Фундаментальними дослідженнями доведено, що тимус є первинним регулятором імунних процесів в організмі та первинним органом імуногенезу (Чеботарев, 1977; Кемилева, 1984). В тимусі недиференційовані клітини-попередники під впливом клітинних компонентів та гуморальних факторів, що синтезуються його епітелієм, дозрівають до імунокомпетентних Т-лімфоцитів (Чеботарев, 1979; Арион, 1981; Малыжев, 1982; Безверщенко и др., 1988).

Значний прогрес, що був досягнутий при вивченні механізмів формування Т-клітинних клонів, зумовлений дослідженням їх здатності до прояву різних форм імунної активності. Подальші дослідження тимуса проводились у таких напрямках: вивчення гуморальних та клітинних факторів, що зумовлюють диференціювання Т-лімфоцитів; оцінка процесів, що пов'язані з розвитком імунокомпетентних клітин; вивчення ролі тимуса у розвитку імунодефіцитів та аутоімунних процесів (Ярилин и др., 1991). Разом з тим, на нашу думку, до вивчення морфогенезу та метаболізму тимічних структур у філогенетичному аспекті приверталась недостатня увага.

Незважаючи на незначну кількість відомостей про функціональну архітектуру тимічних структур щодо цілих класів хребетних тварин, дані стосовно імунної ролі тимуса лабораторних тварин достатньо чисельні. Так, якщо оцінці ролі тимуса в імунному статусі організму мишей, шурів, кролів присвячені десятки оригінальних досліджень, то навіть топографоанатомічні дані про архітектуру та метаболізм тимуса риб являють собою певну новину та винятковість. Проміжний стан між вказаними класами хребетних тварин займають відомості щодо тимічного метаболізму птахів, а також деяких видів ссавців.

Виходячи з вищевикладеної проблеми, метою нашої роботи було вивчити закономірності структурної та хімічної організації дефінітивного тимуса в різних таксономічних групах хребетних тварин.

Матеріал і методи

При виконанні експериментальної частини роботи досліджували тимус прісноводних риб, птахів і ссавців.

Прісноводними рибами, у яких після вилову відбирали тимус для дослідження, були рамчастий короп (*Cyprinus carpio*), карась (*Carassius carassius*), плітка (*Rutilus rutilus*) віком 1 рік. Параметри тимуса птахів вивчали в курей (*Gallus*) породи леггорн віком 6 міс. Ссавцями, в яких після забою відбирали тимус, були: велика рогата худоба (*Bos taurus*) симентальської породи віком 2 роки, свині (*Sus scrofa domestica*) великої білої породи віком 1 рік, вівці (*Ovis aries*) породи «прекос» віком 1 рік, кролі (*Oryctolagus*) породи «сірий велетень» віком від 6 міс та морський котик (*Callorhinus ursinus*) віком 2 роки.

Ідентифікацію і визначення локалізації хімічних сполук в тканинах проводили згідно з вимогами гістохімічних посібників (Пирс, 1962; Кононский, 1976; Луппа, 1980).

Для визначення локалізації нуклеїнових кислот використовували ряд гістохімічних методів. Методом Ейнарсона (1951) виявляли «сумарні» нуклеїнові кислоти. Локалізацію білків виявляли методами Шуста (1967), Бохега (1955) та Мікель-Кальво (1957).

При вивченні вуглеводів наявність глікогену в тканинах оцінювали за методами Мак-Мануса (1946), Шабадша (1949) і Беста (1906). Рівень глікозаміногліканів виявляли за Гале (1946), а також метиленовим синім з використанням метахромазії.

Вміст ліпідів визначали суданами за Мак-Манусом (1946) і Кеєм та Уайхедом (1941), а диференційне виявлення кислих і нейтральних ліпідів проводили сульфатом нільського блакитного за Кайном (1947).

Оцінювали активність таких тимічних ферментів: сукцинатдегідрогенази (КФ 1.3.99.1.) — за методом Валькера, Нахласа і Зелімана (1957), неспецифічної естерази — за Пірсом (1962), ліпази (КФ 3.1.1.3.) — за Гоморі (1952), ацетилхолінестерази (КФ 3.1.3.7.) — за Гоморі (1952), лужної фосфатази (КФ 3.1.3.2.) — за Гоморі-Такаматчу (1950), кислої фосфатази (КФ 3.1.3.1.) — за Гоморі (1952), АТФази (КФ 3.6.1.3.) — за Падікула і Германом (1955).

Результати експериментальних досліджень обробляли за біометричними методами (Ойвин, 1960; Автандилов, 1981, 1984). Вірогідність результатів визначали за критерієм Стьюдента.

Результати та обговорення

Тимус коропових риб, за даними наших досліджень, розташований безпосередньо поблизу зябрової ділянки. Дорсально тимус обмежений кістковою тканиною черепної коробки, вентрально — задніми вісцеральними дугами і оточуючими їх тканинами ротової порожнини.

У цьогорічок рамчастого коропа і плітки він має вигляд витягнутого овального зерна світло-рожевого кольору. Площа поперечного зрізу тимуса цьогорічки карася складає $(0,28 \pm 0,02)$ мм² (табл. 1). Зовні тимус карася вкритий сполучнотканинною капсулою товщиною $(36,67 \pm 3,05)$ мкм. Тимус цьогорічки карася являє собою компактне утворення, витягнуте в краніально-каудальному напрямку з розмірами поперечного зрізу $(0,22 \pm 0,10)$ мм².

Паренхіма тимуса коропових риб має часточкову будову, але слабу диференціацію часточок на кіркову та мозкову речовину. Часточки першого порядку об'єднуються в часточки другого порядку. Вони розділені незначною кількістю сполучної тканини. Клітини епітеліального ретикулуму в тимусі риб виявляються нечітко, тому що вони маскуються лімфоцитами. Найбільшу площу на зрізах часточок тимуса займають ділянки, які містять значну кількість лімфоцитів та епітеліоретикулоцитів, що знаходяться на різних стадіях розвитку. Основна маса цих клітин формує структури, які схожі з медулярною зоною тимуса ссавців. Вони мають заокруглену форму, чітко обмежене ядро з одним або двома ядрцями. Цитоплазма цих клітин гомогенна, без включень, піронінофільна. Функціональні амінні та карбоксильні групи цитоплазматичних білків проявляють спорідненість до бромфенолового синього і амідочорного 10 В. Для тимоцитів цієї зони також характерна інтенсивна реакція ліпідних метаболітів кислого характеру з оксазинсульфатом.

Таблиця 1. Параметри гістоструктур тимуса карася віком 1 рік (n=15)

Table 1. The sizes gistostructure thymus of a crucian in the age of 1 years (n=15)

Показник	M	M	Cv	δ
Площа:				
поперечного зрізу тимуса, мм ²	0,28	0,02	32,24	0,09
кортикальної зони, %	15,60	1,67	58,65	9,15
медулярної зони, %	84,40	1,67	10,84	9,15
Співвідношення медулярної та кортикальної зон	8,57	1,19	76,22	6,53
Діаметр:				
часточок першого порядку, мм ²	0,09	0,01	61,20	25,25
тілець тимуса, мкм	26,67	2,66	54,68	14,58
піронінофільних ділянок, мкм	41,25	4,61	61,20	25,25

Окремі ділянки паренхіми представлені скупченнями лімфоцитів, які мають компакту локалізацію у вигляді острівців та займають (15,60±1,67)% площі часточок тимуса. Візуально, по щільності розміщення лімфоцитів і типу клітин, острівки утворені аналогічно кортикальній зоні часточок тимуса вищих хребетних тварин. Ділянки компактного розміщення лімфоцитів (кортикальна зона) мають вигляд асиметрично розташованих тяжів або утворень неправильної форми з підвищеним вмістом хроматинів, що в значній мірі сприяє зміні спектральних характеристик тіазинових барвників.

У паренхімі тимуса риб формуються структури, морфологічно подібні тілцям тимуса вищих хребетних. На початковій стадії формування це окремі ділянки у вигляді світлих плям з незначним вмістом клітин. Поступово ділянки заокругленої або овальної форми утворюють структури, які заповнені колоїдною речовиною і лізованими лімфоцитами. Утворення аналогів тілець тимуса риб більш характерне для зон компактного розміщення лімфоцитів, ніж для основної тканини (медулярна зона) органа. Аналоги тілець тимуса цього родини можуть зливатися, утворювати комплекси, які включають в себе до десятка одиниць, формувати кісти і займати значну площу в часточках.

Таким чином, тимус корошових риб, який представлений двома парними частками, характеризується часточковою будовою, слабодиференційованою у кортико-медулярному відношенні паренхімою та наявністю кістозних структур, подібних до тілець тимуса.

Тимус птахів складається з часток, що витягнуті ланцюгом по правій і лівій сторонах трахеї поряд з яремними венами. Тимус починається на рівні перших шийних хребців і опускається в надвиделкову впадину. Його основу складають клітини ретикулярного епітелію та лімфоцити на різних стадіях диференціювання. Частки тимуса мають рожеве забарвлення і розміщені попарно на лівій та правій сторонах трахеї вздовж яремних вен. Протягом перших шийних хребців часточки тимуса опускаються до рівня щитовидної залози. Угруповання окремих часточок першого порядку в тимусі курей породи леггорн віком 6 міс об'єднуються в часточки другого порядку. Форма цих часточок переважно трикутна та багатогранна.

Часточки першого порядку із середньою площею поперечного зрізу (1,95±0,29) мм² при рівні варіабельності показника 82,20% мають чіткий зональний поділ на субкапсулярну, кортикальну, премедулярну і медулярну зони (табл. 2).

По конфігурації, кількості та щільності розташування клітин, клітинному складу в часточках субкапсулярна, кортикальна, премедулярна та медулярна зони мають певні відмінності. Щільність розміщення лімфоїдних клітин в них складає відповідно 41,00±1,47, 39,33±1,17, 37,33±1,43, (33,67±1,12) тис. шт. лімфоцитів в 1 мм². Кількість клітин, розташованих на одиницю площі часточки, знижується від субкапсулярної зони до медулярної. Відносно розмірів лімфоци-

Таблиця 2. Параметри гістоструктур тимуса курей віком 6 міс (n=30)

Table 2. The sizes gistostructure thymus of the hens in the age of 0,5 years (n=30)

Показник	M	m	Cv	δ
Площа:				
часточок, мм ²	1,95	0,29	81,20	1,59
паренхіми, %	93,70	0,65	3,79	3,56
міжчасточкової тканини, %	6,30	0,65	56,31	3,56
кортикальної зони, %	67,78	1,69	13,69	9,26
медулярної зони, %	25,92	1,79	37,90	9,80
Співвідношення площ:				
міжчасточкової та паренхіми	0,07	0,01	59,58	0,05
кортикальної та медулярної зон	0,43	0,06	83,13	0,35
Діаметр:				
кровоносних судин, мкм	2,12	0,13	33,83	0,72

тів слід вказати, що найбільший діаметр вони мають в премедулярній зоні ($3,85 \pm 0,12$) мкм.

Незважаючи на існуюче уявлення про початок інволютивних процесів у тимусі після статевого дозрівання, наші дані свідчать, що маса лімфоцитопетеліальної тканини в курей віком 6 міс складає ($93,70 \pm 0,65$)% маси всіх тканин тимуса. Співвідношення площ міжчасточкової та лімфоцитопетеліальної тканини в органі в цей період дорівнює 0,07. Крім цього, питома вага площі кортикальних структур також є більшою, ніж медулярних.

Кортикальна зона тимуса курей, яка складає ($67,78 \pm 1,69$)%, та субкапсулярна зона, що прилягає до неї, на гістологічних препаратах в основному представлені щільно розташованими лімфоцитами. Вони мають ядра з компактним розміщенням хроматину, які чітко обмежені каріолемою. Середні розміри (діаметр) лімфоцитів субкапсулярної та кортикальної зон складають відповідно ($3,59 \pm 0,08$) та ($3,69 \pm 0,07$) мкм.

Наявність значної кількості ядерного хроматину в кортикальних лімфоцитах підтверджується гістохімічною реакцією за Браше. Деполімеризована ДНК дає зелене забарвлення з метиленовим зеленим. Крім того, після обробки зрізів галоціанін-хромовими галунами залишки фосфорної кислоти нуклеотидів утворюють в кортикальній зоні тимуса комплексні сполуки темно-синього кольору з хромовим каплаком.

Щільність розташування лімфоцитів у медулярній зоні часточок тимуса курей трохи нижча, ніж в кортикальній зоні, і складає ($33,7 \pm 1,1$) тис. шт/мм². Разом з тим, слід вказати, що медулярні лімфоцити більші, ніж кортикальні; їхні розміри складають ($3,74 \pm 0,10$) мкм.

Характерною особливістю медулярних лімфоцитів є підвищена активність сукцинатдегідрогенази в їх цитоплазматичних структурах. Крім цього, наявність активності сукцинатдегідрогенази в медулярній зоні визначається не тільки клітинами лімфоїдного ряду. Якщо в кортикальній зоні нагромадження гранул формазану виявляється в цитоплазмі клітин ретикулярного епітелію, то в медулярній зоні по спорідненості солей тетразолу можна виділити 3 групи клітин, які не мають відношення до лімфоїдного ряду: великі клітини неправильної форми, які повністю забарвлені при постановці реакції на СДГ; заокруглені клітини середньої величини з переважною локалізацією формазану в ядрі; заокруглені клітини середньої величини з переважною локалізацією формазану в цитоплазмі. Крім активності СДГ в цих клітинах відзначається підвищена суданофілія та накопичення ШИК-позитивних речовин.

Специфічними структурами, що характерні для тимуса вищих хребетних, є тільця тимуса. У курей вони мали вигляд спірально заокруглених утворень, які складаються з клітин в стадії розпаду та піронінофільного колоїду. Процеси

лізису, які проходять в тільцях тимуса, визначаються функціональним станом органу. Деструкція цитоструктур та лізис клітинних компонентів у тільцях тимуса відбуваються майже до утворення низькомолекулярних сполук. Постановка ряду гістохімічних реакцій не виявила в колоїдному компоненті тілець тимуса таких високомолекулярних сполук, як ДНК, глікозаміноглікани, ліпіди. В той же час, тільцям тимуса притаманна інтенсивна реакція з лейкофуксином, що в певній мірі впливає на ступінь гідролітичного розщеплення глікогену.

Характерною особливістю тканин тимуса є накопичення в них ліпідних метаболітів кислого характеру, інтенсивно реагуючих з оксазинсульфатом. Значна кількість кислих ліпідів локалізована в основному в лімфоцитах кортикальної зони. Наявність на гістологічних препаратах $(6,30 \pm 0,65)\%$ міжчасточкової тканини від загальної площі тканин тимуса в значній мірі зумовлена накопиченням в ній комплексу нейтральних ліпідів, що локалізовані в адипоцитах.

Таким чином, тимус птахів сформований з парних лімфоепітеліальних тяжів, які розташовані латерально на шиї за ходом трахеї (по 6–8 часток в кожному). Він складається з часточок першого і другого порядків, диференційований в зональному відношенні та має тимічні тільця спрощеного типу.

Тимус ссавців анатомічно поділяється на шийну та грудну частини. Шийна частина розміщена двома парними тяжами, які розташовані вздовж трахеї. Грудна частина розташована в краніальному відділі грудної порожнини. Макроскопічно тимус складається з часток, які оточені капсулою. Частки тимуса розподіляються на часточки першого та другого порядків. Форма часточок тимуса ссавців у більшості випадків багатогранна, але деякі тварини за цією ознакою мають видові відмінності: часточки тимуса кролів заокруглені, морського котика — асиметричні, а часточки тимуса великої рогатої худоби мають трикутну та багатокутну форму. Часточки першого порядку у ссавців різних таксономічних груп незалежно від лінійних розмірів та живої маси тварини мало відрізняються розміром та площею поперечного зрізу. Так, площа поперечного зрізу часточок тимуса у кролів складає $(2,85 \pm 0,31)$ мм², а в овець — $(2,58 \pm 0,25)$ мм². Наявність часточок певної форми в тимусі визначається як кількістю та станом лімфоепітеліальної тканини, так і наявністю міжчасточкової речовини, яка представлена сполучною або жировою тканиною. Співвідношення міжчасточкової тканини та паренхіми у ссавців коливається в межах від $0,05 \pm 0,01$ у кролів до $0,28 \pm 0,04$ у морських котиків. Наявність депо ліпідів у міжчасточковій тканині тимуса ластоногих зумовлене специфічними умовами середовища їх існування. Накопичення жирової тканини в міжчасточковій сполучній тканині характерне і для тимуса інших видів ссавців. Очевидно, початок ліпідного переродження органа в різних таксономічних групах тварин проходить в різні вікові періоди. Окремі проадипоцити дають початок виникненню адипоцитів в місцях накопичення міжчасточкової сполучної тканини. Жирові клітини, які виникають гіпертрофічним шляхом, мають заокруглену форму і компактне розташування. Подальше накопичення ліпідів проходить по гіперпластичному шляху, в результаті чого адипоцити збільшуються у розмірах, ущільнюються і набувають витягнутої форми.

Субкапсулярна зона тимуса ссавців представлена щільно розміщеними лімфоцитами і в окремих випадках — епітеліальними клітинами. У великої рогатої худоби діаметр лімфоцитів субкапсулярної зони складає $(4,23 \pm 0,09)$ мкм, у вівці — $(5,96 \pm 0,15)$, у свині — $(3,65 \pm 0,12)$ при щільності їх розташування відповідно $(55,33 \pm 2,32)$, $(39,00 \pm 1,21)$, $(40,00 \pm 1,36)$ тис. лімфоцитів/мм².

Крім найбільшої щільності розташування субкапсулярні тимоцити відрізняються підвищеною активністю кислої фосфатази. При постановці гістохімічних реакцій з використанням солей металів ділянки підвищеної ферментативної ак-

тивності чітко обмежені субкапсулярною зоною. Нерозчинний осад сульфідів свинцю локалізується чітко по периметру часточок тимуса.

Кортикальна зона тимуса у різних видів ссавців представлена паренхімою, яка містить епітеліоретикулоцити, клітини лімфоїдного (лімфобласти та лімфоцити на різних стадіях диференціювання) і міелоїдного (макрофаги, еозинофіли та базофіли) рядів.

У процесі формування дефінітивного тимуса лімфоїдні клітини проникають в щілини між епітеліоретикулоцитами, десмосоми, які внаслідок цього витягуються у вирости, а самі клітини набувають зіркоподібної форми. Клітини лімфоїдного ряду в кортикальній зоні тимуса ссавців в основному представлені малими лімфоцитами, що мають компактне ядро, вузьку полосу цитоплазми, чітко окреслену плазмолему. В окремих випадках лімфоцити безпосередньо контактують з епітеліоретикулоцитами, утворюють цитоплазматичні містки або занурюються в цитоплазму епітеліоцитів.

Середні розміри лімфоцитів кортикальної зони коливаються в таких межах: у кроля — $(4,53 \pm 0,11)$ мкм, свині — $(5,33 \pm 0,13)$, вівці — $(4,77 \pm 0,11)$, великої рогатої худоби — $(4,38 \pm 0,10)$ при щільності розміщення відповідно $(35,33 \pm 1,15)$, $(37,67 \pm 1,33)$, $(37,67 \pm 1,04)$, $(42,33 \pm 1,71)$ тис. лімфоцитів/мм².

Порівняно високий вміст нуклеїнових кислот в кортикальній зоні тимуса ссавців по відношенню до медулярної зони зумовлений, перш за все, значною кількістю ядерного хроматину малих та середніх лімфоцитів кори. Аналогічно, підвищена інтенсивність реакції на наявність білкових сполук у тимусі ссавців пов'язана з цитоплазматичними та ядерними білками тимоцитів і в незначній мірі — з протеїноїдами міжчасточкової речовини. Клітини ретикулярного епітелію тимуса ссавців практично повністю маскуються лімфоцитами і при використанні загальноприйнятих гістологічних методик виявляються слабо. Характерною особливістю епітеліоретикулоцитів кортикальної зони є їх підвищена сукцинатдегідрогеназна активність. Гранули формазану при постановці реакції на СДГ переважно відкладаються в цитоплазмі епітеліальних клітин та макрофагів.

Розглядаючи в цілому ступінь біокаталітичних процесів у кортикальній зоні тимуса, слід вказати, що тимоцити кортикальної зони тимуса великої рогатої худоби мають порівняно високу активність лужної фосфатази, ацетилхолінестерази і ліпази, що оцінюється за локалізацією сульфідів металів при постановці гістохімічних реакцій.

Необхідно відзначити, що в значній мірі специфічною є активність естераз у тимоцитах премедулярної зони тимуса ссавців. При середніх розмірах $(5,01 \pm 0,12)$ мкм і щільності розміщення $(39,00 \pm 1,54)$ тис. шт/мм² лімфоцити премедулярної зони відзначаються інтенсивною реакцією на неспецифічну естеразу. При цьому клітини премедулярної зони активно включаються в гідроліз α -нафтілацетату, що, напевно, пов'язано з лізосомальними та мікросомальними фракціями і наявністю макрофагального внутрітимусного бар'єру. Активність неспецифічної естерази характерна для більшості часточок і проявляється як в окремих клітинах, так і в угруповуваннях клітин премедулярної зони.

Медулярна зона часточок тимуса статевозрілих ссавців займає площу від загальної в межах від $(8,00 \pm 0,66)\%$ у кролів до $(15,43 \pm 0,69)\%$ у великої рогатої худоби. Найбільш численною популяцією клітин медулярної зони є лімфоцити. Тенденція до зниження середніх розмірів лімфоцитів від субкапсулярної зони не простежується, але при оцінці щільності розміщення клітин лімфоїдного ряду в різних зонах тимуса у всіх вивчених тварин спостерігається характерне зменшення кількості лімфоцитів на одиницю площі від субкапсулярної до медулярної зон тимуса (рис. 1). Так, якщо щільність лімфоцитів у субкапсулярній зоні

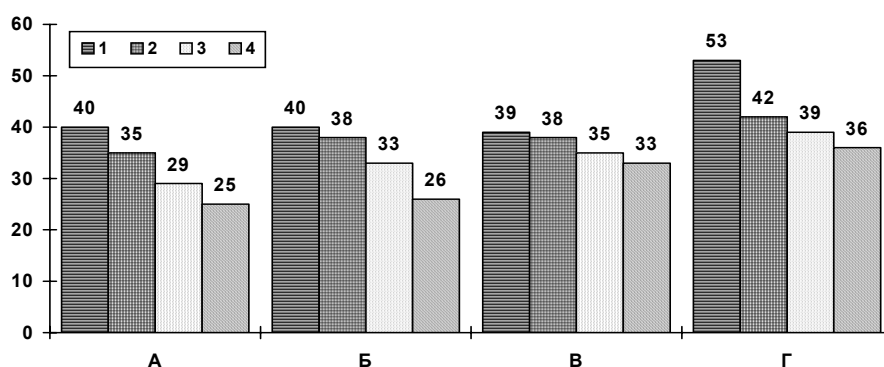


Рис. 1. Кількість лімфоцитів в субкапсулярній (1), кортикальній (2), премедулярній (3) та медулярній (4) зонах часточок тимуса ссавців: А — кроль; Б — свиня; В — вівця; Г — велика рогата худоба (тис. шт/мм²; n=30).

Fig. 1. Quantity lymphocytes in subcapsularis (1), corticalis (2), premedularis (3) and medullaris (4) zones of parts thymus mammals: A — rabbit; Б — pig; В — ram; Г — large horned cattle (thousand pieces in mm²; n=30).

тимуса вівці складає 39 тис/мм², то в медулярній зоні цей показник дорівнює 33 тис/мм².

Епітеліоретикулоцити, які знаходяться в медулярній зоні тимуса, мають зіркоподібну, витягнуту або неправильну форму і відрізняються підвищеним вмістом цитоплазматичних білків, фосфатаз і ШИК-позитивних речовин. В той же час вміст глікозаміногліканів у медулярних тимоцитах був більшим у порівнянні з ретикулярним епітелієм.

Структурами, що відповідають за деструкцію лімфоцитів, а також епітеліальних клітин, очевидно, слід вважати тільця тимуса, які розташовані виключно в медулярній зоні. Підвищена активність ряду гідролітичних ферментів і наявність у тільцях тимуса значної кількості низькомолекулярних сполук підтверджують версію про ці утворення як про структури, в яких відбувається руйнування частини епітеліальних клітин та лімфоцитів, що не пройшли імунний нагляд.

Розміри тілець тимуса ссавців коливаються від (31,17±2,56) мкм у овець до (48,5±3,81) мкм — у свиней. Найбільша кількість тілець тимуса в часточках зустрічається у кролів 4,87±0,45, а найменша — у свиней 1,87±0,16.

Виходячи з того, що розміри часточок тимуса у різних видів ссавців не мають значних розбіжностей, можливе припущення, що між розмірами тілець тимуса та їхньою кількістю існує певна взаємозалежність. Спочатку тільця тимуса мають заокруглену форму, утворені із спіралевидно закрученого колоїду та клітин з нечітко вираженими контурами і різним ступенем змін деструктивного характеру. Окремі, розташовані поблизу, тільця зливаються, формуючи спільний конгломерат, який дає початок утворенню кіст. Наявність різних типів тимічних тілець дозволяє судити про швидкість відмирання лімфоцитів та епітеліоретикулоцитів і рівень катаболітичних процесів, які мають місце в тимусі ссавців.

Таким чином, тимусу ссавців притаманна диференційована структура з градієнтом розташування лімфоцитів, значний поліморфізм епітеліоретикулоцитів та тимічних тілець.

Висновки

1. Тимус коропових риб характеризується часточковою будовою, слабодиференційованою у кортико-медулярному відношенні паренхімою та наявністю кістозних структур, подібних до тимічних тілець.

2. Тимус птахів сформований парними лімфоепітеліальними тяжами, складається з часточок першого і другого порядків, диференційований в зональному відношенні та має тимічні тільця спрощеного типу.

3. Тимусу ссавців притаманна диференційована структура з градієнтом розташування лімфоцитів, значний поліморфізм ретикулоепітеліоцитів та тимічних тілець.

4. Вдосконалення структурної організації тимуса хребтних тварин у філогенезі відбувається у напрямку збільшення загальної площі паренхіми, диференціації клітин лімфоїдного ряду в зональному відношенні та ускладнення структури тимічних тілець.

Автандилов Г. Г. Проблемы патогенеза и патологоанатомической диагностики болезней в аспектах морфометрии. — М. : Медицина, 1984. — 288 с.

Автандилов Г. Г., Яблучанский Н. И., Губенко В. Г. Системная стереометрия в изучении патологического процесса. — М. : Медицина, 1981. — 192 с.

Арион В. Я. Иммунологически активные факторы тимуса // Итоги науки и техники. — 1981. — № 9. — С. 10–50.

Безвершенко И. А., Синельникова А. Л., Быков Л. М. Отделение рецепторов тимоцитов мыши к аутологичным эритроцитам под влиянием олигопептидного фактора тимуса // Бюл. эксперим. биологии и медицины. — 1988. — **106**, № 10. — С. 470–471.

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. — М. : Мир, 1990. — Т. 2. — 325 с.

Гриневич Ю. А., Чеботарев В. Ф. Иммунобиология гормонов тимуса. — Киев : Здоровье, 1989. — 152 с.

Дранник Г. Н., Гриневич Ю. А., Дизик Г. М. Иммунотропные препараты. — Киев : Здоровье, 1994. — 288 с.

Кемилева З. Вилочковая железа. — М. : Медицина, 1984. — 256 с.

Кононский А. И. Гистохимия. — Киев : Высш. шк., 1976. — 280 с.

Луппа Х. Основы гистохимии. — М. : Мир, 1980. — 213 с.

Малыжев В. А. Лимфоцитозстимулирующее вещество тимуса (ЛСВ) и его роль в формировании иммунокомпетентных Т-лимфоцитов : Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. — Киев, 1982. — 34 с.

Ойвин И. А. Статистическая обработка результатов экспериментальных исследований // Патол. физиол. и эксперим. терапия. — 1960. — № 4. — С. 76–78.

Петров Р. В. Иммунология и иммуногенетика. — М. : Медицина, 1976. — 316 с.

Пирс Э. Гистохимия. — М. : Иностран. лит., 1962. — 962 с.

Ройт А. Основы иммунологии. — М. : Мир, 1991. — 327 с.

Чеботарев В. Ф. Участие глюкокортикоидов и тимозина в регуляции клеточного иммунитета // Физиология иммунного гомеостаза : Тез. 11 Всесоюз. симпоз. — Ростов-н/Д., 1977. — С. 113–114.

Чеботарев В. Ф. Эндокринная регуляция иммуногенеза. — Киев : Здоровье, 1979. — 160 с.

Ярилин А. А., Пинчук В. Г., Гриневич Ю. А. Структура тимуса и дифференцировка Т-лимфоцитов. — Киев : Наук. думка, 1991. — 243 с.