

А.С. Бурцева<sup>1</sup>, Е.А.Ильин<sup>2</sup>

## СОСТОЯНИЕ ТУЧНЫХ КЛЕТОК ПЕЧЕНИ МОНГОЛЬСКИХ ПЕСЧАНОК ПОСЛЕ ОРБИТАЛЬНОГО ПОЛЕТА

<sup>1</sup>ФГБОУ ВО ВГМУ им. Н.Н. Бурденко Минздрава России, НИИ экспериментальной биологии и медицины; <sup>2</sup>ФГБУН ГНЦ РФ «Институт медико-биологических проблем» РАН

**Резюме.** С использованием метакроматического окрашивания толуидиновым синим исследованы адаптивные перестройки популяции тучных клеток печени монгольских песчанок после космического полета. Факторы орбитального полета приводили к сокращению численности общей совокупности тучных клеток в интерстиции печени, что сочеталось с возрастанием интенсивности дегрануляции продуктов биосинтеза в экстрацеллюлярное пространство порталных триад и повышением интенсивности сульфатирования гепарина. Условия синхронного эксперимента не приводили к редукции объема популяции тучных клеток, в первую очередь вызывая качественные перестройки активности либерализации метакроматических гранул и интенсивности этерификации полианионов.

**Ключевые слова:** монгольские песчанки, печень, тучные клетки, космический полет.

**Актуальность.** Исследования последних лет расширяют наши представления о функциональном потенциале тучных клеток как в норме, так и патологии [1; 9; 12; 13; 25; 26; 28]. Одним из важных фундаментальных вопросов в космической биологии является участие тучных клеток в развитии адаптивных реакций различных органов на влияние факторов космического полета, в том числе невесомости [3; 4; 5; 8; 20]. Особый интерес к биологии тучных клеток в условиях воздействия факторов космического полета обусловлен их большими возможностями в регуляции местного гомеостаза, поскольку показано, что в условиях измененной гравитации развивается повышенное кровенаполнение органов брюшной полости [6; 7; 14; 16]. У монгольских песчанок после космического полета были показаны разнообразные изменения морфофункционального состояния органов пищеварительного тракта, как со стороны паренхимы, так и интерстиция [11; 17; 18; 19]. Гораздо меньшее внимание было уделено изучению состояния тучных клеток, в том числе печени [2]. Продолжению изучения данного вопроса посвящена настоящая работа.

**Материал и методы исследования.** Эксперимент в рамках программы научно-исследовательского проекта КА «Фотон-М» №3 (орбитальный полет состоялся с 14 по 26 сентября 2007 года) был проведен на монгольских песчанках *Meriones unguiculatus* (самцах). Песчанки обладают рядом преимуществ по сравнению с другими млекопитающими при проведении экспериментов в космической биологии [21; 22]. В первую группу для исследований вошли 12 животных, находившихся в течение 12-суток на борту КА «Фотон-М» №3 в условиях невесомости. Вторая группа – синхронный наземный эксперимент, была представлена 11-ю монгольскими песчанками, которые содержались 12 суток в макете полетной аппаратуры «Контур-Л» для моделирования некоторых условий космического эксперимента. Третью группу составили 12 виварийных животных. Декапитацию животных, вернувшихся из орбитального полета, проводили через 21 ч. после приземления спускаемого космического аппарата.

С целью идентификации тучных клеток использовали метахроматическое окрашивание толуидиновым синим [23; 29], при этом фиксация фрагментов печени проводилась в растворе нейтрального формалина с N-цетилпиридинхлоридом для лучшего сохранения гликозаминогликанов, входящих в состав секреторных гранул. Тинкториальные свойства тучных клеток определяются степенью зрелости секреторных гранул и анионными свойствами биополимеров [15]. Тучные клетки монгольских песчанок, вне зависимости от принадлежности к мукозной или соединительнотканной субпопуляции, содержат гепарин [24; 27], поэтому успешно выявляются основными тиазиновыми красителями, в том числе толуидиновым синим.

Тучные клетки с различным уровнем этерификации биополимеров в гранулах выявляли с помощью оценки  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$  – метахромазии, отражающих соответственно степень полимеризации толуидинового синего в условиях присутствия малого, среднего и высокого содержания анионных групп [27]. Согласно методике анализа популяционных характеристик тканевых базофилов [4; 5; 10], в каждом поле зрения при использовании объектива 90 подсчитывали число тучных клеток, определяли их топографию, а также состояние цитоплазмы и особенности выведения специфических гранул в межклеточное пространство. По морфологическим критериям идентифицировали недегранулированные (гранулированные и компактные) и дегранулированные (лизированные и в состоянии экзоцитоза) тучные клетки, цитопласты, представляющие собой свободно локализованные фрагменты цитоплазмы тучных клеток с метахромазией, а также состояние элиминации ядра и клазматоза.

Полученный информационный массив статистически обрабатывался с использованием компьютерной программы Stat Soft Statistica, 6.0. В случае соответствия полученного цифрового массива нормальному распределению данных, для сравнения двух выборок применяли параметрический критерий – t-критерий Стьюдента для независимых выборок с уровнем значимости  $p < 0,05$ . При отсутствии нормального распределения данных для сравнения двух независимых выборок использовали непараметрический критерий Вилкоксона с уровнем значимости  $p < 0,05$ . Исследования проведены с соблюдением требований по гуманному обращению с животными в соответствии с решением Комиссии по биомедицинской этике ИМБП (протокол № 206 от 07.10.2007 г.).

**Полученные результаты и их обсуждение.** Тучные клетки в печени виварийных животных выявлялись преимущественно в области порталных триад. Гораздо реже они определялись по периметру центральных вен. Большинство тучных клеток в печени обладали  $\gamma$ -метахромазией, что свидетельствовало о содержании в гранулах гликозаминогликанов, в т.ч. гепарина, с завершенными процессами сульфатирования. Меньшая часть тучных клеток обладала  $\beta$ -метахромазией, а самая малая доля характеризовалась ортохроматичной цитоплазмой (табл. 2). Гистотопографически тучные клетки располагались в соединительной ткани порталных триад преимущественно вокруг сосудов и в меньшей степени окружали адвентицию желчных протоков. Большая часть тучных клеток представляла собой недегранулированные формы – гранулированные и компактные (табл. 1). Либерализация продуктов биосинтеза осуществлялась преимущественно с помощью

лизиса гранул и несколько реже путем экзоцитоза. Также встречались свободно лежащие участки цитоплазмы тучных клеток, заполненные гранулами (цитопласты), и тучные клетки в состоянии клазматоза (табл. 1).

Условия синхронного эксперимента не приводили к изменению численности тучных клеток. В то же время активизировались процессы либерализации продуктов биосинтеза в межклеточный матрикс как с помощью экзоцитоза, так и с помощью лизиса секреторных гранул. Соответственно, при этом снижалась доля недегранулированных тучных клеток, и возрастало содержание цитопластов в строме порталных триад (табл. 1). Одновременно происходило увеличение степени гамма-метахромазии тучных клеток, что сочеталось с параллельным снижением числа тучных клеток с альфа- и бета-метахроматичной цитоплазмой (табл. 2).

После космического полета происходило сокращение популяции тучных клеток в печени монгольских песчанок (табл. 1). Однако при этом формировались признаки повышения их функциональной активности. Об этом свидетельствовало возрастание гамма-метахромазии тучных клеток, отображающее высокий уровень этерификации биополимеров, включая гепарин (табл.2). Кроме того, было очевидным усиление дегрануляции тучных клеток, которое происходило как путем экзоцитоза секреторных гранул, так и лизиса. Также существенно возросла численность цитопластов в соединительной ткани порталных триад, что могло свидетельствовать либо об активно протекающих процессах клазматоза, либо о формировании функционально активных компонентов цитоплазмы тучных клеток.

**Таблица 1**

**Соотношение морфофункциональных форм тучных клеток печени монгольских песчанок, в % (методика идентификации – окрашивание толуидиновым синим, рН=4,4)**

Морфофункциональные формы тучных клеток	Виварийный контроль	Синхронный эксперимент	Космический полет
Общее количество (на п/з)	0,434±0,015	0,476±0,023	0,213±0,018*, **
Гранулированные	39,2±1,3	29,4±2,3*	22,9±1,4*, **
Компактные	28,1±1,5	20,2±1,6*	11,4±1,1*, **
Экзоцитоз	7,3±0,9	14,2±1,1*	20,1±1,8*, **
Лизис	16,1±1,6	25,3±1,7*	34,2±2,3*, **
Клазматоз	3,4±2,2	3,5±0,2*	1,2±0,1*, **
Элиминация ядра	0,5±0,0	-	-
Цитопласты	5,4±0,2	7,4±0,3*	10,2±0,4*, **

Условные обозначения: \* -  $p < 0,05$  по сравнению с показателями виварийного контроля, \*\* -  $p < 0,05$  по сравнению с показателями синхронного эксперимента

**Таблица 2**

**Тинкториальные особенности тучных клеток печени монгольских песчанок (методика выявления – окрашивание толуидиновым синим, рН=4,4)**

Морфофункциональные формы тучных клеток	Виварийный контроль	Синхронный эксперимент	Космический полет
α-метахромазия (в %)	10,2±0,8	8,3±0,9	5,4±0,3*, **
β-метахромазия (в %)	44,2±1,3	36,3±2,2*	30,4±2,3*, **
γ-метахромазия (в %)	45,6±2,3	55,4±3,1*	64,2±4,4*, **

Условные обозначения: \* -  $p < 0,05$  по сравнению с показателями виварийного контроля, \*\* -  $p < 0,05$  по сравнению с показателями синхронного эксперимента.

**Выводы.** Таким образом, тучные клетки принимали активное участие в адаптации стромы и паренхимы печени к условиям космического полета. Вероятно, что существенное повышение запроса в их продуктах биосинтеза на тканевом уровне привело к сокращению численности тучных клеток в печени после орбитального полета из-за повышенного расходования физиологического ресурса, что могло сочетаться недостаточной репопуляцией. С другой стороны, в оставшихся тучных клетках наблюдалась интенсификация процессов биосинтеза протеогликанов, входящих в состав секреторных гранул, в том числе активности сульфатирования гепарина. Более подробные сведения о вкладе тучных клеток в состояние соединительной ткани печени после космического полета можно получить с помощью иммуногистохимических методов определения уровня протеаз – триптазы и химазы.

#### Литература

1. Арташян О.С. Изучение функциональной активности тучных клеток при иммобилизационном стрессе / О.С. Арташян, Б.Г. Юшков, Е.А. Мухлынина // Цитология. – 2006. – Т.48, №8. – С.665-668.
2. Атякшин Д.А. Гепаринпродуцирующая активность тучных клеток печени монгольских песчанок после 12-суточного космического полета / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков // В книге: XL Академические чтения по космонавтике посвященные памяти академика С.П. Королёва и других выдающихся отечественных ученых – пионеров освоения космического пространства: сборник тезисов. 2015. С. 443-444.
3. Атякшин Д.А. Морфофункциональное состояние тучных клеток органов желудочно-кишечного тракта монгольских песчанок после 12-суточного космического полета / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков // Журнал анатомии и гистопатологии. 2015. Т. 4. № 3 (15). С. 21-22.
4. Атякшин Д.А. Популяционные характеристики слизистых тканевых базофилов тощей кишки монгольских песчанок после 12-суточного орбитального полета на космическом аппарате «ФОТОН-М3» / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2013. Т. 47. № 6. С. 17-24.
5. Атякшин Д.А. Состояние тучных клеток тощей кишки монгольских песчанок после космического полета / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков // Журнал анатомии и гистопатологии. 2014. Т. 3. № 3 (11). С. 15-27.
6. Афонин Б.В. Состояние органов пищеварительной системы в условиях длительного космического полета / Б.В. Афонин, В.Б. Носков, В.В. Поляков // Физиология человека. 2003. Т. 29. № 5. С. 53-57.
7. Афонин Б.В. Функциональное состояние печени при моделировании гемодинамических эффектов невесомости в организме человека / Б.В. Афонин, А.Е. Ермоленко, С.Л. Иноземцев // Физиология человека. 2012. Т. 38. № 4. С. 108.
8. Бурцева А.С. Морфологические эквиваленты функциональной активности тучных клеток тощей кишки монгольских песчанок после моделирования эффектов невесомости / А.С. Бурцева, Н.Т. Алексеева, Д.А. Атякшин // Журнал анатомии и гистопатологии. 2015. Т. 4. № 4 (16). С. 26-33.
9. Быков В.Л. Секреторные механизмы и секреторные продукты тучных клеток / В.Л. Быков // Морфология. – 1999. – Т.115, №2. – С.64-72.
10. Быков Э.Г. Популяционные характеристики тканевых базофилов / Э.Г.Быков // Сб. трудов VIII Всероссийской конференции по патологии клетки. – Москва, 2010. – С.45-47.
11. Ерофеева Л. М. Морфология околоушной слюнной железы у песчанок после космического полета на биоспутнике FOTON-F3 / Л. М. Ерофеева // Журнал анатомии и гистопатологии. - 2015. - Т. 4, № 3. - С. 48.
12. Кемоклидзе К.Г. Динамика активности тучных клеток в надпочечниках крысы после частичной лазерной деструкции одного из них / К. Г. Кемоклидзе, Н. А. Тюмина // Журнал анатомии и гистопатологии. - 2016. - Т. 5, № 1. - С. 32-37.

13. Кондашевская М.В. Тучные клетки и гепарин – ключевые звенья в адаптивных и патологических процессах / М.В. Кондашевская // Вестник РАМН. – 2010. – № 6. – С.49-54.
14. Коррекция венозного застоя в органах брюшной полости в условиях антиортостаза / В.Б. Носков В.Б. и [др.] // Физиология человека. 2007. Т. 33. № 5. С. 113-117.
15. Омеляненко Н.П. Соединительная ткань (гистофизиология и биохимия)/ Н.П.Омеляненко, Л.И.Слуцкий. Т.1. / под ред. акад. РАН и РАМН С.П.Миронова. – Москва: Изд-во Известия, 2009. – 380 с.
16. Оценка функциональных изменений печени при моделировании гемодинамических эффектов невесомости в антиортостатическом положении / Б.В. Афонин и [др.] // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2014. Т. 48. № 4. С. 17-22.
17. Содержание гликогена в печени монгольских песчанок после полета на космическом аппарате «ФОТОН-МЗ» / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков, Е.А. Ильин, А.Н. Пашков // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2009. Т. 43. № 5. С. 18-22.
18. Содержание РНК в гепатоцитах монгольских песчанок после полета на космическом аппарате «Фотон-МЗ» / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков, Е.А. Ильин, А.Н. Пашков // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2010. Т. 44. № 3. С. 28-32.
19. Состояние интерстиция печени монгольских песчанок после полета на космическом аппарате «ФОТОН-МЗ» / Д.А. Атякшин, Э.Г. Быков, Е.А. Ильин, А.Н. Пашков // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2010. Т. 44. № 6. С. 18-22.
20. Судаков К.В. Соединительная ткань у крыс при эмоциональном стрессе / К.В. Судаков // Авиакосмическая и экологическая медицина. – 2000. – Т.34, №3. – С.27-33.
21. Условия содержания и жизнеобеспечения монгольских песчанок в полете космического аппарата «Фотон-МЗ» / П.Э. Солдатов и [др.] // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2009. Т. 43. № 5. С. 12-18.
22. Эксперимент с монгольскими песчанками в полете космического аппарата «Фотон-МЗ» / Е.А. Ильин, И.А. Смирнов, П.Э. Солдатов, О.И. Орлов // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2009. Т. 43. № 4. С. 21-25.
23. Belanger L.F. Persistent toluidine blue metachromasia / L.F.Belanger, A. Hartnett // The journal of histochemistry and cytochemistry: official journal of the Histochemistry Society. –1960. – N 1.– P.75.
24. Horii Y. Heparin-containing mast cells in the jejunal mucosa of normal and parasitized Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus* / Y. Horii, Y.Horii, N. Ishikawa, Y. Nawa // International archives of allergy and immunology. – 1992. –Vol. 98, N4. – P.415-419.
25. Kalesnikoff J. New developments in mast cell biology / J. Kalesnikoff, S.J. Galli / Nature immunology. – 2008. – Vol. Vol.9, N 11. – P.1215–1223.
26. Molderings G.J. Mast cell function in physiology and pathophysiology/ G.J. Molderings // Biotrend. Reviews. –2010.– N 5.– 12 p.
27. Nawa Y. Histochemical and cytological characterizations of mucosal and connective tissue mast cells of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) / Y.Nawa, Y. Horii, M. Okada, N.Arizono // International archives of allergy and immunology. – 1994. – Vol.104, N 3.– P.249-254.
28. Silva E.Z., Jamur M.C., Oliver C. Mast cell function: a new vision of an old cell. / E.Z. Silva, M.C. Jamur, C. Oliver // The journal of histochemistry and cytochemistry: official journal of the Histochemistry Society. 2014; V.62. N10. P.698-738.
29. Sridharan G. Toluidine blue: A review of its chemistry and clinical utility/ G. Sridharan, A.A. Shankar // Journal of Oral and Maxillofacial Pathology. – 2012. – Vol.16, N 2. – P.251-255.

**Abstract.**

**A. Burtseva<sup>1</sup>, E. Ilyin<sup>2</sup>**

**CONDITION OF MAST CELLS OF LIVER MONGOLIAN GERBILS AFTER ORBITAL FLIGHT**

*1Voronezh State Medical University ; 2 Russian Federation State Research Center  
Institute of Biomedical Problems of Russian Academy of Sciences*

In this work with the help of metachromatic staining with toluidine blue investigated adaptive adjustment of the population of mast cells of the liver Mongolian gerbils after space flight.

Factors orbital flight led to a reduction in the number of the total population of mast cells in the interstitium of liver, combined with an increase in the intensity of degranulation of biosynthetic products in the extracellular matrix of portal triads, and increase the intensity of sulfation of heparin.

Conditions of synchronous experiment did not lead to volume reduction of the population of mast cells in the first place causing degranulation quality and intensity reorganization polyanions esterification.

**Keywords:** Mongolian gerbils, liver, mast cells, space flight.

**Reference.**

1. Artashyan O. S. Studying of the functional activity of mast cells at an immobilized stress / O. S. Artashyan, B. G. Yushkov, E. A. Mukhlylina//the Cytology. – 2006. – T.48, No. 8. – Page 665-668.
2. Atyakshin D. A. Geparinproduktivnaya activity of mast cells of a liver of the Mongolian sandworts after 12-day space flight / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov//In the book: The XL Academic readings on astronautics the devoted memories of the academician S. P. Korolyov and other outstanding domestic scientists – pioneers of development of space: collection of theses. 2015. Page 443-444.
3. Atyakshin D. A. Morfofunktsionalnoye a condition of mast cells of bodies of digestive tract of the Mongolian sandworts after 12-day space flight / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov//the Magazine of anatomy and histopathology. 2015. T. 4. No. 3 (15). Page 21-22.
4. Atyakshin D. A. Population characteristics of mucous fabric basophiles of a jejunum of the Mongolian sandworts after 12-day orbital flight on the FOTON-M3 spacecraft / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov//Aerospace and ecological medicine. 2013. T. 47. No. 6. Page 17-24.
5. Atyakshin D. A. A condition of mast cells of a jejunum of the Mongolian sandworts after space flight / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov//the Magazine of anatomy and histopathology. 2014. T. 3. No. 3 (11). Page 15-27.
6. Afonin B. V. A condition of bodies of the alimentary system in the conditions of the long-lived space flight / B. V. Afonin, V. B. Noskov, V. V. Polyakov//Human physiology. 2003. T. 29. No. 5. Page 53-57.
7. Afonin B. V. The functional condition of a liver at model operation of hemodynamic effects of an imponderability in a human body / B. V. Afonin, A. E. Ermolenko, S. L. Inozemtsev//Human physiology. 2012. T. 38. No. 4. Page 108.
8. Burtseva A. S. Morphological equivalents of the functional activity of mast cells of a jejunum of the Mongolian sandworts after model operation of effects of an imponderability/Ampere-second. Burtseva, N. T. Alekseev, D. A. Atyakshin//Magazine of anatomy and histopathology. 2015. T. 4. No. 4 (16). Page 26-33.
9. V. L. bulls. Secretory mechanisms and secretory products of mast cells / Century. L. Bykov//Morphology. – 1999. – T.115, No. 2. – Page 64-72.
10. E.G's bulls. Population characteristics of fabric basophiles / E.G.Bykov//Sat. works VIII of the All-Russian conference on cage pathology. – Moscow, 2010. – Page 45-47.
11. Erofeeva L. M. Morphology of a parotid sialaden at sandworts after space flight on the FOTON-F3/L biosatellite. M. Erofeeva//Magazine of anatomy and histopathology. - 2015. - T. 4, No. 3. - Page 48.
12. Kemoklidze K. G. Dynamics of activity of mast cells in adrenal glands of a rat after a partial laser destruction of one of them / K. G. Kemoklidze, N. A. Tyumin//the Magazine of anatomy and histopathology. - 2016. - T. 5, No. 1. - Page 32-37.
13. Kondashevskaya M. V. Mast cells and a heparin – key links in adaptive and pathological processes / M. V. Kondashevskaya//the Messenger of the Russian Academy of Medical Science. – 2010. – No. 6. – Page 49-54.
14. Correction of venous stagnation in abdominal organs in the conditions of an anti-orthostasis / V. B. Noskov V. B. and [other]//Human physiology. 2007. T. 33. No. 5. Page 113-117.

15. Omelyanenko N. P. Connecting fabric (gistofiziologiya and biochemistry) / N.P.Omelyanenko, L. I. Slutsky. T.1. / under the editorship of the academician of RAS and the Russian Academy of Medical Science S.P.Mironov. – Moscow: Publishing house of News, 2009. – 380 pages.

16. Assessment of the functional changes of a liver at model operation of hemodynamic effects of an imponderability in anti-orthostatic situation / B. V. Afonin and [other]//Aerospace and ecological medicine. 2014. T. 48. No. 4. Page 17-22.

17. The maintenance of a glycogen in a liver of the Mongolian sandworts after flight on the FOTON-MZ spacecraft / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov, E. A. Ilyin, A. N. Pashkov//Aerospace and ecological medicine. 2009. T. 43. No. 5. Page 18-22.

18. Content of RNA in hepatocytes of the Mongolian sandworts after flight on the Foton-M3 spacecraft / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov, E. A. Ilyin, A. N. Pashkov//Aerospace and ecological medicine. 2010. T. 44. No. 3. Page 28-32.

19. A state an interstition of a liver of the Mongolian sandworts after flight on the FOTON-M3 spacecraft / D. A. Atyakshin, E. G. Bykov, E. A. Ilyin, A. N. Pashkov//Aerospace and ecological medicine. 2010. T. 44. No. 6. Page 18-22.

20. K.V's pike perches. Connecting fabric at rats at an emotional stress / K.V. Sudakov//Aerospace and ecological medicine. – 2000. – T.34, No. 3. – Page 27-33.

21. Conditions of keeping and life support of the Mongolian sandworts in flight of Foton-MZ spacecraft / item E. Soldiers and [др]//Aerospace and ecological medicine. 2009. T. 43. No. 5. Page 12-18.

22. An experiment with the Mongolian sandworts in flight of Foton-MZ spacecraft / E.A. Ilyin, I. A. Smirnov, P.E. Soldatov, O. I. Orlov//Aerospace and ecological medicine. 2009. T. 43. No. 4. Page 21-25.

23. Belanger L.F. Persistent toluidine blue metachromasia / L.F.Belanger, A. Hartnett // The journal of histochemistry and cytochemistry: official journal of the Histochemistry Society. –1960. – N 1.– P.75.

24. Horii Y. Heparin-containing mast cells in the jejunal mucosa of normal and parasitized Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus* / Y. Horii, Y.Horii, N. Ishikawa, Y. Nawa // International archives of allergy and immunology. – 1992. –Vol. 98, N4. – P.415-419.

25. Kalesnikoff J. New developments in mast cell biology / J. Kalesnikoff, S.J. Galli / Nature immunology. – 2008. – Vol. Vol.9, N 11. – P.1215–1223.

26. Molderings G.J. Mast cell function in physiology and pathophysiology/ G.J. Molderings // Biotrend. Reviews. –2010.– N 5.– 12 p.

27. Nawa Y. Histochemical and cytological characterizations of mucosal and connective tissue mast cells of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) / Y.Nawa, Y. Horii, M. Okada, N.Arizono // International archives of allergy and immunology. – 1994. – Vol.104, N 3.– P.249-254.

28. Silva E.Z., Jamur M.C., Oliver C. Mast cell function: a new vision of an old cell. / E.Z. Silva, M.C. Jamur, C. Oliver // The journal of histochemistry and cytochemistry: official journal of the Histochemistry Society. 2014; V.62. N10. P.698-738.

29. Sridharan G. Toluidine blue: A review of its chemistry and clinical utility/ G. Sridharan, A.A. Shankar // Journal of Oral and Maxillofacial Pathology. – 2012. – Vol.16, N 2. – P.251-255.

**Сведения об авторах.** Бурцева Александра Станиславовна – ассистент кафедры физической культуры и медицинской реабилитации ВГМУ им. Н.Н. Бурденко, burtseva-alex@rambler.ru; Ильин Евгений Александрович – доктор медицинских наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Государственного научного центра Российской Федерации – Института медико-биологических проблем Российской академии наук, ilyine@imbp.ru