

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ БЛАГОРОДНЫХ ОЛЕНЕЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

© 2016 г. Н. Д. Овчаренко¹, О. Е. Власова², О. Г. Грибанова², *

¹Алтайский государственный университет 656049, Барнаул, пр. Ленина, 61

²Алтайский государственный аграрный университет 656049, Барнаул, пр. Красноармейский, 98

*E-mail: gri-o-g@mail.ru

Поступила в редакцию 05.04.2016 г.

Окончательный вариант получен 04.05.2016 г.

Исследованы гистологическая структура, морфометрические и некоторые гистохимические показатели щитовидной железы марала как подвида благородного оленя на постнатальном этапе онтогенеза. Установлено, что железа структурно сформирована к моменту рождения. С-клетки выявляются с шестимесячного возраста. С возрастом изменяется соотношение фолликулов разных размеров: мелкие формы преобладают у новорожденных и шестимесячных, средние и крупные – у взрослых и у старых оленей. Гистологические, морфометрические и гистохимические показатели указывают на активацию щитовидной железы в период интенсивного роста до шести месяцев, постепенное снижение активности в течение следующих лет жизни. При старении наряду с увеличением стромальных элементов крупные фолликулы растягиваются коллоидом и снижаются резорбционные процессы в фолликулах.

Ключевые слова: благородный олень, щитовидная железа, гистологические показатели, морфометрические показатели, постнатальный онтогенез, становление структуры, возрастные изменения

DOI: 10.7868/S0475145016060033

ВВЕДЕНИЕ

Благородный олень как представитель семейства оленьих широко распространен в лесных экосистемах практически всей планеты. Один из подвидов благородного оленя марал является эндемиком Алтае-Саянского региона. На Алтае олени содержатся в парковых условиях в марало-водческих хозяйствах и это накладывает отпечаток на жизнедеятельность животных. Щитовидная железа млекопитающих как часть регуляторных систем обеспечивает адаптивные реакции к различным условиям среды. Морфологические показатели железы (диаметр фолликулов, высота тиреоидного эпителия, характер коллоида, степень развития стромальных компонентов) лабильны и могут быть использованы при оценке функционального состояния органа (Чумаченко 2009, Овчаренко, 2009). Целью данного исследования явилось изучение структурных изменений щитовидной железы самцов марала как подвида благородного оленя (*Cervus elafus sibiricus*, Severtzov, 1872) на разных этапах постнатального онтогенеза. Задачи исследования: изучение гистологической структуры, морфометрических и некоторых гистохимических показателей щитовидной

железы марала в разных возрастные периоды постнатального онтогенеза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований послужили тридцать молодых, взрослых и старых самцов благородных оленей, находящихся на полувольном содержании в хозяйствах республики Алтай. Материал (щитовидные железы) получен от клинически здоровых животных при специальном отстреле одним выстрелом в голову. Возрастные группы сформированы с учетом общепринятого в возрастной морфологии и оленеводстве деления постэмбрионального периода развития на группы: новорожденные (до 15 дней), молодые (6 месяцев – период роста, 1 год 6 месяцев – период развития, 2 года 6 месяцев – период полового созревания), взрослые в период физиологической и хозяйственной зрелости (8–10 лет), старые в период снижения продуктивных качеств (12–14 лет) (Луницын, 2004). Учитывая, что на функциональное состояние оказывает влияние сезон года, материал, за исключением новорожденных, забирался в зимний период.

Таблица 1. Возрастные изменения морфометрических показателей щитовидной железы благородного оленя

Показатель	Новорожденные	Молодые			Взрослые	Старые
		6 месяцев	1 год 6 месяцев	2 года 6 месяцев		
Толщина соединительно-тканной капсулы, мкм	5.59 ± 1.06**	9.18 ± 1.53	9.28 ± 1.33	9.45 ± 1.47***	14.58 ± 1.96***	19.44 ± 2.07
Паренхимо-стромальный коэффициент	13.33 ± 2.22	13.52 ± 1.73	13.67 ± 1.69	13.75 ± 1.28***	10.19 ± 0.79***	8.70 ± 0.69
Число фолликулов в поле зрения	30.9 ± 3.3**	41.3 ± 2.8**	25.5 ± 3.1	29.8 ± 3.3**	14.8 ± 3.1**	11.0 ± 1.6
Диаметр фолликулов, мкм	125.51 ± 2.31**	109.7 ± 6.62**	136.86 ± 8.95	140.00 ± 9.92**	171.90 ± 6.49**	189.9 ± 8.05
Индекс Брауна	23.95**	15.49***	21.11	22.45***	34.93***	49.86

Примечание. Различия с последующей группой достоверны: * – при $P < 0.05$, ** – при $P < 0.01$; *** – при $P < 0.001$, то же и для таблицы 2.

Таблица 2. Возрастные изменения кариометрических показателей щитовидной железы благородного оленя

Показатель	Новорожденные	Молодые			Взрослые	Старые
		6 месяцев	1 год 6 месяцев	2 года 6 месяцев		
Высота тиреоцитов, мкм	5.01 ± 0.17***	6.65 ± 0.21***	6.19 ± 0.21	6.18 ± 0.13***	4.78 ± 0.12***	3.73 ± 0.08
Объем ядер тиреоцитов, мкм ³	33.60 ± 2.50***	39.88 ± 1.68	37.43 ± 2.51	41.20 ± 2.33***	46.57 ± 2.80***	30.26 ± 1.88
Ядерно-цитоплазматическое соотношение	0.58 ± 0.06	0.59 ± 0.05	0.57 ± 0.03	0.57 ± 0.04	0.58 ± 0.01	0.56 ± 0.05

Части органов после фиксации в 10% нейтральном формалине и жидкости Карнуа заливали в парафин, срезы толщиной 4–7 мкм окрашивали гематоксилином-эозином по Вейгерту и по методу ванн Гизона. Препараты изучали и фотографировали с помощью МС 300 с фотокамерой и адаптером с программным обеспечением Micromed Images. Измеряли толщину соединительной капсулы, паренхимо-стромальный коэффициент, число фолликулов в поле зрения, диаметр фолликулов, индекс Брауна (отношение диаметра фолликула к высоте эпителия), высоту тиреоцитов, объем ядер тиреоцитов, ядерно-цитоплазматическое соотношение (Автандилов, 1992). Полученные морфометрические данные подвергали стандартной статистической обработке в программе Excel. Использовали гистохимические реакции для выявления углеводных компонентов, тиоловых групп (SS-групп иSH-групп), тирозина (Мик-

роскопическая техника, 1996), которые характеризуют интенсивность секреции железы (Быков, 1976, Хмельницкий, Ступина, 1989, Окулова, 1990, Овчаренко, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлены следующие особенности постнатального развития щитовидных желез благородного оленя (таблицы 1–3).

Масса щитовидной железы новорожденных оленят составляет 1.7 ± 0.09 г. Щитовидная железа у животных структурно полностью сформирована к моменту рождения, имеет характерное, как и у взрослых, расположение разномерных фолликулов. Значительную часть периферии железы новорожденных занимают участки с интенсивной пролиферацией эпителия. Фолликулы имеют небольшие размеры, округлую форму. Среди

Таблица 3. Возрастные изменения гистохимических показателей щитовидной железы благородного оленя

Показатель	Новорожденные	Молодые			Взрослые	Старые
		6 месяцев	1 год 6 месяцев	2 года 6 месяцев		
Нейтральные гликопротеины в тиреоцитах	++	+++	+++	++	+++	+
Нейтральные гликопротеины в коллоиде	++	+++	+++	+++	+++	+++
Тиоловые группы в тиреоцитах	++	+++	++	++	+++	+
Тиоловые группы в коллоиде	++	+	+	+	++	+
Тирозин в тиреоцитах	++	+++	+++	+++	+++	+++
Тирозин в коллоиде	+	++	++	++	++	+
Сульфатированные протеогликаны в соединительной ткани	–	+	+	+	+	+++
Нейтральные гликопротеины в соединительной ткани	++	++	++	++	++	+

фолликулов преобладают мелкие ($77 \pm 2\%$) с диаметром 68.63 ± 1.41 мкм, фолликулы средних размеров составляют $15 \pm 3\%$, их диаметр – 102.91 ± 1.060 мкм, крупные фолликулы представлены в наименьшем количестве – $7 \pm 2\%$ (диаметр 189.00 ± 2.610 мкм). Фолликулы выстланы одним слоем тиреоцитов кубической формы. В коллоиде фолликулов немногочисленны резорбционные вакуоли. В этом возрасте наблюдается умеренная реакция в тиреоцитах на нейтральные гликопротеины, тиоловые группы, тирозин и следовая реакция на тирозин в коллоиде.

К моменту рождения степень развития щитовидной железы у млекопитающих неодинакова. По данным Волковой и Пекарского (1976) лишь 20% новорожденных имеют структуру, сходную с таковой у взрослых. Структурно сформирована щитовидная железа у новорожденных сайгаков, верблюдов, лошадей, овец (Аубакиров, 1979, Кожевникова, 1975, Горбачева, 2006). Антипин (1997) описывает у новорожденных северных оленей преобладание интерфолликулярного эпителия. Письменный (2005) характеризует щитовидную железу северных морских котиков, речных бобров и норок как недифференцированную с невысокой секреторной активностью, подобные данные приводят Балтухаев и Силкин (2009) по ондатрам и Фисенко (2010) у крупного рогатого скота.

Масса железы к шести месяцам возрастает до 3.75 ± 0.250 г. Увеличивается толщина соединительнотканной капсулы. Расположение структур-

ных элементов сохраняется подобно новорожденным. В этом возрасте в тканях железистого числа С-клетки овальной и полигональной формы. Эти клетки обнаруживаются в интра-, интер- и парафолликулярном положении, как единично, так и небольшими скоплениями. Особенностью этого возраста является то, что С-клетки выявляются среди тиреоцитов.

В этот период минимален средний диаметр фолликулов и максимально их число в поле зрения. Мелкие формы составляют максимальный процент от общего числа – $86 \pm 2\%$. Именно эти формы считаются и наиболее функционально активными. Коллоид внутри фолликулов сильно вакуолизирован, в связи с чем имеет пенный вид и является признаком активной резорбции. Максимальна в возрастном ряду и высота тиреоцитов, что обусловлено наличием тиреоидного эпителия как кубической, так и цилиндрической формы. Показатель индекса Брауна минимален в возрастном ряду при относительно неизменном ядерно-цитоплазматическом соотношении. Гистохимическая картина остается прежней, но интенсивность окраски на все выявляемые вещества усиливается. Все это свидетельствует об усиленном процессе образования гормонов.

Морфологические признаки активности щитовидной железы установлены в первые месяцы жизни у крыс (Детюк, 1973), у свиной (Кожевникова, 1973), у коз (Давыдова, 2001), у ондатры (Балтухаев, Силкин, 2009). Появление С-клеток в

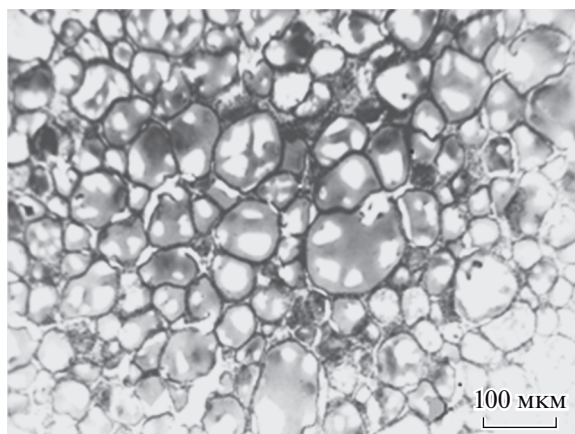


Рис. 1. Щитовидная железа благородного оленя 1 г. 6 мес. Окраска гематоксилин-эозином.

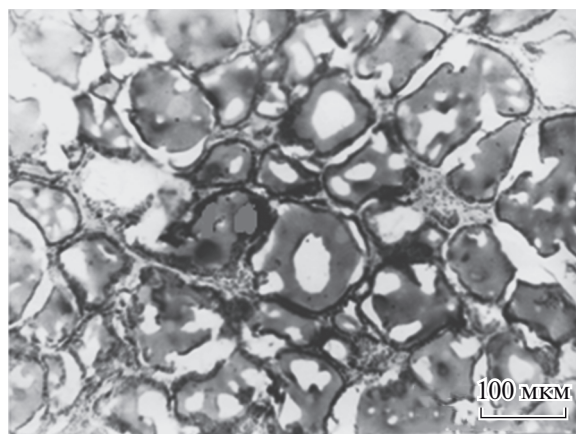


Рис. 2. Щитовидная железа благородного оленя 8 лет. Окраска гематоксилин-эозином.

пятимесячном возрасте у крупного рогатого скота констатировал Фисенко (2010).

Масса железы у оленей в течение следующего года продолжает увеличиваться (до 4.51 ± 0.430 г). Достоверно увеличивается диаметр фолликулов, а их количество в поле зрения уменьшается (рис. 1). В коллоиде встречаются единичные вакуоли. Тиреоциты сохраняют кубическую и столбчатую форму, но средний показатель высоты достоверно уменьшается. Индекс Брауна при этом имеет значение выше, чем у шестимесячных. Гистохимические показатели остаются на прежнем уровне. Такая динамика свидетельствует о незначительном снижении активности щитовидной железы по сравнению с шестимесячными оленями.

В возрасте 2 года 6 месяцев масса железы увеличивается на 50% до 6.57 ± 0.230 г. Увеличение абсолютной величины паренхимо-стромального коэффициента, диаметра фолликулов, объема ядер тиреоцитов, индекса Брауна позволяют предполагать о понижении интенсивности процесса гормонообразования в железе. Гистохимические параметры по сравнению с полуторалетними животными не изменяются.

Снижение активности щитовидной железы в период полового созревания описывает Горбачева (2006) у кулундинских овец. Напротив, у шиншиллы (Федотов и др., 2010), у северных морских котиков, речных бобров и норок (Письменный, 2005) отмечают морфофункциональную зрелость щитовидной железы только к периоду полового созревания. Гомбоева (2005) описывает становление щитовидной железы у яка только в 2.5 года. У половозрелых свиной гормональная активность железы повышена по сравнению с другими возрастными периодами (Сеин и др., 2008).

У взрослых самцов масса железы продолжает увеличиваться (8.91 ± 1.910 г), утолщается соединительнотканная капсула. Зона мелких фоллику-

лов по краю железы и количество интерфолликулярных островков уменьшаются. У животных этого возраста С-клетки выявляются в меньшем количестве, чем у молодых, и только в межфолликулярном пространстве.

Средний диаметр фолликулов достоверно выше за счет резкого сокращения количества мелких форм фолликулов. В крупных фолликулах наряду с кубической формой тиреоцитов встречается и плоский эпителий (рис. 2). Коллоид довольно плотный, в крупных фолликулах вакуоли крайне редки. Резко возрастает по сравнению с предыдущими группами индекс Брауна и уменьшается паренхимо-стромальный коэффициент. Поскольку среднее значения ядерно-цитоплазматического соотношения не изменяется, то это явление можно рассматривать как функциональную напряженность отдельных клеток. Одновременно по сравнению с молодыми животными усиливается реакция на тирозин в коллоиде и снижается на нейтральные гликопротеины, интенсивность окраски на другие гистохимические показатели не изменяется.

Также снижение значений морфометрических показателей у взрослых по сравнению с молодыми описывают Антипин (1997) у северного оленя, Сидоров (1975) у сайгака, Балтухов и Силкин (2009) у ондатры, Сеин и др. (2008) у свиной, Пронин (2006) у романовских овец, в то время как Горбачева (2006) приводит данные о высокой активности щитовидной железы взрослых кулундинских овец. У верблюда, лошади (Кожевникова, 1975), северного морского котика, речного бобра, норка (Письменный, 2005) максимальная активность щитовидной железы также описана у взрослых особей.

У старых оленей масса железы мало отличается от таковой у взрослых (9.10 ± 0.510 г), но значительная толщина соединительнотканной капсулы

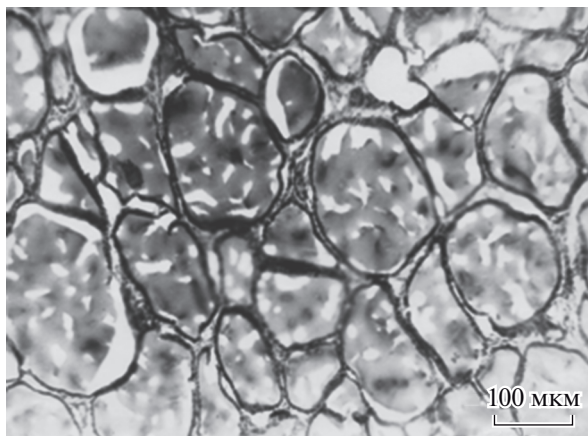


Рис. 3. Щитовидная железа благородного оленя 14 лет. Окраска гематоксилин-эозином.

увеличивается. Количество интерфолликулярной ткани резко уменьшается (рис. 3). Паренхимостромальный коэффициент достоверно меньше, то есть происходит уменьшение объема паренхимы и увеличение объема стромы у старых животных. В стромальных элементах и капсуле в межклеточном веществе из углеводсодержащих полимеров преобладающими становятся сульфатированные протеогликаны, количество нейтральных гликопротеинов уменьшается по сравнению со всеми предыдущими группами.

Средний диаметр фолликулов железы у животных данной возрастной группы имеет максимальное значение в возрастном ряду, при этом количество мелких фолликулов минимально — $30 \pm 6\%$, а количество крупных фолликулов максимально по сравнению с другими группами — $30 \pm 1\%$. Коллоид плотный, без резорбционных вакуолей. Встречаются фолликулы, выстланные кубическим эпителием, коллоид в них окрашивается слабее, он не трескается, а по краю его встречаются единичные резорбционные вакуоли.

В фолликулах преобладают плоские тиреоциты. Объем их ядер в этот период резко уменьшается по сравнению со значением его у взрослых. Индекс Брауна у животных этой возрастной группы имеет свое максимальное значение — 49.86. Интенсивность окраски на тиоловые группы слабая, а на тирозин в коллоиде — минимальна (гормоны выводятся не так активно).

Согласно классификации Быкова (1979), который выделил три варианта инволюции щитовидной железы у млекопитающих, при которых учитываются размеры фолликулов, состояние коллоида и стромальных компонентов, наличие кист, у благородного оленя старение происходит по первому типу, когда крупные фолликулы растянуты плотным коллоидом и резорбционные процессы слабее, чем синтетические.

Подобные морфометрические, гистологические и гистохимические признаки Лустье (1971) описывает у крыс как состояние покоя железы. Сходные данные по мышам приводит Быков (1976, 1977) и описывает в их органе крупные кисты. Также сведения о разрастании стромы и атрофии фолликулов описывает Труш (2004) у косули, собаки, лисицы, норки, горностая, белки. Изменение структуры железы, свидетельствующее о снижении активности органа северных оленей с возрастом, отмечает Антипин (1997).

У благородных оленей всех возрастов в щитовидной железе не обнаружены признаки зоба, хотя у других млекопитающих данного региона, в том числе сельскохозяйственных, он наблюдается. Это связано с избирательностью кормления.

Таким образом, установлено, что щитовидная железа благородного оленя структурно сформирована к моменту рождения. С-клетки выявляются с шестимесячного возраста. С возрастом изменяется соотношение фолликулов разных размеров: мелкие формы преобладают у новорожденных и шестимесячных, средние и крупные — у взрослых и у старых оленей. Гистологические, морфометрические и гистохимические показатели указывают на активацию щитовидной железы в период интенсивного роста до шести месяцев, постепенное снижение активности в течение следующих лет жизни. При старении наряду с увеличением стромальных элементов крупные фолликулы растягиваются коллоидом и снижаются резорбционные процессы в фолликулах.

Полученные данные расширяют представления о видовых особенностях онтогенеза щитовидной железы млекопитающих.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автандилов Г.Г. Медицинская морфометрия. М.: Медицина, 1992. 280 с.

- Антипин И.А.* Морфофункциональные особенности органов эндокринной системы у северного оленя европейского севера России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Архангельск, 1997. 27 с.
- Аубакиров Т.И.* Сезонные и возрастные изменения эндокринных желез у сайгака (*Saigatatarica*) // Зоологический журнал. 1979. № 10. С. 1543–1551.
- Балтухаев Т.С., Силкин И.И.* Морфофункциональная активность щитовидной железы ондатры постнатальном онтогенезе // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2009. № 10. С. 90–93.
- Быков В.Л.* Возрастные изменения щитовидной железы мышей А/Не (морфологическое и гистохимическое исследование) // Архив анатомии, гистологии, эмбриологии. 1976. Т. 70. Вып. 6. С. 41–47.
- Быков В.Л.* Ультимабранхиальные фолликулы и кисты в щитовидной железе мышей // Архив анатомии, гистологии, эмбриологии. 1977. Т. 72. Вып. 2. С. 59–64.
- Быков В.Л.* Гистогенез и классификация элементов паренхимы щитовидной железы млекопитающих // Успехи современной биологии. 1979. Т. 88. Вып. 3(5). С. 469–478.
- Волкова О.М., Пекарский М.И.* Эмбриогенез и возрастная гистология внутренних органов человека. М.: Медицина, 1976. 416 с.
- Гомбоева О.А.* Морфология щитовидной железы домашнего яка: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. Улан-Удэ, 2005. 20 с.
- Горбачева Е.С.* Возрастная динамика структурно-функционального состояния щитовидной и надпочечных желез кулундинских овец: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2006. 17 с.
- Давыдова Н.Ю.* Морфологические и гистохимические показатели щитовидной железы коз горно-алтайской пуховой породы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2001. 24 с.
- Детюк Е.С.* Морфофизиологические особенности щитовидной железы в период адаптации организма к внеутробному существованию // Морфология эндокринной системы при некоторых патологических состояниях: Сб. науч. тр. – Л., 1973. Вып. 126. С. 46.
- Жожевникова Л.Н.* О возрастной морфологии щитовидной железы у свиней // Биологические науки. Алма-Ата: Изд-во Казахского ун-та, 1973. Вып. 5. С. 126.
- Жожевникова Л.Н.* Сравнительная и возрастная морфология щитовидной железы у некоторых сельскохозяйственных животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1975. 32 с.
- Луницын В.Г.* Пантовое оленеводство в России. – Барнаул: РАСХН Сиб.отд. ВНИИПО, 2004. 282 с.
- Лусте Л.А.* Возрастная морфология щитовидной железы по данным гистологического и гистохимического исследования // Физиология, биохимия и патология эндокринной системы: Республиканский межве-
- домственный сборник. – Киев: Здоров'я, 1971. Вып. 1. С. 49–51.
- Микроскопическая техника: руководство / под ред. Саркисова Д.С., Петрова Ю.А. М.: Медицина, 1996. 544 с.
- Овчаренко Н.Д.* Место морфофизиологических исследований в поисковых работах по повышению продуктивности животных и сохранению их здоровья // Аграрная наука – сельскому хозяйству: материалы международной конференции. Барнаул: Изд-во АГАУ, 2009. С. 165–166.
- Окулова С.И.* Морфология щитовидной железы крупного рогатого скота в онтогенезе // Морфология щитовидной железы крупного рогатого скота в онтогенезе: сборник научных трудов. Пермь, 1990. С. 97–101.
- Письменный А.Ф.* Функциональная морфология щитовидной железы пушных зверей в постнатальном онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. вет. наук. Воронеж, 2005. 22 с.
- Пронин В.В.* Морфология щитовидной железы, тимуса и надпочечников в онтогенезе романовских овец: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иваново, 2006. 22 с.
- Сеин О.Б., Сеин Д.О., Голощанов В.Б.* Гистологическая структура и гормональная активность щитовидной железы и яичников свиней в период формирования половой функции // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2008. Т. 4. № 4. С. 36–42.
- Сидоров С.В.* Возрастные изменения морфофизиологических признаков щитовидной железы сайгака северно-западного Прикаспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1995. 24 с.
- Труш Н.В.* Сравнительная и возрастная морфофункциональная характеристика щитовидной, околощитовидной желез и каротидного клубочка животных: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Оренбург, 2004. 43 с.
- Федотов Д.Н., Луппова И.М., Гуков Ф.Д., Мяделец О.Д.* Морфофункциональная характеристика щитовидной железы у шиншиллы в постнатальном онтогенезе // Ученые записки учреждения образования “Витебская ордена “Знак почета” государственная академия ветеринарной медицины”. 2010. Т. 46. № 2. С. 200–204.
- Фисенко С.П.* Возрастные морфологические изменения щитовидной железы крупного рогатого скота // Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2010. Т. 201. С. 352–356.
- Хмельницкий О.К., Ступина А.С.* Функциональная морфология эндокринной системы при атеросклерозе и старении. Л.: Медицина, 1989. 248 с.
- Чумаченко П.А.* Щитовидная железа: морфометрический анализ // Фундаментальные исследования. 2009. № 5. С. 136–141.

Structural–Functional Condition of the Thyroid Gland of Red Deer at Different Stages of Postnatal Ontogenesis

N. D. Ovcharenko^a, O. E. Vlasova^b, and O. G. Gribanova^b

^aAltai State University, Barnaul, 656049 Russia

^bAltai State Agrarian University, Barnaul, 656049 Russia

e-mail: gri-o-g@mail.ru

Received April 5, 2016; in final form, May 4, 2016

The histological structure and morphometric and some histochemical indices of thyroid gland of maral as a subspecies of red deer at the postnatal stage of ontogenesis were studied. It was established that the gland was structurally formed by the time of the birth. C-cells are detected at 6 months of age. With age, the ratio of follicles of different sizes changed: smaller forms predominate in newborns and those 6 months old, medium and large predominate in adults and in old deer. Histological, morphometric, and histochemical data indicate to activation of the thyroid gland in the period of intensive growth for up to 6 months and a gradual decrease in activity over the next years of life. During aging, along with an increase in stromal elements, large follicles with colloid are stretched and resorption processes in the follicles are reduced.

Keywords: red deer, thyroid gland, histological indices, morphometric parameters, postnatal ontogenesis, the formation of structure, age changes