

DOI: 10.18499/2225-7357-2020-9-2-76-83



УДК 591.4+591.8+611.4

03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология

© В. Я. Юрчинский, 2020

К вопросу о жировом перерождении тимуса у позвоночных животных и человека

В. Я. Юрчинский*

ФГБОУ ВО «Смоленский государственный университет», Смоленск, Россия

ФГБОУ ВО «Смоленский государственный медицинский университет» Минздрава России, Смоленск, Россия

Цель исследования заключалась в сравнительной оценке характеристик жирового перерождения тимуса у человека и у позвоночных животных, обитающих в естественной и антропогенной среде.

Материал и методы. С использованием методов световой микроскопии проведено сравнительное морфологическое исследование тимуса у половозрелых представителей человека и позвоночных животных, относящихся к четырем классам: Земноводные (*Amphibia*), Пресмыкающиеся (*Reptilia*), Птицы (*Aves*), Млекопитающие (*Mammalia*).

Результаты исследования свидетельствуют об отсутствии жирового перерождения тимуса у подавляющего большинства животных, обитающих в природной среде. Лишь у ежа белогрудого в силу специфических особенностей биологии в тимусе появляется незначительное количество жировой ткани ($0,38 \pm 0,041\%$) в области междольковых септ. Жирового замещения лимфоидной ткани тимуса у ежа не происходит, поскольку жировые клетки остаются отделенными от лимфоцитов и ретикуло-эпителиальной стромы соединительнотканью волокон междольковых септ. У позвоночных животных, находящихся в условиях виварного содержания, а также у человека, выраженность жирового перерождения увеличивается в десятки раз вследствие воздействия гиподинамии. Обнаружено, что во втором периоде зрелости площадь, занимаемая жировой тканью, в тимусе половозрелой норки американской достигает $3,07 \pm 0,68\%$, у беспородной крысы – $28,4 \pm 4,1\%$ и у человека – $39,15 \pm 6,65\%$. Ранние сроки начала жирового перерождения и наибольшая выраженность данного явления в тимусе человека связаны не только с влиянием гипокинезии и избыточным поступлением калорий, но и обусловлены комплексом других неблагоприятных воздействий, которые в изобилии встречаются в антропогенной среде.

Заключение. Таким образом, жировое перерождение не является обязательным следствием возрастной инволюции лимфоидной системы, а скорее всего, возникает в результате влияния специфических условий существования.

Ключевые слова: тимус, жировое перерождение, позвоночные животные, сравнительная морфология.

Thymic Fatty Degeneration in the Vertebrate Animals and Humans

© V. Ya. Yurchinskii*, 2020

Smolensk State University, Smolensk, Russia

Smolensk State Medical University, Smolensk, Russia

The aim of the study was to compare features of fatty degeneration of the thymus in humans and vertebrate animals living in the natural and anthropogenic environment.

Material and methods. This was a comparative morphological study. For the first time, the methods of light microscopy were applied to compare the thymus in humans and vertebrates belonging to four classes: Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia.

The results of the study evidence the absence of fatty degeneration of the thymus in the vast majority of animals living in the natural environment. Owing to the specific features of biology, an insignificant amount of adipose tissue ($0.38 \pm 0.041\%$) in the area of interlobular septa appears only in the thymus of a white-breasted hedgehog. There is no fat replacement of the lymphoid tissue of the thymus in the hedgehog, since fat cells remain separated from the lymphocytes and reticulo-epithelial stroma by the connective tissue fibers of the interlobular septa. In vertebrates under vivar conditions, as well as in humans, the severity of fatty degeneration increases tenfold due to the effects of physical inactivity. It was found that in the second period of maturity, the area occupied by the adipose tissue in the thymus of mature American mink reaches $3.07 \pm 0.68\%$, in an outbred rat – $28.4 \pm 4.1\%$ and in humans – $39.15 \pm 6.65\%$. The early terms of the onset of fatty degeneration and the greatest severity of this phenomenon in the thymus of a human are associated not only with the influence of hypokinesia and excessive intake of calories, but also due to a complex of other adverse effects that are found in abundance in an anthropogenic environment.

Conclusion. Thus, fatty degeneration is not an obligate effect of age-related involution of the lymphoid system, but most likely results from the influence of specific conditions of existence.

Key words: thymus, fatty degeneration, vertebrate animals, comparative morphology.

***Автор для переписки:**

Юрчинский Владислав Янович
 Смоленский государственный университет, ул. Пржевальского, 4, Смоленск, 214000, Российская Федерация

***Corresponding author:**

Vladislav Yurchinskiy
 Smolensk State University, ul. Przheval'skogo, 4, Smolensk, 214000, Russian Federation

E-mail: zool72@mail.ru

Введение

Вопросы, связанные с расшифровкой причин и механизмов возрастной инволюции тимуса, всегда вызывали повышенный интерес, что связано с той ролью, которую тимус как центральный лимфоидный орган выполняет в иммунной и эндокринной системах [13, 16]. Одним из главных процессов, сопровождающих возрастную инволюцию тимуса, является его жировое перерождение, механизмы которого еще недостаточно изучены [12, 17]. Актуальность этого явления связана с тем, что жировая ткань в стареющем тимусе замещает ретикуло-эпителиальные клетки и лимфоидную ткань, тем самым страдает эндокринная функция тимуса и ослабевают процессы формирования иммунокомпетентных Т-лимфоцитов [2, 12, 19].

На данный момент жировое перерождение тимуса обнаружено у человека, а также животных лабораторного и сельскохозяйственного назначения [2, 5, 7, 19]. Однако тимус очень чувствителен к условиям среды, в которых оказывается организм [10, 13]. Все вышеперечисленные группы позвоночных связаны общностью антропогенных условий, способных провоцировать или ускорять ряд нежелательных явлений в органах лимфоидной системы. К таким изменениям можно отнести и жировое перерождение тимуса. В условиях естественной среды обитания, характеристики возрастной инволюции тимуса имеют различия. Подтвердить или опровергнуть подобное предположение можно только благодаря изучению особенностей возрастной инволюции тимуса животных, обитающих в среде, не затронутой антропогенными воздействиями. В научной литературе такие работы встречаются крайне редко, и характеристики возрастной инволюции тимуса животных, обитающих в природной среде, изучены недостаточно. Более того, предполагается, что жировое перерождение тимуса жестко генетически детерминировано и свойственно для всех без исключения позвоночных, не зависимо от среды их обитания.

Цель данного исследования заключалась в сравнительном изучении характеристик жирового перерождения тимуса человека и позвоночных животных, обитающих в естественной и антропогенной среде.

Материал и методы исследования

Исследование тимуса проводили на примере 16 видов позвоночных, относящихся к четырем наиболее распространенным классам. Класс Земноводные (*Amphibia*), вид Лягушка прудовая (*Rana esculenta*), n=36, вид Л. травяная (*R. temporaria*), n=28, вид Л. остромордая (*R. arvalis*), n=36. Класс Пресмыкающиеся (*Reptilia*), вид Ящерица прыткая (*Lacerta agilis*), n=36, Гадюка обыкновенная (*Vipera berus*), n=24, вид Уж обыкновенный (*Natrix natrix*), n=36. Класс Птицы (*Aves*), вид Голубь сизый (*Columba livia*), n=36, вид Мухоловка серая (*Muscicapa striata*), n=16. Класс Млекопитающие (*Mammalia*), вид Бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*), n=36, Б. средняя (*S. caecutiens*), n=24, Еж белогрудый (*Erinaceus concolor*), n=16, Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), n=46, Мышь лесная (*Apodemus sylvaticus*), n=32, Крыса лабораторная (*Rattus norvegicus*), n=16, Норка американская (*Mustela vison*), n=16, Человек разумный (*Homo sapiens sapiens*), n=65.

Исследовали особей II периода зрелого возраста. Возраст человека определяли согласно классификации, принятой на 7-й Всесоюзной конференции по возрастной морфологии, физиологии и биохимии в 1965 году. Возраст животных определяли по общепринятым методикам [3]. Исследовали животных следующих возрастов: земноводных и пресмыкающихся 3–6 лет, птиц 5–6 лет, насекомоядных млекопитающих, семейства землеройковые 1–1.5 лет и семейства ежовые 3–4 лет, грызунов 1–1.5 лет. Учитывая тот факт, что в период зимнего анабиоза у животных наблюдается сезонная инволюция тимуса, сбор материала проводили в летний период на территории Смоленской области, в экосистемах, не нарушенных антропогенным воздействием. Тимус половозрелого человека изымали у трупов людей в возрасте от 36 до 55 лет. Для исследования тимуса человека использовали материал, набранный на базе Смоленского областного института патологии. Секционный материал отбирали по анамнезу, исключая причины смерти, которые могли бы повлиять или резко изменить структуру тимуса. Набор материала норки американской осуществляли на базе «ООО Гагаринский звероплемхоз Центра Союза», г. Гагарин, Смоленская область. Набор материала крысы осуществляли на базе вивария при Смоленском государственном медицинском университете (ФГБОУ ВО СГМУ, г. Смоленск).

Всего изучено 269 препаратов тимуса от половозрелых позвоночных обоих полов. Эвтаназию животных осуществляли передозировкой эфирным наркозом (ЗАО «Вектон») в соответствии с правилами, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от

2.04.1980 г. № 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13.09.1984 г. № 22, а также «Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в научных целях» (г. Страсбург, 1986). На проведение исследования получено разрешение локального этического комитета ФГБОУ ВО «Смоленский государственный медицинский университет министерства здравоохранения России», протокол № 5, от 18.05.2010 г.

Тимус, изъятый сразу после эвтаназии, взвешивали и измеряли. Доли тимуса фиксировали 10% нейтральным формалином, обезвоживали 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. Съемку препаратов проводили с использованием системы визуализации Sony Tour Cam 5.1. («Tourtek», Китай), установленной на микроскопе Микромед-3 Professional («Микромед», Китай). Морфометрические исследования проводили на цифровых фотографиях препаратов тимуса с помощью лицензионной компьютерной программы TourView (TourTek, Китай). Измеряли общую площадь гистологического препарата тимуса (ув. 20). В процессе тотального изучения всей площади препарата (ув. 120) измеряли и определяли (в %) общую площадь, занимаемую на срезе тимуса жировой тканью. Также определяли характер локализации жировой ткани в долях тимуса. Результаты обрабатывали статистически с вычислением среднего арифметического, стандартной ошибки среднего. Анализ формы распределения признаков осуществляли с использованием критерия Шапиро–Уилка. Значимость различий оценивали методами параметрической статистики (t-критерий Стьюдента).

Результаты и их обсуждение

У всех наземных позвоночных тимус хорошо развит, имеет дольчатую структуру, выполняет схожие функции и является железой бронхогенного происхождения [5, 9]. Однако в зависимости от систематической принадлежности его закладка происходит за счет энтодермальной выстилки различных глоточных карманов. У бесхвостых земноводных тимус развивается главным образом за счет 2-й пары жаберных мешков, у рептилий (лацертиды) и птиц в этом процессе принимает участие эпителий 2–3-го жаберных карманов, тогда как у млекопитающих в зависимости от систематической принадлежности формирование тимуса происходит на основе 2–4-го жаберных карманов [6, 8]. Топография тимуса у представителей различных отрядов, относящихся к типу Хордовые, отличается в зна-

чительной степени. По мере совершенствования уровня организации наземных позвоночных тимус из мест своей эмбриональной закладки в области головы смещается в каудальном направлении, сначала в область шеи, а затем локализуется в переднем средостении. У изученных видов земноводных тимус состоит из двух долей овально-уплощенной формы, расположенных в каудальной части головы. Доли тимуса залегают позади барабанной перепонки, медиальнее элементов челюстной дуги (квадратного хряща и квадратно-скуловой кости). Каждая доля находится между кукушечной мышцей и мышцей опускающей нижнюю челюсть [1, 15]. Тимус у ящериц состоит из двух долей (тяжей) овальной формы, расположенных в области шейного отдела тела на уровне 3–7-го шейных позвонков. Доли тимуса залегают глубже поверхностной группы мышц шеи. В условиях естественной топонимии как правая, так и левая доля залегают над лопаточно-подъязычной и грудино-подъязычной мышцами и под прямыми мышцами головы и шеи, а также мышцей поднимателем лопатки [1]. Доли тимуса у змей веретеновидной формы, расположены в непосредственной близости от сердца по бокам от трахеи и плотно прилегают к вентромедиальной поверхности передних полых вен. Каудально доли тимуса прилегают к правому и левому предсердиям. Тимус птиц располагается подкожно в области шеи и представлен 6–8 овальными уплощенными долями, залегающими как справа, так и слева последовательно (четкообразно) в виде цепочки вдоль яремных вен [4, 7, 14]. Доли тимуса млекопитающих залегают в области переднего средостения. Передняя поверхность долей тимуса прилегает к грудине, задняя – к плечеголовным венам и предсердиям. У некоторых групп млекопитающих встречаются шейные доли тимуса [2, 5].

Жировое перерождение тимуса не является характеристикой, свойственной всем позвоночным. Согласно полученным результатам, в тимусе позвоночных животных, изъятых из их естественной среды обитания, во втором периоде зрелости отмечаются все изменения, характерные для возрастной инволюции тимуса: уменьшение показателей корково-мозгового и митотического индексов, увеличение доли соединительной ткани, снижение количества тимоцитов [2, 9]. Однако, в тимусе половозрелых позвоночных животных, обитающих в природной среде, не обнаружено следов жирового перерождения (рис. 1).

Среди всех изученных нами представителей, в процессе возрастной инволюции накопление жировой ткани в тимусе наблюдается только у четырех видов: ежа белогрудого, норки американской, крысы и человека (рис. 2, А–Г). Изучение тканевой структуры тимуса

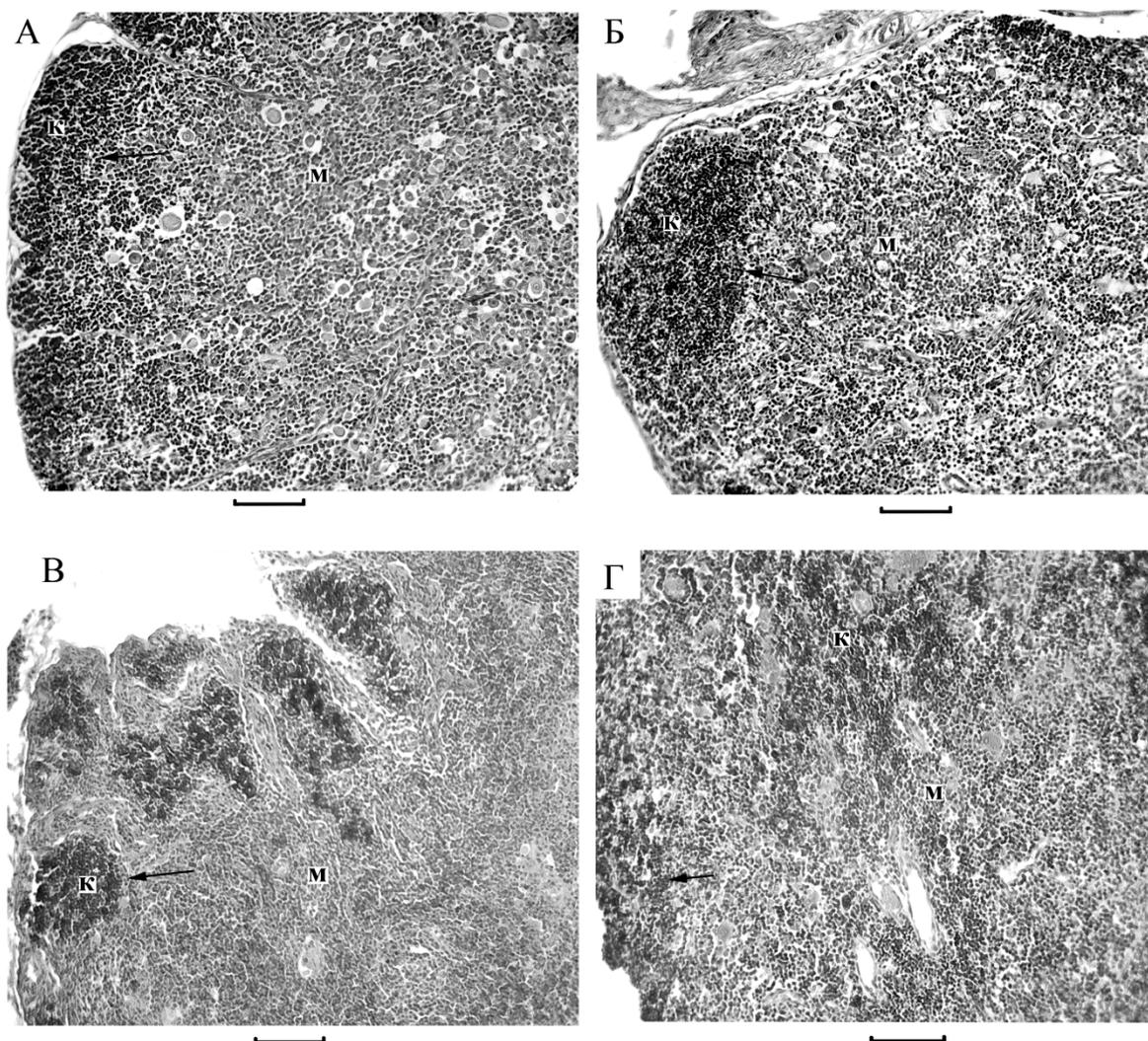


Рис. 1. Тимус половозрелых позвоночных, обитающих в природной среде. Обозначения: А – Лягушка травяная (*Rana temporaria*), Б – Уж обыкновенный (*Natrix natrix*), В – Голубь сизый (*Columba livia*), Г – Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*); к – корковое вещество тимуса, м – мозговое вещество тимуса, стрелкой показана корково-мозговая граница. Окраска гематоксилином и эозином. Масштабный отрезок – 100 мкм.

Таблица 1

Анализ характера распределения признаков по показателю относительной площади жировой ткани тимуса позвоночных (по Shapiro–Wilk)

	Еж белогрудый	Норка американская	Крыса серая	Человек
<i>p</i>	0.2	0.2	0.2	0.09

половозрелых представителей этих видов показало, что относительная доля (в %) жировой ткани в зависимости от видовой принадлежности может изменяться весьма значительно.

Площадь, занимаемая жировой тканью на гистологических препаратах тимуса ежа белогрудого минимальна – $0.38 \pm 0.041\%$, у половозрелой норки американской данный показатель многократно возрастает, достигая $3.07 \pm 0.68\%$. Максимальными масштабами жирового перерождения тимуса отличаются лабораторная крыса и человек. У половозрелой крысы относительная доля жировой ткани в тимусе превышает таковую у норки американской в 9 раз и составляет $28.4 \pm 4.1\%$

(рис. 2 Г). В тимусе половозрелого человека концентрация жировой ткани достигает $39.15 \pm 6.65\%$, что выше аналогичного показателя тимуса крысы ($p \leq 0.05$).

Статистический анализ показал, что распределение признаков изучаемых выборок по показателям относительной площади жировой ткани на гистологическом срезе не отличается от нормального (при $p \leq 0.05$), поскольку эмпирические уровни значимости по всем критериям превышают значение критической величины (табл. 1). Применение *t*-критерия Стьюдента свидетельствует о существовании значимых различий между сравниваемыми выборками.

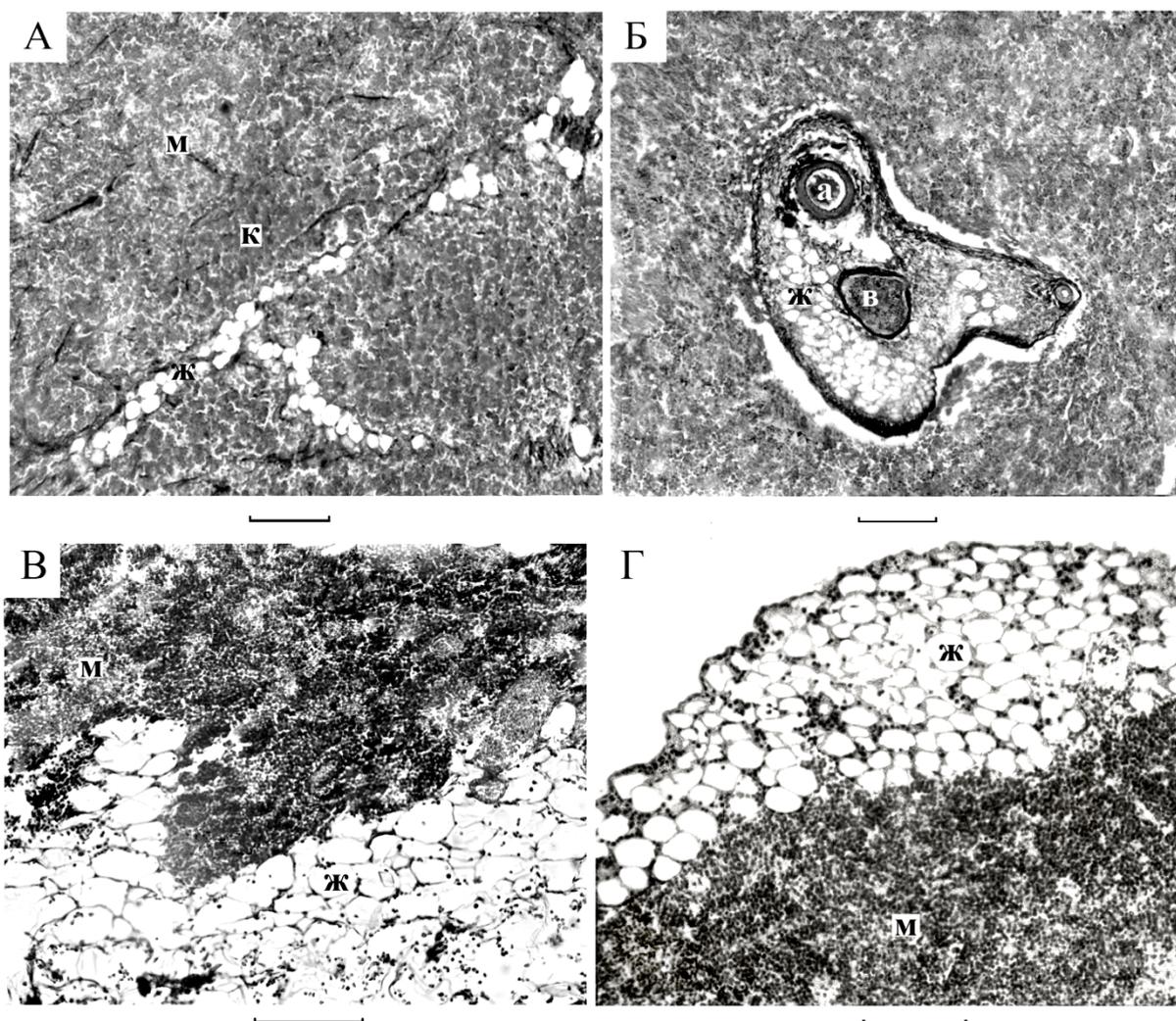


Рис. 2. Локализация жировой ткани в тимусе половозрелых млекопитающих. Обозначения: А, Б – Еж белогрудый (*Erinaceus euroraеus*), В – Норка американская (*Mustela vison*), Г – Крыса лабораторная, беспородная (*Rattus norvegicus*); ж – жировая ткань, к – корковое вещество тимуса, м – мозговое вещество тимуса, а – артерия, в – вена. Окраска: А, Б – альдегид-фуксином и смесью Нальми по Габу-Дыбану, В, Г – пикрофуксином по Ван-Гизону. Масштабный отрезок – 100 мкм.

В тимусе позвоночных животных обнаружены различия в локализации жировых клеток. В тимусе половозрелых особей ежа жировая ткань залегает в виде небольших скоплений, располагающихся между волокнами соединительнотканых междольковых перегородок. Жировая ткань отделена от ретикуло-эпителиальных и лимфоидных клеток, составляющих морфофункциональную основу долек органа (рис. 2 А). Локальные скопления жировой ткани в тимусе ежа белогрудого также обнаружены в области крупных кровеносных сосудов (рис. 2 Б). У ежа белогрудого на стадии второй зрелости не наблюдается замещения лимфоидных клеток и ретикуло-эпителиальной стромы жировыми клетками. У норки американской жировая ткань развивается в подкапсульной зоне тимуса, распространяясь в более глубокие слои коркового и даже мозгового вещества, что является следствием замещения функционально активной лимфоидной ткани тимуса жировой (рис. 2 В).

Более значительное жировое замещение лимфоидной ткани наблюдается в тимусе крысы лабораторной, где жировая ткань распространяется внутри дольки в виде сплошных, значительных по площади полей, занимающих как корковое, так и мозговое вещество (рис. 2 Г). У половозрелого человека масштабы жирового перерождения тимуса оказываются максимальными среди всех позвоночных. В тимусе человека жировая ткань из междольковых пространств внедряется в область соединительнотканых трабекул, затем распространяясь в области корково-мозговой границы, захватывает всю толщу органа, местами оставляя лишь отдельные изолированные островки лимфоидной ткани [2].

У позвоночных животных, обитающих в природной среде, возрастное изменение морфологических характеристик тимуса, в сравнении с животными лабораторного и сельскохозяйственного назначения, сопровождается уменьшением размеров его долей (рис. 3).

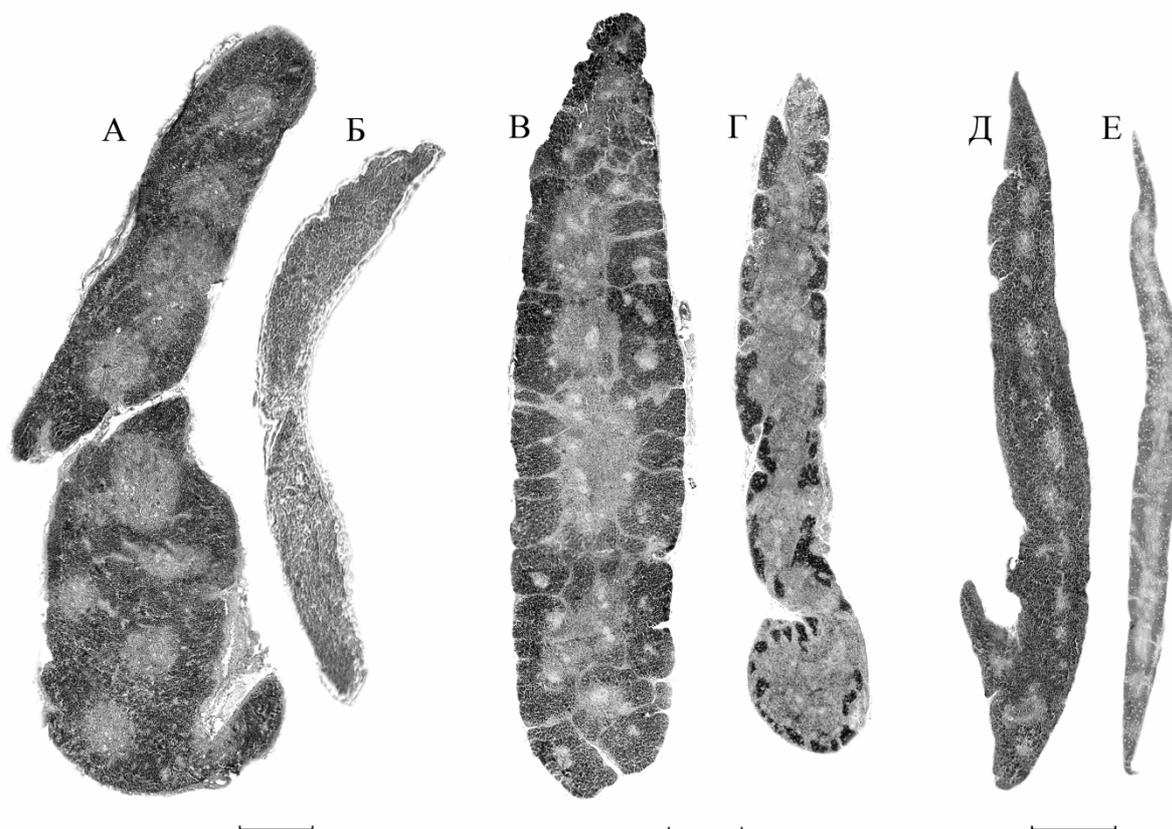


Рис. 3. Размеры тимуса неполовозрелых (нп) и половозрелых (пл) позвоночных, обитающих в природной среде. Обозначения: А – Уж обыкновенный (нп), Б – Гадюка обыкновенная (пл), В – Голубь сизый (нп), Г – Голубь сизый (пл), Д – Рыжая полевка (нп), Е – Рыжая полевка (пл). Окраска гематоксилином и эозином. Масштабный отрезок – 500 мкм.

Такое уменьшение размеров долей тимуса имеет место у позвоночных, находящихся на разных уровнях организации, обладающих отличающимися характеристиками биологии, и наблюдается на фоне отсутствия жирового перерождения. Уменьшение габаритов и массы долей тимуса характерно для змей (рис. 3 А, Б), птиц (рис. 3 В, Г) и грызунов (рис. 3 Д, Е). Например, у змей в некоторых случаях особенно заметно уменьшаются толщина и ширина долей тимуса (в 2 и более раза). У птиц и мелких грызунов уменьшение толщины и ширины долей оказывается практически двукратным (в 1.8–1.9 раза) ($p \leq 0.05$). При этом такой габаритный показатель, как длина долей тимуса в процессе возрастной инволюции изменяется незначительно (рис. 3).

Заключение

Анализ полученных результатов свидетельствует о том, что жировое перерождение не является прямым следствием инволюции лимфоидной системы, а, скорее всего, возникает в результате влияния специфических условий среды [19]. В природной среде в процессе адаптации вида к обитанию в характерной только для него экологической нише, складываются оптимальные условия для ре-

гуляции иммунологического гомеостаза, что исключает жиронакопление в тимусе. При этом на фоне уменьшения количества предшественников лимфоцитов, поступающих в орган из красного костного мозга, происходит заметное уменьшение размеров долей тимуса. Однако, благодаря многообразию адаптивных стратегий позвоночных, возникают исключения из этого правила, что можно наблюдать на примере ежа белогрудого, который благодаря развитию эффективной защиты существенно снизил уровень подвижности. Данные изменения укладываются в рамки биологической нормы этого вида и не сопровождаются нарушениями обмена веществ или гормональными сдвигами. По этой причине в тимусе у ежа белогрудого на стадии второй зрелости не наблюдается замещения лимфоидных клеток жировыми, и, судя по всему, сохраняются все показатели иммунного гомеостаза. Жировое перерождение тимуса и других желез бранхиогенной группы, наблюдаемое в условиях клеточного содержания, является следствием гипокинезии и избытка поступающих с пищей калорий, что влияет на характеристики иммунологического гомеостаза, связано с гормональными перестройками и приводит к ослаблению функций лимфоидной системы [11, 12, 18, 19]. Ранние сроки начала жирового перерождения и максималь-

ные масштабы данного явления в тимусе человека связаны не только с влиянием гипоксии, но и вызваны комплексом других неблагоприятных воздействий, которые в избытке встречаются в антропогенной среде [10, 19].

Таким образом, жировое перерождение возникает по причине нарушения иммунологического гомеостаза в условиях воздействия специфических неблагоприятных факторов среды [11]. Несмотря на то, что масштабы жирового перерождения видоспецифичны, можно предположить, что жировое перерождение в большей степени является следствием акцидентальной инволюции.

Работа поддержана грантом РФФИ 11-04-97530 р-центр-а

Благодарности

Автор статьи выражает благодарность д.б.н., профессору *Ерофеевой Людмиле Михайловне* за консультативную помощь по тематике научной работы.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

1. *Грушко М.Н.* Морфофизиологические особенности строения тимуса озерной лягушки (*Rana ridibunda*) и прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*). Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009;3:29–33 [Grushko MP. Morphophysiology features of a structure thymus a lake frog (*Rana ridibunda*) and the nimble lizard (*Lacerta agilis*). 2009;3:29–33 RUDN Journal of Ecology and Life Safety] (in Russian).
2. *Ерофеева Л.М.* Строение и цитоархитектоника тимуса человека в подростковом и юношеском возрастных периодах. Морфология. 2002;122(6):37–40 [Erofeeva L.M. Stroenie i tsitoarkhitektonika timusa cheloveka v podrostkovom i yunosheskom vozrastnykh periodakh. Morfologiya. 2002;122(6):37–40] (in Russian).
3. *Клевезаль Г.А.* Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.; 2007 [Klevezal' G.A. Printsipy i metody opredeleniya vozrasta mlekopitayushchikh. Moscow; 2007] (in Russian).
4. *Костина Е.Е.* Строение центральных органов иммунной системы кур. Ветеринарная патология. 2012;39(1):110–2 [Kostina E.E. Stroenie tsentral'nykh organov immunnoi sistemy kur. Veterinary Pathology. 2012;39(1):110–2] (in Russian).
5. *Решетников И.С.* Тимус северного оленя: Морфофункциональное развитие, влияние экологических факторов, биопрепараты. М.; 2002 [Reshetnikov I.S. Timus severnogo olenya: Morfofunktsional'noe razvitie, vliyanie ekologicheskikh faktorov, biopreparaty. Moscow; 2002] (in Russian).
6. *Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных. Пер. с англ. М.; 1992;2 [Romer A, Parsons T. Anatomiya pozvonochnykh. Per. s angl. Moscow; 1992;2] (in Russian).
7. *Субботин А.М., Федотов Д.Н., Орда М.С.* Закономерности возрастной структурной перестройки тимуса перепелов, содержащихся на промышленной основе. Ученые записки УО ВГАВМ. 2012;48(2):171–3 [Subbotin AM, Fedotov DN, Orda MS. Zakonomernosti vozrastnoi strukturnoi perestroiki timusa perepelov, soderzhashchikhsya na promyshlennoi osnove. Uchenye zapiski UO VGAVM. 2012;48(2):171–3] (in Russian).
8. *Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.; 1947 [Shmal'gauzen II. Osnovy sravnitel'noi anatomii pozvonochnykh zhivotnykh. Moscow; 1947] (in Russian).
9. *Юрчинский В.Я., Ерофеева Л.М.* Роль лимфоидного компонента в формировании ключевых макро- и микроморфологических характеристик тимуса позвоночных животных и человека. Иммунология. 2014;3:134–8 [Yurchinskiy VY, Erofeeva LM. The role of lymphoid component in forming the main macro-morphological parameters of thymus of vertebral animals and human. Immunology. 2014;3:134–8] (in Russian).
10. *Araki T, Nishino M, Gao W, Dupuis J, Hunninghake GM, Murakami T, et al.* Normal thymus in adults: appearance on CT and associations with age, sex, BMI and smoking. European Radiology. 2015 Apr 30;26(1):15–24. doi: 10.1007/s00330-015-3796-y
11. *Dixit VD.* Impact of immune-metabolic interactions on age-related thymic demise and T cell senescence. Seminars in Immunology. 2012 Oct;24(5):321–30. doi: 10.1016/j.smim.2012.04.002
12. *Dixit VD.* Thymic Fatness and Approaches to Enhance Thymopoietic Fitness in Aging. Current opinion in immunology [Internet]. 2010 Aug 1;22(4):521–8. doi: 10.1016/j.coi.2010.06.010
13. *Dooley J, Liston A.* Molecular control over thymic involution: From cytokines and microRNA to aging and adipose tissue. European Journal of Immunology. 2012 Apr 26;42(5):1073–9. doi: 10.1002/eji.201142305
14. *Khalil M, Khan ZL, Khalil O.* A prospective study of prenatal and postnatal development of thymus of Deshi chicken. Mymensinyh Med J. 2003 Jan;12(1):20–4.
15. *Lee Y-H, Williams A, Hong C-S, You Y, Senoo M, Saint-Jeannet J-P.* Early development of the thymus in *Xenopus laevis*. Developmental Dynamics [Internet]. 2012 Dec 5 [cited 2019 Sep 5];242(2):164–78. doi: 10.1002/dvdy.23905
16. *Lynch HE, Goldberg GL, Chidgey A, Van den Brink MRM, Boyd R, Sempowski GD.* Thymic involution and immune reconstitution. Trends in Immunology. 2009 Jul;30(7):366–73. doi: 10.1016/j.it.2009.04.003
17. *Tan J, Wang Y, Wang S, Zhang N, Wu S, Yuan Z, et al.* Untargeted metabolomics analysis of adipogenic transformation in OP9-DL1 cells using liquid chromatography-mass spectrometry: Implications for thymic adipogenesis. Cell Biology International. 2017 Feb 21;41(4):447–56. doi: 10.1002/cbin.10740

18. Tilg H, Moschen AR. Adipocytokines: mediators linking adipose tissue, inflammation and immunity. Nature Reviews Immunology [Internet]. 2006 Sep 22 [cited 2019 Nov 19];6(10):772–83. doi: 10.1038/nri1937
19. Yang H, Youm Y-H, Vandanmagsar B, Rood J, Kumar KG, Butler AA, et al. Obesity accelerates thymic aging. Blood. 2009 Oct 29;114(18):3803–12.. doi: 10.1182/blood-2009-03-213595
-

Поступила в редакцию 10.11.2019
Принята в печать 2.06.2020

Received 10.11.2019
Accepted 2.06.2020

Для цитирования: Юрчинский В.Я. К вопросу о жировом перерождении тимуса у позвоночных животных и человека. Журнал анатомии и гистопатологии. 2020; 9(2): 76–83. doi: 10.18499/2225-7357-2020-9-2-76-83

For citation: Yurchinskii V.Ya. Thymic fatty degeneration in the vertebrate animals and humans. Journal of Anatomy and Histopathology. 2020; 9(2): 76–83. doi: 10.18499/2225-7357-2020-9-2-76-83
