

УДК 591.446:591.438-936.3

PANCREAS ASELLI, ЦЕНТРАЛЬНОЕ ЖИРОВОЕ ВКЛЮЧЕНИЕ ИЛИ БОЛЬШОЙ БРЫЖЕЕЧНЫЙ ЛИМФАТИЧЕСКИЙ УЗЕЛ ЗЕМЛЕРОЕК (SORICIDAE, EULIPOTYPHILA)

© 2024 г. Ю. А. Давыдова^{а, *}, Д. В. Нестеркова^а, Л. И. Дроздова^б

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия

^бУральский государственный аграрный университет, Екатеринбург, 620075 Россия

*e-mail: davydova@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 26.03.2024 г.

После доработки 11.06.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

Представлен обзор исследований большого брыжеечного лимфатического узла (ББЛУ) землероек (Soricidae, Eulipotyphla) — органа, значение которого долгое время было предметом дискуссии. Одни исследователи из-за высокой изменчивости массы и размеров приписывали ему метаболические или даже запасающие функции, другие — считали его аналогом фабрициевой сумки птиц, ответственной за иммунитет. Мы проследили изменение взглядов на роль этого органа в лимфатической и иммунной системах и оценили перспективность его дальнейшего изучения.

Ключевые слова: лимфатические узлы, брыжейка, nodus lymphaticus mesentericus magnus

DOI: 10.31857/S0044513424080071, **EDN:** twfuev

Исследователи давно обратили внимание на большой железоподобный орган в брюшной полости землероек (Soricidae, Eulipotyphla) (Holmes, 1964, 1965; Межжерин, Мельникова, 1966; Окулова, 1970; Twigg, Hughes, 1970). Орган имел овальную форму и был покрыт тонкой оболочкой с хорошо выраженными кровеносными сосудами. Ткань органа представляла собой прозрачную массу, похожую по консистенции на ткани тимуса. Больше всего исследователей поражали масса и размеры органа, сопоставимые с массой и размерами почки (например, у обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) средняя масса органа составляла 52.6 мг, а средняя масса почки — 54.8 мг; цит. по: Tshiperson, 1997)).

Впервые этот орган у землероек подробно описал в 1964–1965 гг. английский анатом R.L. Holmes. Результаты детального макро- и микроморфологического исследования не оставляли сомнений, что этот орган — брыжеечный лимфатический узел, часть лимфатической системы. Однако дальнейшая история изучения особенностей строения и функций органа была не простой. Некоторые авторы отводили ему роль резерва питательных веществ и долгое время именовали “центральным внутриполостным жировым включением” (Межжерин, Мельникова, 1966; Ивантер, 1974; Ивантер и др., 1985). Только в 1997 г. Tshiperson, выполнив цитологический анализ большого брыжеечного

узла, “вернул” в литературу представление об этом органе как лимфатическом (Tshiperson, 1997).

В настоящей работе представлен обзор исследований, посвященных большому брыжеечному лимфатическому узлу землероек. Обзор позволил проследить изменение взглядов на роль этого органа сначала в лимфатической, а затем в иммунной системах и оценить перспективность его дальнейшего изучения. Необходимость проведения такого анализа была продиктована и тем, что среди териологов до сих пор встречается заблуждение относительно функции этого органа.

При описании большого брыжеечного лимфатического узла землероек авторы использовали различные термины — большая брыжеечная железа и большое лимфоидное тело, центральное внутриполостное жировое включение и жировое тело, и др. Наиболее часто использовали историческое название брыжеечных лимфатических узлов — “Pancreas Aselli” (Азеллиев орган, или поджелудочная железа Азелли), которое они получили в честь первооткрывателя лимфатической системы и которое распространилось на большой брыжеечный лимфатический узел. Поскольку общепринятого обозначения этого органа в настоящее время нет, мы будем называть его “большой брыжеечный лимфатический узел” (сокращенно ББЛУ). Вместе с тем мы сохранили в обзоре терминологию,

которую авторы использовали в своих исследованиях. Для удобства читателя мы также привели краткие сведения о строении лимфатических узлов млекопитающих.

Лимфатические узлы — часть лимфатической системы млекопитающих

Лимфатическая система млекопитающих состоит из специализированных сосудов и органов и отвечает за множество функций в организме. От кровеносной системы лимфатическую систему (которую считают ее частью) отличает наличие лимфатических узлов. Эти узлы выполняют следующие функции: барьерно-фильтрационную (задерживают бактерии и чужеродные частицы), гемопоэтическую (принимают участие в образовании лимфоцитов) и иммуноцитопоэтическую (образуют плазматические клетки, вырабатывающие антитела). Узлы располагаются по ходу лимфатических и кровеносных сосудов (чаще возле крупных вен) и, сокращаясь, способствуют продвижению лимфы.

Размеры и количество лимфатических узлов у разных видов млекопитающих различаются, например у человека длина лимфатического узла может достигать 50 мм, а у домашней лошади — 5 см. При этом у человека насчитывают до 500–600 лимфатических узлов, у домашней лошади — до 8000 (Жеденов, 1958). Лимфатические узлы могут образовывать группы (или пакеты). Группы могут состоять как из 2–3, так и из 10–20 узлов (Кутырев и др., 2011). Жеденов (1958) предположил, что пакеты (у домашней лошади пакет может включать до 40 лимфатических узлов) аналогичны единичным узлам у других видов. Форма лимфатических узлов млекопитающих может быть разнообразной. Кроме обычной бобовидной или округлой формы, встречаются узлы лентовидной, сегментарной формы, которые рассматривают как результат слияния более мелких узлов (Анатомия человека, 1993).

Макро- и микроморфологическое строение лимфатического узла млекопитающих также хорошо известно (Руководство по гистологии, 2011). Узел обычно имеет выпуклую сторону, к которой подходят сосуды, приносящие лимфу, и вогнутую сторону — ворота, через которые в него проникают артерии и нервы и выходят выносящие лимфатические сосуды. Узел покрыт капсулой, образованной соединительной тканью и гладкими мышечными волокнами, благодаря которым он может сокращаться. От капсулы вглубь узла направляются трабекулы, образующие строма. Строма, в свою очередь, образована ретикулярной соединительной тканью, в составе которой присутствуют фагоцитирующие клетки — макрофаги.

В лимфатическом узле выделяют корковое (ближе к капсуле) и мозговое вещество. В корковом

веществе располагаются фолликулы. В герминативном центре фолликула (бурсазависимая зона) и в паракортикальной зоне (тимусзависимая зона) происходят антигензависимая пролиферация и дифференцировка В- и Т-лимфоцитов. В мозговом веществе скопления лимфоидной ткани представлены мозговыми тяжами, в которые мигрируют В-лимфоциты из коркового вещества. Здесь В-лимфоциты дифференцируются окончательно в плазматические клетки, которые продуцируют антитела (иммуноглобулины). Чужеродные антигены, попадая вместе с лимфой в лимфатический узел, приводят к развитию иммунных реакций. В зависимости от типа антигенов эти реакции развиваются в бурса- или тимусзависимых зонах, что приводит к увеличению в них лимфоидных скоплений.

Существуют разные классификации лимфатических узлов у млекопитающих, в основе большинства из них лежит топографический принцип — отношение к областям тела, органам или крупным сосудам (Анатомия человека, 1993). Так, например, различают узлы аппарата движения — конечностей, головы и шеи (соматические) и узлы грудной и брюшной полости (висцеральные). В висцеральные узлы собирается лимфа от внутренних органов, о чем свидетельствует их название: трахеобронхиальные, брыжеечные и т.д.

Pancreas Aselli — историческое название брыжеечных лимфатических узлов

Брыжейка — анатомическое образование брюшины, с помощью которого кишечник крепится к задней стенке живота. Лимфатические узлы, расположенные в брыжейке, называют брыжеечными (*nodi lymphatici mesenterici*) и относят к висцеральным лимфатическим узлам брюшной полости (World Association of Veterinary Anatomists, 2017). Количество и расположение брыжеечных узлов у разных видов млекопитающих различается. Например, у собаки брыжеечные узлы сосредоточены у корня брыжейки (непосредственное место прикрепления тонкого кишечника), у домашней лошади — в ее краниальном отделе (Кутырев и др., 2011).

Брыжеечные, как и другие лимфатические узлы, могут образовывать дискретные (человек) или компактные (кролик) группы, или могут быть сгруппированы в один большой орган (некоторые хищные, ластоногие, а также кошки, собаки и др.). Например, у байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) брыжеечные лимфатические узлы сгруппированы в два длинных (~8 см) и плотных пакета, в которых они тесно прилегают друг к другу (Кутырев и др., 2011).

До сих пор плотное скопление брыжеечных узлов или один большой узел млекопитающих называют “Pancreas Aselli” (Bray et al., 2008; Крысанов и др., 2009). Свое название орган получил в честь

первооткрывателя лимфатической системы — итальянского анатома XVII в. Гаспаре Азелли. Он первым обнаружил, что лимфа (ее называли “белой кровью”) скапливается в брыжеечных лимфатических узлах и переносится по сосудам в печень (Этинген, 2003; Прокопьев, 2015).

Пример описания особо крупных брыжеечных узлов можно встретить в “Энциклопедическом словаре Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефрона” (1891): “у хищных и ластиногих животных ... часть брыжеечных желез сливается вместе и образует довольно крупное тело продолговатой формы, известное под *неправильным* (курсив наш) названием Азеллиева органа (Pancreas Aselli)” (табл. 1). Упоминание о крупных брыжеечных узлах у хищных животных, тюленей и дельфинов, образующих единый крупный дольчатый конгломерат — поджелудочную железу Азелли (pancreas Aselli), — также можно встретить в старых руководствах по анатомии (Жеденов, 1958).

В работах Yoffey (1931, 1936), посвященных исследованию лимфоидной ткани млекопитающих, упоминается большой брыжеечный узел у кошек и собак, образованный многочисленными лимфатическими сосудами. Автор отметил, что этот узел (или совокупность узлов) получил специальное название — “glandula mesenterica magna”, или “pancreas Asellii”, благодаря необыкновенно большим размерам (Yoffey, 1931, 1936). Yoffey подчеркивал функциональные, циркуляторные и даже метаболические различия между брыжеечными и небрыжеечными лимфатическими узлами (например,

паховыми или подмышечными). Он полагал, что лимфа, проходящая через брыжеечные узлы, несет продукты пищеварения, жиры и жироподобные вещества. Через небрыжеечные узлы лимфа транспортирует отходы продуктов обмена веществ.

При изучении цитологической реакции на эктомию лимфатических узлов у крысы и кролика Sanders и Florey (1940) обнаружили один большой брыжеечный узел у крысы и скопление брыжеечных желез (mesenteric mass of glands или pancreas Aselli) у кролика. Авторы показали, что при удалении pancreas Aselli количество лимфоцитов существенно снижается (Sanders, Florey, 1940). В другой экспериментальной работе, посвященной исследованию радиационных эффектов в лимфоидной ткани морских свинок (показано истощение лимфоидной ткани после гамма-облучения, а затем ее восстановление), среди лимфатических узлов также упоминается pancreas Aselli (или mesenteric lymph node) (Harris, 1958).

Cowan и Smith (1999), описывая лимфоидные органы бутылконового дельфина (*Tursiops truncatus*), отмечали, что брыжеечные лимфатические узлы представляют собой последовательность дискретных узлов, которые следуют за брыжеечной артерией на протяжении 25–30 см. Иногда эта структура может быть очень большой: у некоторых особей узлы образовывали конденсированную массу около 15 см в длину и 4 см в диаметре, в других случаях — кластер из 15–20 дискретных узлов. Авторы особо подчеркивали, что брыжеечные

Таблица 1. Варианты наименований брыжеечного лимфатического узла млекопитающих

Авторы	Наименование
Брокгауз и Ефрон (1891)	Pancreas Aselli, Азеллиев орган
Yoffey (1931)	Pancreas Aselli, glandula mesenterica magna
Sanders и Florey (1940)	Pancreas Aselli, mesenteric mass of glands
Жеденов (1958)	Pancreas Aselli, поджелудочная железа Азелли
Harris (1958)	Pancreas Aselli, mesenteric lymph node
Holmes (1964, 1965)	Large lymphoid organ, large abdominal lymphoid body (LB)
Межжерин и Мельникова (1966)	Центральное внутриполостное жировое включение (ЦЖВ)
Пучковский (1969)	Большой лимфоидный орган
Окулова (1970, 1996)	Pancreas Aselli (PA), большой лимфоидный орган (БЛО)
Pilleri и Arvy (1971)	Pseudopancreas
Ивантер и др. (1985)	Центральное внутриполостное жировое включение (ЦЖВ)
Tsiperson (1997)	Pancreas of Aselli, gland of Aselli, glandula mesenterica magna
Twigg и Hughes (1970)	“Pancreas of Aselli”, glandula mesenterica magna
Bray et al. (2008)	Pancreas of Aselli

узлы в микроскопическом плане более “мускульные” по сравнению с другими висцеральными лимфатическими узлами и предположили, что сокращение мышечных волокон, простирающихся в узел как часть трабекулы, способствует более активному движению лимфы. Однако историческое название узлов не удовлетворяло авторов: вместо неясного термина “псевдопанкреатические узлы” (*pseudopancreas*), предложенного ранее Pilleri и Arvy (1971), они поддержали идею Romano с соавт. (1993) использовать термины “брыжеечная лимфатическая масса”, или “брыжеечные лимфатические узлы” (*mesenteric lymphoid mass*, или *mesenteric lymph nodes*).

Таким образом, отношение к названию “*pancreas Aselli*” было разным. Одних авторов оно не удовлетворяло, и они предлагали именовать орган по-другому, других — вполне устраивало, и они относились к нему как исторически устоявшемуся, были и те, кто считали этот термин удачным.

В морфологии есть много примеров эпонимов (терминологических словосочетаний, в составе которых присутствует фамилия исследователя), когда структурам присваивались имена их первооткрывателей: пучки Гиса (W. His) и волокна Пуркинье (J. Purkinje) в сердце, островки Лангерганса (P. Langerhans) в поджелудочной железе, графовы пузырьки (R. De Graaf) в яичнике и др. (Денисов, Пивченко, 2012). Эпонимы отражают историю развития биологии и медицины и увековечивают имена ученых, внесших вклад в науку. Однако после утверждения медицинской анатомической номенклатуры (PNA, 1955 г.), а затем и ветеринарной (WAVA, 1967 г.) использование эпонимов в качестве официальных терминов не допускается (Международная ..., 2013; Kachlik et al., 2015; World Association of Veterinary Anatomists, 2017).

“*Pancreas Aselli*” у землероек — это брыжеечный лимфатический узел (*nodus lymphaticus mesentericus*), название которого могло бы включать прилагательное “большой” [*magnus*]. Такое добавление позволило бы “персонифицировать” этот узел, подчеркнуть его уникальность и морфологические особенности. Кроме того, это название не противоречило бы основным принципам анатомической номенклатуры (простота, точность, последовательность) и учитывало бы “дидактическую полезность” термина (Chmielewski, Strzelec, 2020).

Первые исследования ББЛУ землероек

Первооткрывателем ББЛУ землероек можно считать Holmes (1964, 1965). При вскрытии обыкновенной бурозубки он обнаружил в верхней части брюшной полости необычное “бледное тело” и предположил, что это лимфоидный орган (*large lymphoid organ*) с неизвестными пока функциями.

В литературе (в частности, у Ellenberger, Baum, 1894; Reighard, Jennings, 1957; цит. по: Holmes, 1965) Holmes встретил описание больших брыжеечных агрегаций (*pancreas Aselli*) у кошек и собак. Не найдя сведений об этом органе у землероек, он провел подробное исследование брюшных лимфоидных узлов (брыжеечных, паховых, большого брыжеечного и парааортального) у *S. araneus*. Для сравнения брыжеечные узлы были исследованы также у крысы и ежа (точные названия видов не приведены).

Holmes подробно описал анатомические, гистологические и даже ультраструктурные особенности лимфатических узлов *S. araneus* (включая возрастные морфологические изменения), указав при этом на разницу их архитектоники и клеточного состава. Сравнив паховые (периферические) узлы с брыжеечными (абдоминальными), Holmes не обнаружил в первых такого обилия плазматических клеток и таких морфологических особенностей мозгового вещества, как в узлах брюшной полости. По его мнению, лимфатические узлы брюшной полости могли быть связаны с иммунологическими функциями, поэтому он предложил подробно исследовать их на этот предмет. Кроме того, он считал необходимым оценить сходство брыжеечных лимфатических узлов с фабрициевой сумкой (*bursa fabricii*) — органом, ответственным за иммунитет у птиц (Holmes, 1965).

Следует упомянуть, что Holmes впервые обнаружил и дал краткую характеристику еще одному лимфоидному узлу в брюшной полости землероек — парааортальному (*para-aortic node*) (Holmes, 1965). Размер этого узла был намного меньше, чем размер ББЛУ. Парааортальный узел окружала тонкая капсула, а сам орган содержал те же типы клеток, что и ББЛУ, но их распределение было более разнообразным. Мелкие лимфоциты были сосредоточены в основном в медуллярной зоне, а плазматические и ретикулярные клетки — в кортексе. Но в некоторых случаях, наоборот, лимфоциты распространялись за пределы медуллярной зоны в поверхностные слои, а плазматические клетки занимали центральную зону.

Макро- и микроморфологические особенности ББЛУ землероек

Благодаря работе R.L. Holmes мы имеем исчерпывающее и до сих пор не устаревшее морфологическое описание ББЛУ землероек. Здесь приведем его в кратком виде.

Орган представляет собой яйцевидное образование белого цвета разной интенсивности и расположен в корне брыжейки позади пилорической части желудка (рис. 1). Его передняя часть (ростральный полюс) направлена к печени, каудальная — лежит

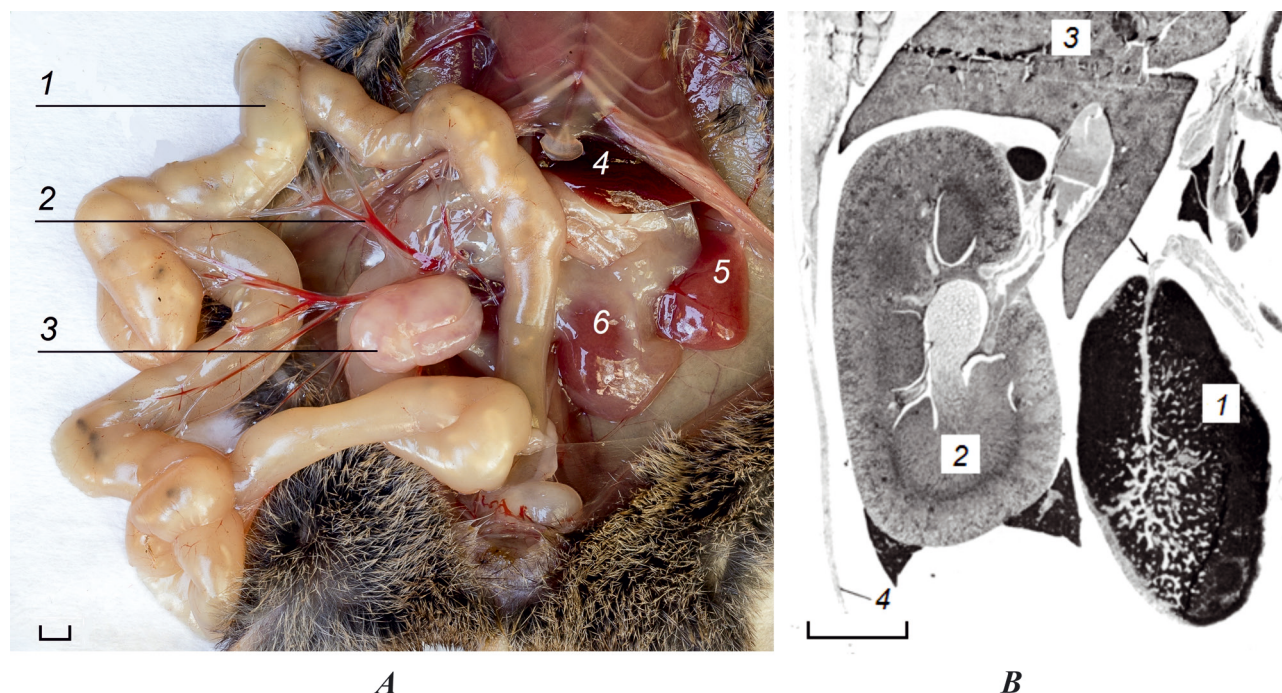


Рис. 1. Большой брыжеечный лимфатический узел *S. araneus*: *A* — вид снаружи (1 — кишечник, 2 — брыжейка, 3 — ББЛУ, 4 — печень, 5 — селезенка, 6 — левая почка), фото авторов; *B* — парасагитальный разрез верхней части живота (1 — большое лимфоидное тело (ББЛУ), стрелка указывает на его главную артерию; 2 — правая почка; 3 — печень; 4 — спинная стенка брюшной полости), цит. по: Holmes, 1965. Масштаб 1 мм.

рядом с правой почкой латерально и чуть дорсально. Лимфатические сосуды проходят через орган в брыжейку и выходят в различных точках вдоль его левой границы или на ее передней поверхности. Один крупный лимфатический сосуд выходит из рострального полюса и проходит под правой частью диафрагмы чуть правее от спинной аорты и впадает в объединенный грудной проток. Артерия входит в орган с рострального полюса, в центральной области делится на ветви и затем отводится через вены (мезентериальные сосуды). Орган ограничен тонкой капсулой из соединительной ткани, содержащей коллагеновые и ретикулярные волокна; последние образуют частую сеть, располагаясь по всей паренхиме. Кортиковое и мозговое вещество разделяет четкая, но не регулярная граница (Holmes, 1965).

Кортиковое вещество состоит из ретикулярной и лимфоидной ткани. Ретикулярная ткань образует периферийную субкапсулярную зону и простирается к мозговому веществу между скоплениями лимфоидных клеток. Лимфоидная ткань коркового вещества состоит в основном из мелких лимфоцитов с сильно окрашенными ядрами и небольшой цитоплазмой. Среди мелких лимфоцитов рассеянно расположены крупные клетки (~15 мкм в диаметре) с бледно окрашенными ядрами.

Среди лимфоцитов можно встретить плазматические клетки. Первичные фолликулы многочисленны в корковом веществе, у взрослых животных они обычно имеют герминативные центры с крупными клетками и большими ядрами. Периферийная область узлов состоит из лимфоцитов среднего и малого размера. Еще один тип клеток, который обычно присутствует в корковом веществе, — гранулярные эозинофилы. Мозговое вещество у взрослых животных состоит в основном из плазматических клеток, которые окружают кровеносные сосуды небольшого диаметра и отделены друг от друга ретикулярными клетками. Многие плазматические клетки имеют темно окрашенные ядра и располагаются в цитоплазме эксцентрично, другие — имеют слабо окрашенные ядра большего размера с крупными ядрышками и напоминают плазмобласты (Holmes, 1965).

Позже, в 1970 г., G.I. Twigg и D.M. Hughes провели исследование ББЛУ (glandula mesenterica magna или “Pancreas of Aselli”) у четырех видов семейства Soricidae разного возраста: *S. araneus*, *S. minutus*, *Neomys fodiens* и *Crocidura russula*. Они отметили (возможно, первыми), что ББЛУ присутствует у мелких насекомоядных на протяжении всей жизни, но с возрастом масса железы

уменьшается: у взрослых животных она в 2–4 раза меньше, чем у молодых (Twigg, Hughes, 1970).

Они также обнаружили (возможно, независимо от R.L. Holmes), что микроскопически железа состоит из плотно упакованных лимфоцитов и представляет собой лимфатический узел для приема лимфы из сосудов, дренирующих тонкую кишку. Кроме того, они подчеркнули, что термин “узел” как нельзя более подходит для описания этой железы, хотя и отметили отсутствие дискретных фолликулов и системы трабекул, характерных для лимфатических узлов других млекопитающих и фабрициевой сумки птиц (Twigg, Hughes, 1970). Авторы обратили особое внимание на то, что ни у одного из других исследованных ими видов животных (еж, крот и восемь видов мышевидных грызунов; точные названия видов не приведены) ББЛУ не достигает такого большого размера (относительно размеров тела и других органов), как у землероек.

Отметив тенденцию к замене одного большого лимфатического узла у землероек несколькими небольшими узлами у других, более продвинутых эволюционно таксонов, G.I. Twigg и D.M. Hughes заявили о необходимости проведения филогенетических исследований лимфатической системы млекопитающих.

Экологический взгляд на ББЛУ землероек

Первые отечественные работы, посвященные изучению ББЛУ землероек, также приходится на вторую половину 1960-х гг., однако мнения их авторов в оценке функций этого органа расходятся. Некоторые полагали, что этот орган или “центральное внутриполостное жировое включение” (ЦЖВ) ответствен за накопление и расходование резервных веществ в организме и связан с упитанностью животных (Межжерин, Мельникова, 1966). Свои заключения авторы основывали на результатах сезонных измерений упитанности обыкновенной бурозубки. Так, они обнаружили, что жировое включение с ноября по январь теряло около 33% своей массы. В то же время, Пучковский (1969), исследуя биотопические особенности массы тела и внутренних органов бурозубок (*S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. centralis* [isodon]), считал, что “большой лимфоидный орган” связан с иммунными реакциями организма.

В масштабном исследовании, посвященном эколого-морфологическим и физиологическим адаптациям мелких млекопитающих, ЦЖВ посвящен целый раздел (Ивантер и др., 1985). Авторы измеряли массу и индекс (отношение массы органа к массе тела) ЦЖВ у *S. araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus* разного возраста, пола и в разные сезоны года и пришли к выводу о специфической роли этого органа как депо запасаемых питательных

веществ. Авторы полагали, что по мере роста и развития бурозубок питательные вещества расходуются тем больше, чем хуже складываются экологические условия. Они считали, что обнаруженные видовые различия размеров ЦЖВ можно объяснить различиями метаболизма: у мелких видов бурозубок (например, *S. minutus*) по сравнению с более крупными (*S. araneus*) индекс ЦЖВ выше из-за относительно большей площади теплоотдачи, более интенсивного обмена веществ и быстрого расхода запасаемых веществ. Сезонные изменения индекса ЦЖВ объясняли изменениями в накоплении и расходовании резервных веществ в наиболее ответственные периоды жизни землероек (прибылые зверьки покидают гнездо с крупным жировым телом, но в связи с трудностями адаптации к самостоятельной жизни и процессами линьки размеры ЦЖВ снижаются). Снижение массы ЦЖВ с возрастом могло свидетельствовать о постепенном расходовании запасенных в нем веществ (Ивантер и др., 1985).

В работах этого времени можно встретить и “компромиссный” взгляд на ББЛУ, при котором орган определяли как лимфоидный, но приписывали ему исключительно метаболические функции. Так, по предположению Окуловой (1970) уменьшение массы ББЛУ (pancreas Aselli, или ПА; большой лимфоидный орган, или БЛО) с возрастом (аналогично уменьшению массы тимуса), связано с особенностями роста и обмена веществ у землероек. Она отметила также связь индекса ББЛУ с плотностью популяции *S. araneus*: максимальные значения индекса приходились на годы с низкой численностью, минимальные — на годы пиков. Автор считала, что степень развития ББЛУ у бурозубок отражает условия их развития, которые становятся менее благоприятными в годы высокой численности (Окулова, 1970, 1996).

Возможно, формирование у отечественных экологов представления о ББЛУ землероек как резерве питательных веществ было обусловлено недоступностью зарубежных публикаций, а также бурным развитием популяционной экологии и искренним увлечением появившимся методом морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Новый метод позволял на массовом материале оценивать по массе и индексу внутренних органов физиологическое состояние особей в популяции. Большой размер и целостность ББЛУ землероек давали возможность в полевых условиях проводить с ним те же манипуляции, что и с другими внутренними органами (печенью, почками и др.) мелких млекопитающих — т.е. взвешивать и измерять. В результате этого для многих видов бурозубок были накоплены обширные данные о половозрастной, сезонной, межгодовой и биотопической изменчивости массы ББЛУ (табл. 2).

Таблица 2. Исследования большого брыжеечного лимфатического узла насекомоядных

Вид	Аспекты изучения ББЛУ	
	морфологические и функциональные (масса и строение органа, тип и количество клеток)	экологические (связь массы органа с полом, возрастом, сезонной и межгодовой динамикой численности, типом биотопа)
Обыкновенная бурозубка (<i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758)	Holmes, 1965; Twigg, Hughes, 1970; Tsiperson, 1997; Bray et al., 2008	Межжерин, Мельникова, 1966; Пучковский, 1969; Twigg, Hughes, 1970; Окулова, 1970, 1996; Ивантер и др., 1985; Bray et al., 2008
Средняя бурозубка (<i>Sorex caecutiens</i> Laxmann 1788)	—	Пучковский, 1969; Ивантер и др., 1985
Малая бурозубка (<i>Sorex minutus</i> Linnaeus 1766)	Twigg, Hughes, 1970	Twigg, Hughes, 1970; Ивантер и др., 1985
Равнозубая бурозубка (<i>Sorex isodon</i> Turov 1924)	—	Пучковский, 1969
Водяная кутора (<i>Neomys fodiens</i> Pennant 1771)	Twigg, Hughes, 1970; Tsiperson, 1997	Twigg, Hughes, 1970
Обыкновенная белозубка (<i>Crocidura russula</i> Hermann 1780)	Twigg, Hughes, 1970	Twigg, Hughes, 1970
(?) Европейский еж (<i>Erinaceus europaeus</i> Linnaeus 1758)	Holmes, 1965; Twigg, Hughes, 1970	—
(?) Европейский крот (<i>Talpa europaea</i> Linnaeus 1758)	Twigg, Hughes, 1970	—

Прочерк — отсутствие литературных источников.

О сходстве функций ББЛУ землероек и фабрициевой сумки птиц

Поскольку у млекопитающих не был обнаружен орган, эквивалентный бурсе Фабрициуса у птиц и отвечающий за производство В-лимфоцитов (впервые были обнаружены именно в bursa fabricii), Tsiperson (1997) предположил (независимо от Holmes), что эту функцию у землероек наряду с пейеровыми бляшками и костным мозгом выполняет ББЛУ (pancreas of Aselli, или gland of Aselli, или glandula mesenterica magna). Для выяснения функции он по отпечаткам органа определил клеточный состав и соотношение различных клеточных популяций у *S. araneus* и *Neomys fodiens*.

V.P. Tsiperson подтвердил, что ББЛУ содержит гетерогенную популяцию клеток: общий пул был представлен, в основном, малыми лимфоцитами (74.9%), в меньшем количестве присутствовали средние и крупные лимфоциты (2.9%) и активированные (клетки с крупными ядрами) лимфоциты (0.74%). В значительных количествах обнаружены плазматические клетки на разных стадиях

созревания (14.0%). Наиболее зрелые плазматические клетки имели эксцентрично расположенное ядро с характерным расположением хроматина (в форме колеса со спицами) и удлиненной цитоплазмы. По морфологическим критериям зрелые плазматические клетки были разделены на два типа: небольшие клетки с маленькими ядрами, сильно выраженным базофильным окрашиванием и менее развитой цитоплазмой; крупные клетки с большим ядром, более развитой цитоплазмой и меньшей базофильностью. В составе популяции плазматических клеток встречались плазмобласты (5.6%) — крупные клетки с массивными ядрами и базофильной цитоплазмой, двоядерные клетки (0.12%), клетки с вакуолизированной цитоплазмой (0.04%), митотические клетки (0.1%). Помимо популяций лимфоцитов и плазматических клеток, встречались макрофаги (0.5%), зрелые (0.8%) и молодые (0.1%) формы эозинофилов (Tsiperson, 1997).

V.P. Tsiperson заключил, что ББЛУ — главный орган иммунной системы землероек, в котором происходят образование, дифференциация и созревание иммунокомпетентных клеток, ответственных

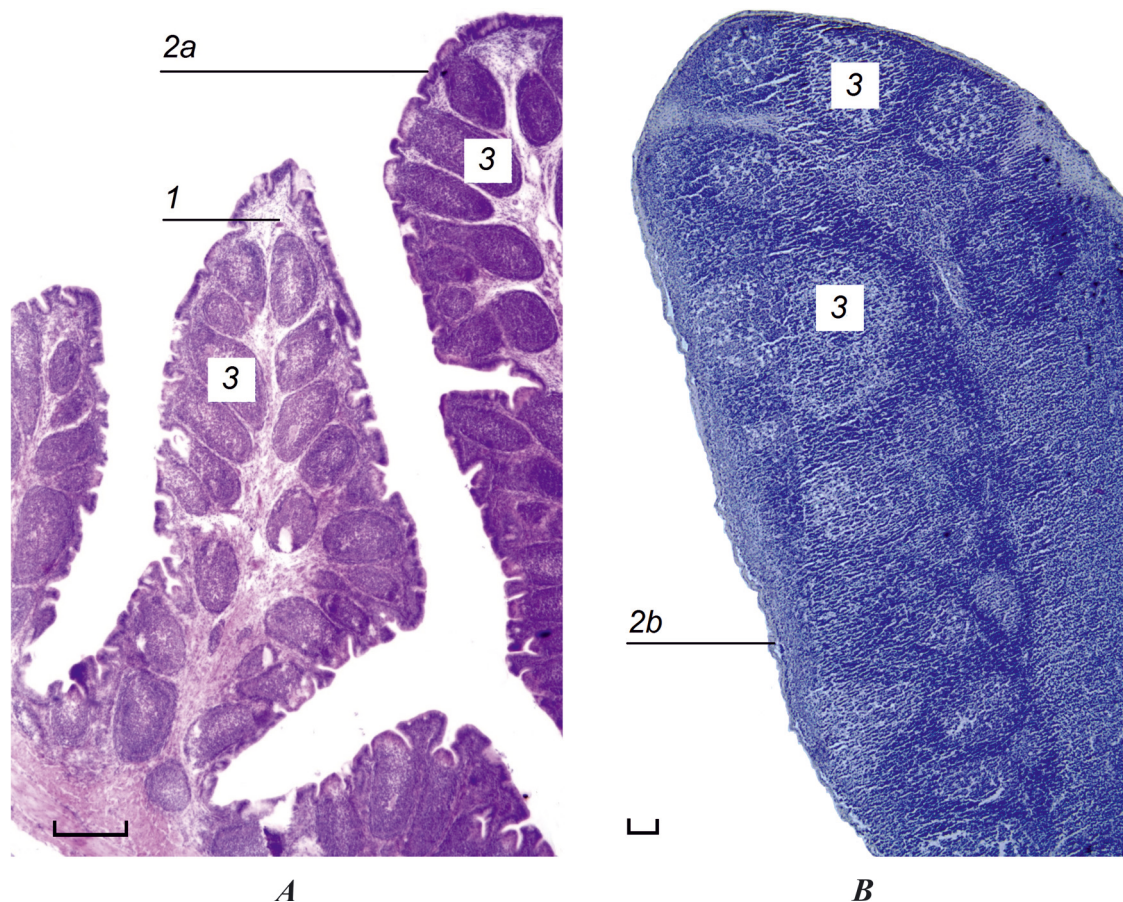


Рис. 2. Микроструктура фабрициевой сумки *Gallus gallus* (A) и большого брыжеечного лимфатического узла *S. araneus* (B): 1 – участок складки фабрициевой сумки; 2a – поверхностный (цилиндрический) эпителий; 2b – соединительнотканная капсула; 3 – фолликулы, гематоксилин-эозин, фото авторов. Масштаб 100 мкм.

за гуморальный тип иммунного ответа, и этот орган не участвует в метаболических процессах. Он предположил, что функционально ББЛУ аналогичен фабрициевой сумке птиц, где стволовые клетки превращаются в различные В-клетки. Последние подвергаются дальнейшему распространению и дифференцировке в плазматические клетки, которые продуцируют антитела против различных антигенов в периферических лимфоидных органах. Но, в отличие от фабрициевой сумки, ББЛУ выполняет две функции: во-первых, продуцирует В-клетки, во-вторых, отвечает за активацию, пролиферацию и терминальную дифференцировку В-клеток в плазматические клетки (Tsiperson, 1997). Подчеркнем, что внимание V.P. Tsiperson было сфокусировано на лимфатической системе как “морфологическом носителе” иммунных функций, обеспечивающих защиту организма. В настоящее время доказано, что лимфатическая система играет определяющую роль в иммунитете, которая выходит

далеко за рамки простого транспорта иммунных клеток и антигенов (Лобов, 2023).

Так как представители отряда насекомоядных – одни из самых примитивных и древних отрядов среди плацентарных млекопитающих, V.P. Tsiperson предположил, что ББЛУ представляет собой (в эволюционном смысле) промежуточную стадию развития иммунной системы между птицами и высшими животными. Он считал, что детальное иммунологическое исследование ББЛУ у представителей этого отряда позволило бы подтвердить гипотезу о его сходстве с фабрициевой сумкой и расширило бы взгляд на онто- и филогенетическое развитие этого органа у насекомоядных.

V.P. Tsiperson цитировал работу Twigg и Hughes (1970), но, по-видимому, не был знаком с работами Holmes (1964, 1965) и не учитывал, что гистологическое строение фабрициевой сумки – лимфоэпителиального органа птиц – принципиально отличается от строения лимфатического узла (рис. 2). Позже Bray с соавт. (2008) указали

на несостоятельность предположения Tsiperson об аналогии ББЛУ землероек и фабрициевой сумки птиц.

Современный взгляд на ББЛУ землероек

Современные исследования ББЛУ землероек немногочисленны. Нам известна только одна работа — обзор гемолимфатических тканей обыкновенной бурозубки Bray с соавт. (2008), включающий и анализ ББЛУ. Используя методы световой и электронной микроскопии и иммуногистологии, авторы сравнили состав и функции тканей костного мозга, селезенки, лимфатических узлов и ББЛУ (pancreas of Aselli) у землероек разного возраста, а также в связи с разными типами и степенью выраженности воспалительных реакций на паразитарные инфекции. Эффективность реакции землероек на естественных паразитов (иммунный ответ) обеспечивал в основном ББЛУ за счет большого количества плазматических клеток.

Bray с соавт. (2008) еще раз показали, что строение и функции ББЛУ в целом соответствуют строению и функциям лимфатического узла и тем самым, на наш взгляд, завершили дискуссию о назначении этого органа. Наличие коркового вещества, фолликулов и паракортикальной зоны с Т-клетками, по их мнению, полностью исключает представление о ББЛУ как о функциональном аналоге фабрициевой сумки птиц и эксклюзивном органе продукции В-клеток.

Тем не менее ББЛУ отличается от обычных лимфатических узлов высокой долей плазматических клеток в мозговом веществе. У взрослых землероек количество плазматических клеток и относительный размер мозгового вещества в ББЛУ увеличивался до тех пор, пока почти чуть ли не весь орган оказывался состоящим из плазматических клеток (Bray et al., 2008). Эта особенность ранее не была описана, поэтому авторы предположили, что ББЛУ у землероек (в частности, у *S. araneus*) служит местом хранения плазматических клеток. А поскольку лимфатические узлы землероек содержат большее количество плазматических клеток, что обычно наблюдается у других видов (например, кошки и собаки), это может свидетельствовать об общей для землероек тенденции в направлении прогрессивного хранения плазматических клеток. Авторы согласились с Holmes (1965), что этот орган землероек можно рассматривать как большой специализированный (резерв плазматических клеток) лимфатический узел.

Авторы также описали возрастные изменения органа у взрослых землероек, которые сопровождались уменьшением количества и размеров вторичных фолликулов. Сами фолликулы имели при этом признаки истощения, оцениваемого

по “ячеистости” их генеративных центров. Отметим, что если рассматривать ББЛУ как специфический, но все же лимфатический узел, то признаки истощения лимфоидной ткани можно отнести к типичным возрастным инволютивным изменениям, на что в свое время указывал Жеденов (1958). В современных исследованиях показано, что с возрастом в лимфатических узлах животных (в том числе человека) происходят дегенеративные изменения, которые можно считать морфологическим свидетельством снижения иммунологической реактивности организма (Pahlavani et al., 1987; Turner, Mabbott, 2017; Тверской и др., 2020).

Reversusque, или назад к землеройкам

Обсуждая размер и строение ББЛУ, необходимо вернуться к уникальности самих землероек, для которых характерна чрезвычайно высокая скорость основного обмена (даже с поправкой на небольшой размер тела). Средняя скорость основного обмена у шести видов рода *Sorex*, рассчитанная с помощью аллометрического уравнения, составляла 261–366% от значений для “модельного” млекопитающего с той же массой тела (Taylor, 1998; Ochocińska, Taylor, 2005). Считают, что рекордный уровень метаболизма обуславливают высокая скорость кругооборота воды и относительно высокая обводненность состава пищи землероек (Ochocińska, Taylor, 2005). В целом, энергетические затраты “на жизнь” у землероек близки к предельному уровню их физиологических возможностей. Для поддержания такого уровня метаболизма землеройкам необходимо иметь пищевой рацион, масса которого или сопоставима с массой тела самого животного, или превышает ее (Зайцев и др., 2014). Так, у *S. araneus* суточный рацион составляет 150% (~15 г) от ее массы, у *S. caecutiens* — 170% (~10 г) (Юдин, 1962).

Исходя из этого, внушительный размер ББЛУ можно объяснить его сверхфункциональностью — необходимостью обеспечивать в режиме non-stop детоксикацию веществ, проходящих через тонкий кишечник, и выдерживать при этом мощную антигенную нагрузку. Другим (или еще одним) объяснением, высказанным ранее Twigg и Hughes (1970), может быть своеобразная анатомическая оптимизация — объединение нескольких небольших узлов в один компактный большой узел. Свойство лимфатических узлов образовывать пакеты или объединяться в один большой узел могло быть реализовано у землероек благодаря небольшим размерам и форме (вальковатости) тела, а также ограниченному объему брюшной полости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время принадлежность ББЛУ к лимфатической системе землероек не вызывает сомнений, однако до сих пор многие вопросы, связанные с этим органом, не получили ответа. Наряду с морфологическим феноменом — чрезвычайно большими размерами — в изучении нуждается и функциональный феномен ББЛУ. Остается неясным, в чем заключается биологический смысл “специализации” ББЛУ землероек как источника плазматических клеток и характерна ли такая специализация для брыжеечных узлов других млекопитающих.

Практически все исследователи ББЛУ пытались расширить свои представления о распространенности феномена или найти его аналог у других позвоночных животных, настойчиво указывая при этом на необходимость филогенетических исследований лимфатической системы млекопитающих. Согласимся, что данные об эволюционном развитии ББЛУ как части лимфатической и иммунной систем млекопитающих позволят объяснить морфофункциональные особенности этого узла, в первую очередь, природу его плазмоклеточного происхождения.

Возможно, что на следующем этапе исследований ББЛУ будет востребован и огромный пул знаний, накопленный экологами. Данные по изменчивости массы ББЛУ в связи с полом и возрастом животных, сезонной и многолетней популяционной динамикой могут быть осмыслены по-новому, с точки зрения функционирования иммунной системы землероек.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Т.В. Струковой за обсуждение рукописи, анонимному рецензенту — за ценные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU. Использованы данные из литературных источников, приведены макро- и микрофотографии из архивов авторов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анатомия человека, 1993. Под. ред. М.Р. Сапина., 2-е изд. перераб. и доп. М.: Медицина. Т. 2. 560 с.
- Денисов С.Д., Пивченко П.Г., 2012. Эпонимы в анатомии: словарь. Минск: БГМУ. 67 с.
- Жеденов В.Н., 1958. Общая анатомия домашних животных. М.: Советская наука. 563 с.
- Зайцев М.В., Войта Л.Л., Шефтель Б.И., 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб.: Наука. 391 с.
- Ивантер Э.В., 1974. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск. С. 36–94.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л., 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука. 318 с.
- Крысанов Е.Ю., Демидова Т.Б., Шефтель Б.И., 2009. Простой метод приготовления хромосом мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 88. № 2. С. 234–238.
- Кутырев И.А., Ламажапова Г.П., Жамсаранова С.Д., 2011. Брыжеечные лимфатические узлы байкальской нерпы: гистоморфология в постнатальном онтогенезе. LAP LAMBERT. Academic Publishing. 167 с.
- Лобов Г.И., 2023. Иммунная функция лимфатической системы // Успехи физиологических наук. Т. 54. № 3. С. 3–24.
<https://doi.org/10.31857/S0301179823030049>
- Международная ветеринарная анатомическая номенклатура на латинском и русском языках. 5-я редакция: Справочник, 2013. Перевод и русская терминология проф. Н.В. Зеленовского. СПб.: Издательство “Лань”. 400 с.
- Межжерин В.А., Мельникова Г.Л., 1966. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфо-физиологических показателей землероек-бурозубок // Acta Theriologica. V. 11. № 25. P. 503–521. [Mezhzherin V.A., Melnikova G.L., 1966. Adaptive importance of seasonal changes in some morphophysiological indices in shrews // Acta Theriologica. V. 11. № 25. P. 503–521.]
- Окулова Н.М., 1970. Зобная железа и Pancreas aselli (PA) у землероек-бурозубок. Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Отв. ред. Добринский Л.Н. // Информ. материалы. Свердловск. Вып. 2. С. 163–164.

- Окулова Н.М., 1996. Морфометрическая характеристика обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. окрестностей г. Плеса // Живая природа Плесского заповедника. Межвузовский сборник научных трудов. С. 109–122.
- Прокопьев Н.Я., 2015. Выдающиеся анатомы XV–XVI веков и их вклад в мировую науку // Педагогика высшей школы. № 1. С. 7–15.
- Пучковский С.В., 1969. Биотопические особенности веса тела и некоторых внутренних органов бурозубок (*Sorex*, Soricidae, Insectivora) // Биологические науки. № 9 (69). С. 43–48.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29856269>
- Руководство по гистологии, 2011. Ред. Р.К. Данилов, 2-е изд., испр. и доп. СПб.: “СпецЛит”. Т. 1. 831 с.
- Тверской А.В., Морозов В.Н., Морозова Е.Н., Тверская А.В., Заболотная С.В., Яценко Е.А., Ткаченко О.О., 2020. Возрастные изменения лимфатических узлов (собственные данные и обзор литературы) / Медицинская наука и образование Урала. № 3. С. 54–58. <https://doi.org/10.36361/1814–8999–2020–21–3–54–58>
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н., 1968. Метод морфологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФ АН СССР. 389 с.
- Энциклопедический словарь Ф.А. Брокгауза и И.А. Ефрона, 1891. Под ред. проф. И.Е. Андреевского. СПб.: Семеновская Типо-Литография (И.А. Ефрона). Т. 4^А(8): Бос–Бунчук. С. 772.
- Этинген Л.Е., 2003. Млечные сосуды и другие загрудные органы // Наука и жизнь. № 2. С. 18–23.
- Юдин Б.С., 1962. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Труды биол. ин-та СО РАН. Вып. 8. С. 33–134.
- Bray D.P., Bennett M., Stockley P., Hurst J.L., Kipar A., 2008. Composition and function of haemolymphatic tissues in the european common shrew // PLoS ONE. V. 3. № 10. P. 1–10. (e3413).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003413>
- Chmielewski P.P., Strzelec B., 2020. Should Terminologia Anatomica be revised and extended? A critical literature review // Folia Morphologica. V. 79. № 1. P. 1–14.
<https://doi.org/10.5603/FM.a2019.0047>
- Cowan D.F., Smith T.L., 1999. Morphology of the lymphoid organs of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus* // Journal of Anatomy. V. 194. P. 505–517.
<https://doi.org/10.1046/j.1469–7580.1999.19440505.x>
- Harris P.F., 1958. Changes in thymus and lymph node activity, and alterations in bone marrow lymphocyte levels during recovery of the guinea-pig from whole body gamma irradiation // British journal of experimental pathology. V. 39. № 5. P. 557–573.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2082338>
- Holmes R.L., 1964. An abdominal lymphoid organ in the shrew // Journal of Anatomy. V. 98. P. 296–297.
- Holmes R.L., 1965. Abdominal lymphoid tissue in the shrew // Journal of Anatomy. V. 99. P. 445–457.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1270687>
- Kachlik D., Musil V., Baca V., 2015. Terminologia Anatomica after 17 years: inconsistencies, mistakes and new proposals // Annals of Anatomy – Anatomischer Anzeiger. V. 201. P. 8–16.
<https://doi.org/10.1016/j.aanat.2015.04.006>
- Ochocińska D., Taylor J.R.E., 2005. Living at the physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and Biochemical Zoology. V. 78. № 5. P. 808–818.
<https://doi.org/10.1086/431190>
- Pahlavani M.A., Richardson A., Cheung H.T., 1987. Age-dependent changes of the mesenteric lymph node of Fischer F344 rats: Morphological and histometric analysis // Mechanisms of Ageing and Development. V. 39. № 2. P. 137–146.
[https://doi.org/10.1016/0047–6374\(87\)90005–4](https://doi.org/10.1016/0047–6374(87)90005–4)
- Pilleri G., Arvy L., 1971. Aselli’s pseudopancreas (nodi lymphatici mesenterici) in two delphinids: *Delphinus delphis* and *Stenella coeruleoalba*. In Investigations on Cetacea, V. 3 (ed. Pilleri G.). Berne, Switzerland: “Der Bund”. P. 189–193.
- Romano T.A., Felten S.Y., Olschowka J.A., Felten D.L., 1993. A microscopic investigation of the lymphoid organs of the beluga, *Delphinapterus leucas*. Journal of Morphology. V. 215. P. 261–287.
<https://doi.org/10.1002/jmor.1052150307>
- Sanders A.G., Florey H.W., 1940. The effects of the removal of lymphoid tissue // British journal of experimental pathology. V. 21. № 5. P. 275–287.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2065454>
- Taylor J.R.E., 1998. Evolution of energetic strategies in shrews. In: Evolution of shrews / eds. J.M. Wójcik and M. Wolsan. Mammal Research Institute Polish Academy of Sciences: Białowieża. V. 30. P. 309–346.
- Tsiperson V.P., 1997. Pancreas of Aselli in some species of the shrews (*Sorex araneus* and *Neomys fodiens*) as an analogue of the bursa of Fabricius in birds // Cell Biology International. V. 21. № 6. P. 359–365.
<https://doi.org/10.1006/cbir.1997.0135>
- Turner V.M., Mabbott N.A., 2017. Influence of ageing on the microarchitecture of the spleen and lymph nodes // Biogerontology. V. 18. P. 723–738.
<https://doi.org/10.1007/s10522–017–9707–7>
- Twigg G.I., Hughes D.M., 1970. The “pancreas of Aselli” in shrews // Journal of Zoology. V. 162. P. 541–544.
<https://doi.org/10.1111/j.1469–7998.1970.tb01294.x>
- World Association of Veterinary Anatomists (WAVA), Nomina Anatomica Veterinaria, Sixth edition. 2017.

URL: <http://www.wava-amav.org/wava-documents.html> (дата обращения 15.03.2024).

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1248857>

Yoffey J. M., 1931. Preliminary note on mammalian lymphoid tissue and its relation to the remainder of the haemopoietic system // *Journal of Anatomy*. V. 65. P. 333–338.

Yoffey J. M., 1936. Variation in lymphocyte production // *Journal of Anatomy*. V. 70. Pt. 4. P. 507–514. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1249143>

THE PANCREAS ASELLI, CENTRAL FATTY INCLUSION OR LARGE MESENTERIC LYMPH NODE OF SHREWS (SORICIDAE, EULIPOTYPHLA)

Yu. A. Davydova¹*, D. V. Nesterkova¹, L. I. Drozdova²

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*

²*Ural State Agrarian University, Yekaterinburg, 620075 Russia*

*e-mail: davydova@ipae.uran.ru

Pancreas Aselli, large mesenteric gland, central fatty inclusion, fatty or large lymphoid body are some of the names for the large mesenteric lymph node characteristic of shrews. Despite the attention this organ has attracted due to its large size comparable to that of a kidney, it has long remained a mystery to theriologists. Due to the seasonal and age-related variability in weight and size revealed, it has been allotted exclusively metabolic or even storage functions. An analysis of the studies on the large mesenteric lymph node has made it possible to trace the changing views on the roles this organ play in the lymphatic and immune systems of shrews, and to assess the prospects for its further study.

Keywords: lymph nodes, mesentery, nodus lymphaticus mesentericus magnus