

С. И. ЩЕЛКУНОВ

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ



АКАДЕМИЯ МЕДИЦИНСКИХ НАУК СССР

611-013
Ш, 454

С. И. ЩЕЛКУНОВ

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ



МОСКВА · «МЕДИЦИНА» · 1977

Handwritten mark

ИЗДАНИЕ ОДОБРЕНО И РЕКОМЕНДОВАНО К ПЕЧАТИ
 НАУЧНО-ИЗДАТЕЛЬСКИМ СОВЕТОМ ПРЕЗИДИУМА АМН СССР

ЩЕЛКУНОВ С. И. Основные принципы клеточной дифференцировки. М., «Медицина», 1977, 256 с., илл.

Книга содержит новые материалы по цитологии и гистологии, показывающие основные закономерности клеточного развития тканей и органов животных и человека. Эти материалы являются результатом многолетних исследований автора и его сотрудников, основанных на принципе, что только в ходе эволюции тканей возможно выявить основные принципы клеточной дифференцировки. Содержание монографии отражает указанный подход в изучении клеточного развития, при этом изучены различные факторы, как внутриклеточные, так и внеклеточные (тканевые, органые и др.), которые рассматриваются во взаимосвязи. Таким образом, новым в монографии является эволюционная трактовка содержания клеточной дифференцировки, протекающей в нормальных и экспериментальных условиях и патологии животных и человека. Книга состоит из двух частей. В первой излагается материал, показывающий общие черты эволюции процесса дифференцировки клеточных структур. Во второй части рассматриваются особенности дифференцировки клеток в эволюции различных органов. Монография богато иллюстрирована оригинальными рисунками.

Книга рассчитана на цитологов, гистологов, эмбриологов и студентов медицинских вузов и университетов.

SCHELKUNOV S. I. *The Main Principles of Cellular Differentiation*. М., «Meditsina», 1976, 256 pp., ill.

The book comprises new material on cytology and histology illustrating the main principles of the cellular development of tissues and organs in man and animals. These data are a result of the many-year investigations carried out by the author and his co-workers who adhere to the concept that the main regularities of cellular differentiation could be revealed only in the course of evolution of tissues. The monograph reflects this approach to the problem of the cell development; various factors, both intracellular and extracellular (tissue, organ, etc.) are considered in their interrelation. Thus, the evolutionary approach to the cell differentiation under normal and experimental pathological conditions in man and animals may be considered as a new element of the present work.

The book consists of two parts. The first part sets forth the general features of evolution of the process of differentiation of the cellular structures. The second part considers some peculiarities of the cell differentiation in evolution of various organs. The monograph is richly illustrated with original drawings.

The book is intended for cytologists, histologists, embryologists and students of medical institutes and universities.

В книге 105 рис., библиография — 148 названий.

Щ $\frac{50300-241}{039(01)-77}$ 97-76

ВВЕДЕНИЕ

Гистология является весьма важным направлением научного познания органического мира, его высокоорганизованной ступени, представленной многоклеточными животными. Гистология изучает определенный, исторически возникший строй в клеточной организации животных, различные ткани, их взаимные связи, обуславливающие строение структур на всех уровнях — от клетки до организма — и динамику их эволюционных преобразований. Идея эволюции стала фундаментом гистологии исключительно благодаря трудам А. А. Заварзина, который, по словам А. В. Румянцев (1948), «...является творцом настоящей научной теории. Он вывел советскую гистологию из того эмпирического тупика, в который она зашла на путях подражания зарубежным гистологическим школам; он первый понял необходимость эволюционного подхода для правильного понимания развития тканевого строения организма и первый создал стройную эволюционную концепцию. Его значение для советской гистологии поистине огромно»¹.

Тканевое строение есть результирующий показатель всякого онтогенеза, имеющий место на всех этапах филогенеза многоклеточных. Этот обязательный порядок в организменной многоклеточности является общebiологическим индексом. Только при его наличии возможна репродукция животных, их жизнедеятельность во всем ее многообразии и непрерывность органической эволюции.

Развитие тканей и их взаимоотношений выражает собой сущность всех свойственных организму наследственных признаков. Соответственно этому развитие тканей и герминативных клеток на протяжении онтогенеза есть та столбовая дорога реализации наследственности, которая определяет содержание генетики

¹ Румянцев А. В. Академик Алексей Алексеевич Заварзин. — В кн.: Памяти академика Алексея Алексеевича Заварзина. Сборник статей. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948, с. 22.

ИЗДАНИЕ ОДОБРЕНО И РЕКОМЕНДОВАНО К ПЕЧАТИ
НАУЧНО-ИЗДАТЕЛЬСКИМ СОВЕТОМ ПРЕЗИДИУМА АМН СССР

ЩЕЛКУНОВ С. И. Основные принципы клеточной дифференцировки. М., «Медицина», 1977, 256 с., илл.

Книга содержит новые материалы по цитологии и гистологии, показывающие основные закономерности клеточного развития тканей и органов животных и человека. Эти материалы являются результатом многолетних исследований автора и его сотрудников, основанных на принципе, что только в ходе эволюции тканей возможно выявить основные принципы клеточной дифференцировки. Содержание монографии отражает указанный подход в изучении клеточного развития, при этом изучены различные факторы, как внутриклеточные, так и внеклеточные (тканевые, органые и др.), которые рассматриваются во взаимосвязи. Таким образом, новым в монографии является эволюционная трактовка содержания клеточной дифференцировки, протекающей в нормальных и экспериментальных условиях и патологии животных и человека. Книга состоит из двух частей. В первой излагается материал, показывающий общие черты эволюции процесса дифференцировки клеточных структур. Во второй части рассматриваются особенности дифференцировки клеток в эволюции различных органов. Монография богато иллюстрирована оригинальными рисунками.

Книга рассчитана на цитологов, гистологов, эмбриологов и студентов медицинских вузов и университетов.

SHELKUNOV S. I. The Main Principles of Cellular Differentiation. M., «Meditsina», 1976, 256 pp., ill.

The book comprises new material on cytology and histology illustrating the main principles of the cellular development of tissues and organs in man and animals. These data are a result of the many-year investigations carried out by the author and his co-workers who adhere to the concept that the main regularities of cellular differentiation could be revealed only in the course of evolution of tissues. The monograph reflects this approach to the problem of the cell development; various factors, both intracellular and extracellular (tissue, organ, etc.) are considered in their interrelation. Thus, the evolutionary approach to the cell differentiation under normal and experimental pathological conditions in man and animals may be considered as a new element of the present work.

The book consists of two parts. The first part sets forth the general features of evolution of the process of differentiation of the cellular structures. The second part considers some peculiarities of the cell differentiation in evolution of various organs. The monograph is richly illustrated with original drawings.

The book is intended for cytologists, histologists, embryologists and students of medical institutes and universities.

В книге 105 рис., библиография — 148 названий.

50300—241
III 039(01)—77 97—76

ВВЕДЕНИЕ

Гистология является весьма важным направлением научного познания органического мира, его высокоорганизованной ступени, представленной многоклеточными животными. Гистология изучает определенный, исторически возникший строй в клеточной организации животных, различные ткани, их взаимные связи, обуславливающие строение структур на всех уровнях — от клетки до организма — и динамику их эволюционных преобразований. Идея эволюции стала фундаментом гистологии исключительно благодаря трудам А. А. Заварзина, который, по словам А. В. Румянцева (1948), «...является творцом настоящей научной теории. Он вывел советскую гистологию из того эмпирического тупика, в который она зашла на путях подражания зарубежным гистологическим школам; он первый понял необходимость эволюционного подхода для правильного понимания развития тканевого строения организма и первый создал стройную эволюционную концепцию. Его значение для советской гистологии поистине огромно»¹.

Тканевое строение есть результирующий показатель всякого онтогенеза, имеющий место на всех этапах филогенеза многоклеточных. Этот обязательный порядок в организменной многоклеточности является общебиологическим индексом. Только при его наличии возможна репродукция животных, их жизнедеятельность во всем ее многообразии и непрерывность органической эволюции.

Развитие тканей и их взаимоотношений выражает собой сущность всех свойственных организму наследственных признаков. Соответственно этому развитие тканей и герминативных клеток на протяжении онтогенеза есть та столбовая дорога реализации наследственности, которая определяет содержание генетики

¹ Румянцев А. В. Академик Алексей Алексеевич Заварзин — В кн.: Памяти академика Алексея Алексеевича Заварзина. Сборник статей. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1948, с. 22.

на клеточном уровне. Следовательно, гистология — одна из важнейших биологических дисциплин, служащих опорой эволюционного учения. Она стоит на главном пути исследования основных проявлений индивидуального развития. При отсутствии данных о тканевом развитии, излагаемых эволюционной гистологией, нельзя представить себе целостность организма и его взаимодействие со средой, образование органов и их систем, развитие и дифференцировку соматических и половых клеток, реализацию наследственности и другие стороны жизнедеятельности организма.

Согласно учению А. А. Заварзина (1953), в ходе эволюции животных все направления клеточной дифференцировки приводят к возникновению четырех систем тканей. Каждая из них занимает определенное и постоянное положение в составе организма, вследствие чего их характеристика возможна лишь с позиции целостного организма. Одну из систем образуют эпителиальные ткани.

С их помощью осуществляются обменные процессы между организмом и внешней средой, поэтому они составляют систему пограничных тканей. Другая представлена системой тканей внутренней среды, определяющей постоянство внутренних обменных реакций организма и его гомеостаз. Третья система — система мышечных тканей, осуществляющая все разнообразие двигательных реакций организма. Четвертой системой служит нервная ткань, обуславливающая в животном организме феномен нервной возбудимости. Она координирует деятельность всех тканевых структур и реализуется в двигательных и секреторных (в том числе и инкреторных) реакциях организма.

Значение указанных систем тканей в эволюции животных трудно переоценить, так как только на основе адаптивной изменчивости и естественного отбора результатов их взаимозависимого развития возможно возникновение новых видов животных.

Биологический смысл индивидуального развития сводится к возникновению взаимодействия тканей с различными специфическими функциями. Все дотканевые структуры следует рассматривать только как различные ранние стадии гистогенеза, в ходе которого происходит развитие и дифференцировка не только соматических, но и половых клеток. Межтканевые связи имеют различный характер, что и приводит к образованию тканевых структур разнообразных органов и их систем. Наиболее сложное и глубокое взаимодействие всех тканей, входящих в состав организма, обуславливает его органическую целостность.

В изучении дифференцировки клеточного строения в онтогенезе за последние 20 лет достигнуты определенные успехи. Выявлены основные закономерности, обуславливающие гистогенез: новые стороны интеграции — взаимозависимого развития; гетерохронность — неравномерность и разновременность развития.

Более широко изучена детерминация многих тканей, т. е. наследственная обусловленность развития, установлены важные параметры строения и дифференцировки клеток, обнаружены вегетативная и специфическая части клеток и их взаимозависимость, определена динамика отношений между размерами ядра и цитоплазмы, выражающая уровень дифференцировки и метаболизма клетки. Более глубокое понимание взаимодействия ядра и цитоплазмы стало возможно благодаря расшифровке строения интерфазного ядра. На разделе карнолимфы и цитоплазмы находится основная структура клетки — хроматический слой, содержащий ДНК, РНК и белки, определяющий синтез и метаболизм клетки в целом. Только при наличии хроматического слоя возможен синтез нуклеиновых кислот и белков в клетке. С началом митоза, когда хроматический слой превращается в хромосомы, указанный процесс прекращается. Механическое повреждение хроматического слоя приводит клетку к гибели, что свидетельствует об исключительной важности этой структуры для жизни клетки. Результаты изучения хроматического слоя позволили выявить механизм регуляции клеточной деятельности. Увеличение протяженности хроматического слоя ведет к полиплоидии, причем расширяется контакт этого слоя с цитоплазмой, усиливается метаболизм клетки. Одним из важных способов повышения деятельности ткани служит амитоз. Он протекает, не нарушая синтетической деятельности клетки. Повторяясь многократно, амитоз приводит к увеличению протяженности хроматического слоя (если представить его суммарно во всей возникшей в результате амитоза клеточной генерации). Благодаря этому значительно возрастает рабочая производительность ткани. Амитоз возникает на тканевом этапе онтогенеза и служит механизмом, регулирующим тканевую деятельность. Перечисленные новые сведения о клеточном развитии в онтогенезе дали возможность сформулировать общую теорию гистогенеза (С. И. Щелкунов, 1967).

В последнее время рядом исследователей сделана попытка рассматривать клеточную дифференцировку, исходя из теории дифференцированной активности генов. В этом отношении накоплены многочисленные данные о регуляции генной активности у микроорганизмов. Что касается высших организмов (эукариот), то данных о регуляции их генной активности ничтожно мало и они не позволяют делать сколько-нибудь ответственные выводы. Поэтому прямой перенос данных, касающихся регуляции геномной активности микроорганизмов, на развитие высших клеточных организмов является пока не обоснованным. К тому же концепция дифференцированной активности генов еще не нашла себе необходимой опоры в эволюционном учении. Тем не менее дальнейшее более широкое изучение содержания клеточной дифференцировки многоклеточных, исходя из молекулярной генетики, представляет первоочередную задачу.

Одним из важных направлений эволюционной гистологии служит дальнейшее изучение межтканевых отношений, возникающих в ходе органической эволюции. Они и обуславливают усложнение тканевых систем, среди которых образуются частные разновидности. Выявить специфичность принципов, лежащих в основе межтканевых отношений, обуславливающих различные стороны жизнедеятельности организма (трофическую, выделительную, двигательную, дыхательную и др.), — весьма важная задача. Попытка рассмотреть в этом аспекте развитие различных тканей и показать основные принципы клеточной дифференцировки служит целью данного исследования. Теоретической позицией автора являются учение Заварзина о тканевой эволюции и общая теория гистогенеза, получившая в последнее время известность.

ОБЩИЕ ЧЕРТЫ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

ОТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ЭВОЛЮЦИЕЙ ОРГАНИЗМА И ЭВОЛЮЦИЕЙ ЕГО ТКАНЕЙ

«Всякое развитие, независимо от его содержания, — указывал К. Маркс, — можно представить как ряд различных ступеней развития, связанных друг с другом таким образом, что одна является отрицанием другой»¹. Изучение клеточного строения животных организмов в историческом аспекте возможно лишь при системном подходе к этому вопросу. Как известно, наивысшей формой системной организации является животный организм. Поэтому при исследовании развития клеточного строения животного необходимо исходить из организма как целого и установленных Ч. Дарвином (1859) факторов органической эволюции.

Исходной позицией концепции А. А. Заварзина послужило то, что у одноклеточных (protozoa) и многоклеточных (metazoa) животных «...органическая интеграция проделала очень сходную и длительную эволюцию и что в отдельных случаях эта интеграция проявлялась почти тождественно, несмотря на то что в одном случае интегрируются и дифференцируются части одноклеточного тела, а в другом — ткани и органы многоклеточного организма. Исходя из этого, одноклеточные организмы никак нельзя сравнивать с отдельными клетками тканей многоклеточных организмов; такое сравнение будет носить всегда совершенно формальный характер...»². Поэтому в основу понимания тканей положены не внешние, формальные признаки, а главные особенности деятельности животных, их общие функции, благодаря которым только и возможны их органическая целостность и

¹ Маркс К. Морализирующая критика и критицирующая мораль.— В кн.: Маркс К. и Энгельс Ф. Соч. Т. 4. М., Госполитиздат, 1955, с. 296.

² Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани.— В кн.: Избранные труды. Т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953, с. 35.

взаимодействие со средой, а также их эволюция. К ним относятся два различных, непосредственно и неразрывно связанных между собой проявления обмена веществ, происходящих, с одной стороны, между организмом и внешней средой, а с другой — в самом организме, обуславливающим его внутреннюю среду и гомеостаз. Двумя другими высокоспециализированными проявлениями, возникшими на основе обмена веществ, всецело зависимыми от него и определяющими его прогресс, являются сократимость и возбудимость. Они столь глубоко связаны между собой, что первое служит результирующим проявлением второго.

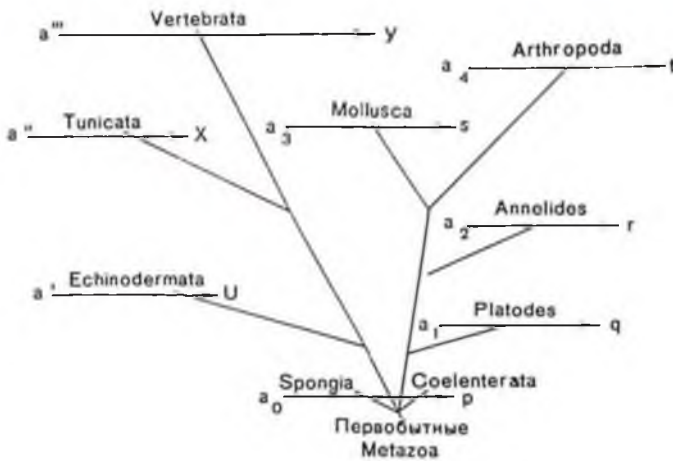


Рис. 1. Схема параллельных рядов тканевой эволюции (по А. А. Заварзину).

Названные функции животных осуществляются их сложно дифференцированным клеточным составом, представленным в форме следующих систем тканей: пограничных, внутренней среды, мышечных и нервных. Их взаимно обусловленная связь является исторической и составляет тот естественный общий принцип тканевой организации, который свойствен клеточному строению всех многоклеточных животных. Он отражает особый характер направления эволюции тканей по сравнению с направлением эволюции животных. Отличием служит то, что в силу общности принципа обмена веществ у животных разных типов эволюция тканей идет параллельно (рис. 1). Эта закономерность была открыта А. А. Заварзиным и названа законом параллельных рядов тканевой эволюции. Если эволюция животных протекает дивергентно и в ходе ее на исторически определенных рубежах возникают отдельные типы животных с характерными для них общими анатомическими параметрами, то эволюция тканей у животных разных типов осуществляется параллельными ряда-

ми. В результате этого сохраняется общий, единый для всех животных принцип их тканевой организации. Одни и те же факторы эволюции (наследственность, изменчивость и естественный отбор) приводят к возникновению многообразия видов и в то же время к сохранению в общем принципе сходного тканевого строения. Вместе с тем параллельные ряды тканевой эволюции не являются в полной мере тождественными: благодаря названным факторам они возникают преимущественно и характеризуют тканевое развитие животных на разных уровнях их филогенеза. Как было отмечено автором (С. И. Щелкунов, 1964), в каждом ряде, помимо общетканевого строения тканей, проявляются их частные особенности.

Закон Заварзина постулирует основную сущность тканевой эволюции, отражающей общий принцип тканевой организации животных. На всем протяжении органической эволюции этот принцип выступает как единственно возможная, наиболее оптимальная форма адаптации многоклеточных животных к условиям жизни на Земле. Эта адаптация служит главным проявлением клеточного строения животных. Она не только имеет место в настоящем и была в прошлом — с самого начала появления клеточного строения, но, как предсказывает А. А. Заварзин, и в будущем станет основным видом адаптации органической эволюции на нашей планете.

Таким образом, ткани отражают естественную, жизненно необходимую, исторически обусловленную системность в клеточной организации животных, определяющую в рамках принципа общего гистогенеза прогресс развития клеточной дифференцировки, реализуемой в многогранной деятельности организма. Основой этой деятельности служит обмен веществ между организмом и внешним миром, который в обобщенном виде находит свое истинное, реальное отражение в общем гистогенезе. «Мог ли происходить этот обмен веществ,— пишет В. И. Ленин,— если бы ощущение данного организма не давали ему объективно правильного представления об этом внешнем мире?»¹. Только при наличии общего, единого плана тканевого строения животных осуществляется обмен веществ и находит себе основу многообразия форм органической эволюции. В нем объективно отражается реальность внешнего мира.

В эволюционной морфологии отношения между органической эволюцией и развитием клеточного строения животных рассматриваются в аспекте взаимоотношений генотипа и фенотипа, при этом необходимо иметь в виду, что фенотип — это организм, а генотип — это план его развития. Генотип, или наследственная информация, реализуется в онтогенезе в развивающейся особи — фенотипе. По мнению И. И. Шмальгаузена, фенотип служит выраженным генотипа и обуславливает внеклеточный обмен веществ между организмом и внешней средой. Он контролирует всю его жизнедеятельность. Кроме того, фенотип является средством обратной информации от организма к внешней среде (биогеоценозу).

¹ Ленин В. И. Материализм и эмпириокритицизм.— Полн. собр. соч. Изд. 5-е, т. 18, с. 38.

Отношение эволюции организмов к эволюции тканей следует рассматривать в аспекте взаимоотношения целого и части. В связи с этим необходимо выяснить роль естественного отбора в эволюции вышеупомянутых систем тканей. Предметом естественного отбора служат те изменения в клеточном строении организма, которые обуславливают его выживаемость и высокую жизнеспособность. «Те же самые причины, — пишет А. А. Заварзин, — которые приводят к увеличению числа видов, к их многообразию и совершенной приспособленности, обуславливают и сходное, конвергентное (параллельное. — *С. III.*) развитие тканей, и притом в рамках основных четырех тканевых систем»¹.

Значение естественного отбора как фактора тканевой эволюции общепризнано. Однако характер его действия остается не ясным. В связи с этим возникают два вопроса. Прониходит ли естественный отбор непосредственно тканей и их взаимоотношений или это возможно всегда только опосредствованно через эволюцию организмов. Могут ли ткани, непосредственно связанные с внешней средой, испытывать одновременно и опосредованное, и прямое влияние отбора? Сложность строения тканей у животных не всегда стоит в прямой связи с процессами усложнения некоторых органов и уровнем общей организации животных и является предметом прямого отбора. В этом случае можно допустить, что развитие указанных тканей, по-видимому, идет под опосредованным влиянием отбора.

Несоответствие между высотой общей организации животного и степенью сложности его отдельных тканевых систем нельзя считать результатом непосредственной селекции тканей. Это явление становится понятным, если учитывать особенности развития тканей, которые и отображает теория тканевой эволюции Заварзина. Согласно этой теории, ткани в ходе эволюции в связи с изменением интенсивности их функции усложняются или упрощаются, и это развитие протекает в рамках каждой системы тканей.

Соответственно особенностям исторического развития тканей сравнительный метод их изучения в филогенезе имеет иной характер по сравнению с одноименным методом, принятым эволюционной морфологией. В первом случае сопоставляются результаты развития одноименных тканевых систем, во втором — организмы в целом. При сопоставлении особенностей эволюции тканей и эволюции животных организмов становится несомненным, что роль естественного отбора в том и в другом случае не однозначна. В ходе эволюции животных одни тканевые системы становятся более многообразными ввиду появления ряда разновидностей в их составе; структура других — в известной степени стабилизируется или значительно упрощается с одновременным

¹ Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. — В кн.: Избранные труды. Т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950, с. 16.

усложнением общей организации животного. Поскольку каждая из систем тканей представляет интегрированную часть в составе организма, постольку непосредственной селекции их в отдельности не происходит. Тем не менее предметом отбора всегда служат те или иные изменения в тканевой организации животного в целом, отвечающие его уравновешенности с условиями развития. Предметом отбора могут быть и отдельные тканевые структуры, входящие в состав различных регулирующих и защитных механизмов, обуславливающих жизнедеятельность организма. В этом процессе общий принцип тканевой организации тела животных является той общей незыблемой основой, на которой только и возможна изменчивость организма. Через естественный отбор изменения или стираются или, наоборот, частично или полностью наследуются. Таким образом, теория тканевой эволюции Заварзина показывает особенности опосредованного через организм действия естественного отбора на развитие тканей.

Ряд исследователей (Ю. М. Оленов, 1962; Huxly, 1937, и др.) считают, что механизм естественного отбора действует и на клеточном уровне на протяжении онтогенеза. Вследствие этого соматическими клетками наследуются возникающие по разным причинам цитотипические особенности. Сторонники этой точки зрения считают, что материалом для процесса отбора в соматической клетке служат лишь эпигенетические изменения, т. е. изменяемость фенотипа клеток, составляющего их морфофизиологическую организацию. Генотип же клетки остается постоянным.

Признание селекции соматических клеток на протяжении онтогенеза является в какой-то степени приравниванием развития клеточной индивидуальности к развитию организма. Оно было бы оправданным в том случае, если бы интеграция клеток в составе ткани и межтканевые корреляции не служили препятствием этому процессу. Но если, вопреки этому, допустить возможность селекции, то необходимо установить — на всех ли этапах онтогенеза может происходить отбор клеток, могут ли быть предметом отбора изменения любых клеток независимо от их потенции к развитию. Важно знать, что является предметом отбора — отдельные клетки или их комплексы в виде генераций (клонов). Сторонники селекции соматических клеток признают существование клеточных популяций и основываются на гипотезе, согласно которой все соматические клетки данного организма имеют один и тот же постоянный генотип и различно измененный фенотип.

Однако существующее представление о клеточных популяциях не отражает реального строения многоклеточных. Каждая популяция принимается за скопление клеточных индивидуальностей. Поэтому сторонники этого взгляда рассматривают развитие соматических клеток в свете закономерностей органической эволюции. Это означает, что изменчивость и естественный отбор

признаются непосредственными факторами развития отдельных соматических клеток. По мнению ряда исследователей (Darlington, 1937, и др.), отбор соматических клеток в составе организмов происходит в результате существующей между клетками конкуренции. Считается, что в обычных физиологических условиях клеточный отбор ведет к элиминации менее приспособленных нормальных клеток и к выживанию более приспособленных.

Подобные попытки представить развитие соматических клеток в аспекте дарвиновского учения не находят подтверждения в гистологии. Они не имеют успеха потому, что сводятся к прямому переносу в цитологию принципа естественного отбора, свойственного лишь организмам. В учении Дарвина естественный отбор служит творческим актом, поскольку закрепляет в эволюции изменения организмов. И это происходит потому, что организм во взаимодействии со средой выступает как органически целое.

Совершенно в ином положении находится соматическая клетка многоклеточного организма. Она не является самостоятельной структурой, а интегрирована в составе ткани, которая в свою очередь интегрирована в организме, обуславливая в определенной степени его целостность и взаимодействие со средой. Данные изучения гистогенеза свидетельствуют, что в системе ткани между клетками не только отсутствует конкуренция, но, наоборот, имеет место содружество. Последнее и входит в понятие интеграции, т. е. взаимозависимого развития, выражающего их жизнедеятельность. Следовательно, естественный отбор непосредственно не определяет развитие соматических клеток и даже тканей, а является закономерностью, обуславливающей органическую эволюцию. Перенос его в сферу цитологии и гистологии правомочен лишь в том случае, когда его действие рассматривается опосредованным через организм.

Какова сущность тех изменений на клеточном уровне, которые служат в организме предметом непосредственного отбора? Известно, что всякая изменчивость организма представляет те или иные морфологические, физиологические и биохимические сдвиги в его клеточном строении, затрагивающие как организацию тканей и клеток, так и формы их корреляций. В результате их в клеточном строении отмечаются не только особенности, характерные для особей определенного типа и класса, но также видовые и индивидуальные черты. Следует заметить, что морфологическая организация тканей и клеток весьма консервативна и является по сравнению с биохимической менее вариабельной. По-видимому, у животных наиболее широко выражена изменчивость клеточных структур на молекулярном уровне. Даже у особей, принадлежащих к одному виду, у которых клеточные структуры проявляют в морфологическом и физиологическом отношении исключительное сходство, имеет место белковая неадекватность. Последняя и обуславливает клеточную и тканевую

несовместимость, которую при трансплантации тканей не удается обойти. Очевидно, видовая и индивидуальная особенности белкового состава, свойственные всем клеткам данного организма и обуславливающие в нем специфичность обмена, его целостность и возможности адаптации к различным условиям существования, и являются предметом отбора.

ПУТИ ГИСТОГЕНЕЗА ЖИВОТНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ И ЧЕЛОВЕКА

Процесс развития клеточного строения в онтогенезе у представителей различных типов животных далеко не одинаков. Содержание этого процесса может быть понято, если исходить из эволюции животных организмов. Основными ингредиентами в составе многоклеточных животных являются ткани. Они обуславливают развитие как клеток, так и их агрегаций различной сложности (органы, функциональные системы и др.). Поэтому развитие тканей в онтогенезе определяет в целом клеточную структуру животных организмов.

Как уже указывалось выше, исключительным достижением нашей отечественной гистологии является историческое обоснование развития тканей всех многоклеточных животных. «Эта тканевая дифференцировка, — указывает А. А. Заварзин, — является прямым следствием взаимодействия организма и среды и, как дифференцировка очень древняя по своему происхождению, прочно закреплена в онтогенезе всех дифференцированных на ткани многоклеточных организмов»¹.

Дальнейшая разработка концепции тканевой эволюции Заварзина позволила определить закономерности развития тканевых систем и сформулировать общую теорию гистогенеза. Согласно этой теории ткани развиваются, начиная с зиготы, в течение всего онтогенеза. Они определяют развитие всех сторон клеточного строения животных. Поэтому в гистогенезе, как и в онтогенезе, имеются три этапа: начальный, зачатковый и тканевый.

В данной главе будут рассмотрены особенности гистогенеза у некоторых представителей кишечнополостных, кольчатых червей, членистоногих и позвоночных животных, а также человека.

В огромной литературе, посвященной кишечнополостным животным, как отмечает А. А. Заварзин, «гистологические факты попадают только случайно»². Это отставание цитологических и гистологических исследований имеет место и в настоящее время. При описании морфологии кишечнополостных и сейчас еще нередко основываются на принципе двуслойности строения. Наружный слой, составляющий кожный покров, при этом обычно называют эктодермой, а внутренний, составляющий стенку кишки, — энтодермой. Между ними отмечается бесструктурная мезогля в виде опорной пластинки. Все клеточные элементы,

¹ Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. В кн.: Избранные труды. Т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953, с. 72.

² Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. В кн.: Избранные труды. Т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953, с. 164.

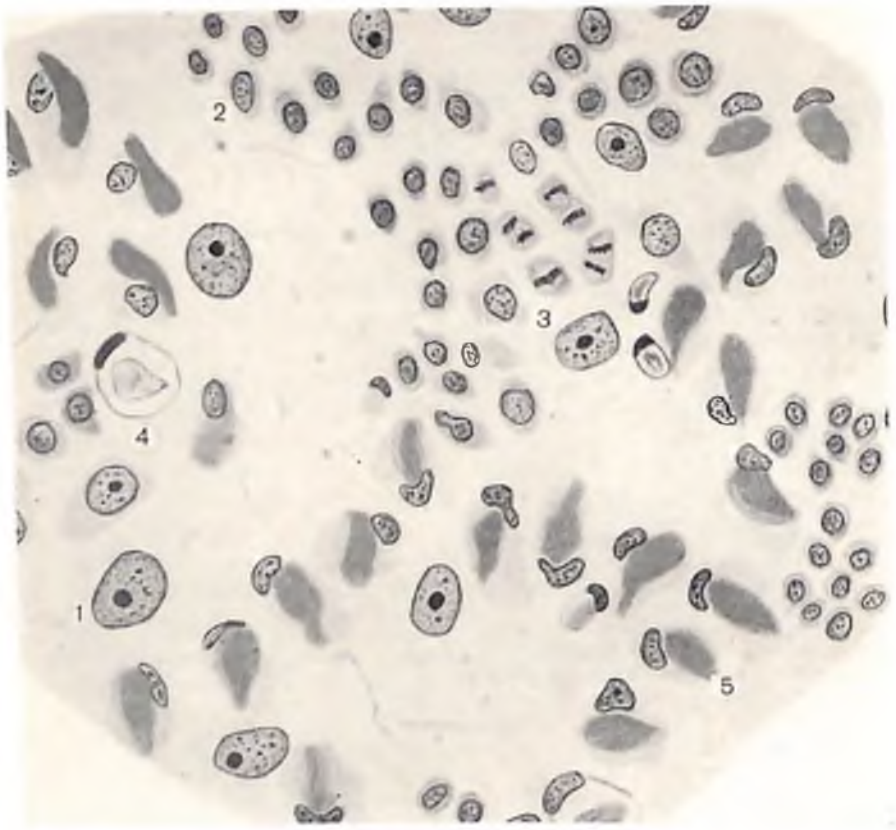


Рис. 2. Кожа (эктодерма) гидры с базальной стороны. Часть эпителиально-мышечных и интерстициальных клеток удалена.

1 — ядро эпителиальных клеток; 2 — интерстициальные клетки; 3 — митозы интерстициальных клеток; 4 — стрекательные клетки; 5 — эпителиально-мышечные клетки. Плоскостной препарат. Окраска железным гематоксилином (Ж. гем.). Ок. 10. об. мм. 100.

как, например, мышечные, нервные, а также мезоглея (Н. А. Ливанов, 1914), рассматриваются как ингредиенты указанных слоев. Подобная трактовка, касающаяся мезоглеи, по мнению А. А. Заварзина, является ошибочной. Собранные им в литературе, хотя и немногочисленные, факты позволили ему с достаточной убедительностью показать, что мезоглея кишечнополостных имеет мезодермальную природу и образует ткань внутренней среды. В этом отношении представители указанного типа животных принципиально не составляют исключения среди других типов многоклеточных, имеющих тканевую организацию.

Что касается эктодермы, то у ряда представителей кишечнополостных, как, например, у гидры и др., она рассматривается как единая структура, в которой окончательно еще не произошло разделения на эпителиальную и мышечную ткани. Подобное

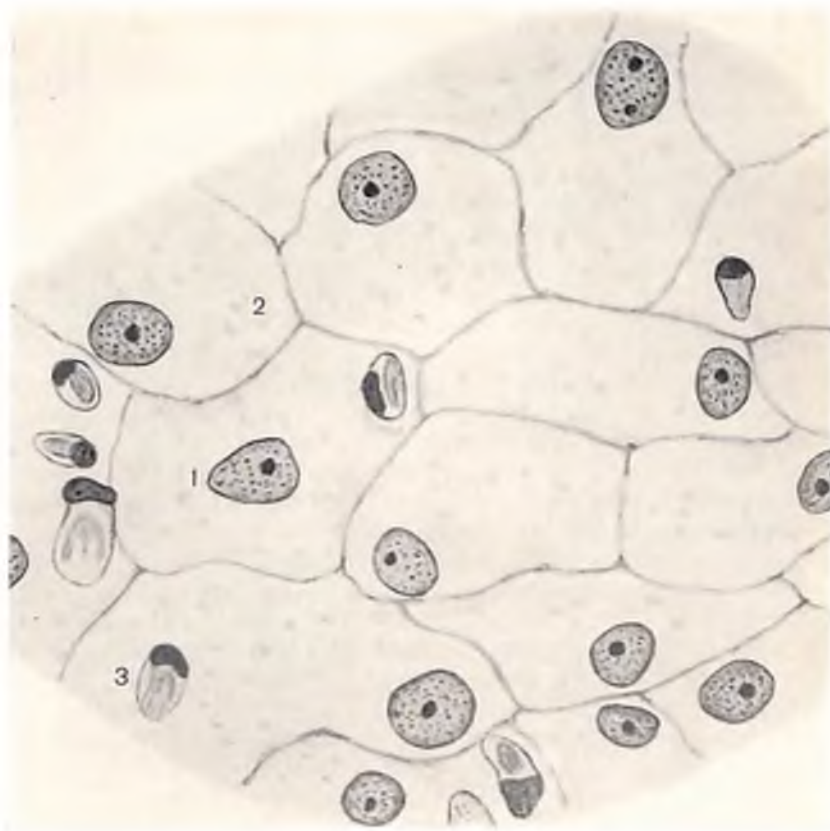


Рис. 3. Кожный эпителий гидры с базальной стороны. Интерстициальные и эпителиально-мышечные клетки удалены.

1 — эпителиальные клетки; 2 — границы клеток; 3 — стрекательные клетки. Окраска железным гематоксилином. (Ж. гем.). Ок. 10, об. им. 100.

мнение сохранилось в литературе и в отношении энтодермы этих животных.

При сравнительном изучении соматической мускулатуры разных представителей кишечноротовых (С. И. Щелкунов, 1955) была установлена различная сложность строения этой ткани. Оказалось, что здесь можно встретить самые разнообразные ее формы — от примитивной, образованной так называемыми эпителиально-мышечными элементами, до поперечнополосатой симпластической. Наряду с этим было установлено, что кожный покров пресноводной гидры, называемый эктодермой, представляет неоднородную в тканевом отношении структуру (рис. 2). Описанные в ней покровные, эпителиально-мышечные, нервные и интерстициальные клетки по своей потенции и цитотипической характеристике не образуют однородной генерации. С помощью

метода плоскостных препаратов в составе так называемой эктодермы удалось выявить несколько тканевых образований. Прежде всего — это кожный эпителий, структура которого определяется по наличию как плоских покровных клеток, так и находящейся между ними группы стрекательных клеток полиморфного характера (рис. 3). Другой тканью является мышечная, лежащая непосредственно под эпителием и образованная эпителиально-мышечными элементами. Название этих клеток неудачно: оно не соответствует их природе и действительному положению и отражает неправильное допущение того, что якобы ядродержащая часть этих клеток лежит в одном ряду с эпителиальными клетками в составе покровного пласта, находясь в непосредственном контакте с внешней средой (Schneider, 1890; Г. И. Роскин, 1918, и др.). В действительности же эта часть мышечных клеток лишь прилегает к базальной поверхности эпителия и непосредственной связи с внешней средой не имеет. Подобные мышечные клетки находятся также и в связи с кишечным эпителием.

Наиболее резко в составе эктодермы выделяется тканевая структура, образованная нервными клетками. Чувствительные клетки в ней занимают периферическое положение и связаны с эпителием. Перечисленные элементы в многотканевом комплексе эктодермы в морфологическом отношении проявляют различные формы специализации, свойственные покровному эпителию, мускулатуре и нервной системе.

Особое место в составе эктодермы гидры занимают клетки, называемые интерстициальными (см. рис. 2). Они находятся в связи со всеми перечисленными выше структурами и никаких признаков специализации не проявляют. В отличие от остальных эти клетки наиболее мелкие и индифферентны. Многие из них находятся в состоянии митотического деления. Кое-где число делящихся клеток превышает число неделящихся. По размеру интерстициальные клетки не являются строго однородными: они могут быть мелкими, средними и крупными, при этом размер ядер средних клеток по сравнению с ядрами мелких клеток увеличивается вдвое, а крупных клеток — втрое. Митозы в основном наблюдаются в мелких и средних клетках. Согласно литературным данным, интерстициальные клетки представляют собой недифференцированные эмбриональные элементы, за счет которых у взрослой особи развиваются все клеточные формы эктодермы, включая и половые клетки. При вегетативном размножении гидры интерстициальные клетки служат источником формирования тела дочерней особи. Бесспорно, что клетки наиболее резко проявляют генеративные свойства и лишены каких-либо признаков специализации. Однако считать их совершенно недифференцированными нельзя, поскольку они находятся в теле взрослой особи. Они развиваются вместе, в корреляции с другими клетками и достигают определенной степени дифференцировки, сохраняя огромную потенцию к развитию. Вместе с тем интер-

интерстициальные клетки являются общей генеративной частью всех тканевых структур, представленных в теле гидры эпителием (кожный и кишечный), соединительной тканью (мезоглея), мышечной и нервной тканями. Это свидетельствует о полипотентности интерстициальных клеток. Они же дают начало развитию мужских и женских половых клеток, а при вегетативном размножении служат источником развития всей клеточной структуры тела дочерней особи.

Из сказанного следует, что гистогенез всех тканей у гидры имеет общее начало, представленное генеративной системой интерстициальных клеток (рис. 4). Вначале на некотором протяжении гистогенеза развитие различных тканей взаимнообратимо, и только позднее, на более поздних стадиях дифференцировки клеток, эта возможность исключается. Среди окончательно специализированных клеток, различным образом отображающих гистогенетические черты, переходные формы отсутствуют. При вегетативном размножении гидры специализированные тканевые структуры не участвуют в развитии тела дочерней особи. Поскольку интерстициальные клетки представляют общую полипотентную камбиальность всех тканей, постольку они не имеют тканевой детерминации. Лишь у наиболее специализированных элементов тканей выявляется это свойство. Все сказанное выше и характеризует особенность гистогенеза на наиболее раннем (известном нам) этапе эволюции тканей, наблюдаемом у кишечнополостных.

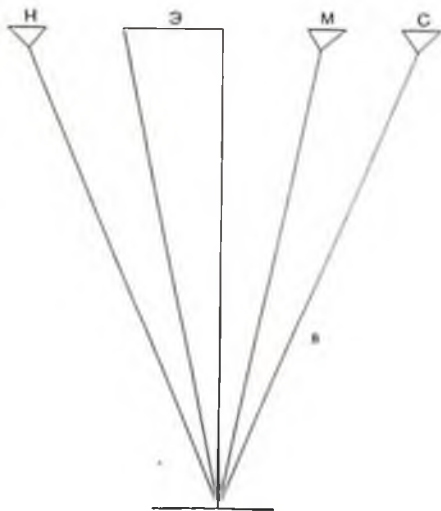


Рис. 4. Схема хода соматического цитогенеза кишечнополостных.

Типы тканей: Н — нервная; Э — эпителиальная; М — мышечная; С — соединительная; в — тканевый этап соматического цитогенеза.

У аннелид вначале возникают провизорные ткани, образующие тело личинки (трохофоры), а позднее — definitive ткани, образующие тело развитого животного. Общий принцип его definitive тканевой организации тот же, что и у кишечнополостных, однако в составе каждого типа уже имеется ряд разновидностей тканей, отличающихся друг от друга некоторыми деталями строения и функции. Система эпителиальных тканей, помимо кожного и кишечного эпителия, пополнилась другими двумя разновидностями — целомическим и выделительным эпителием; оба вида возникли из мезодермального зачатка. В первом случае это произошло в результате образования целома, во вто-



ром — органов выделения. Система тканей внутренней среды стала более разнообразной и сложной прежде всего вследствие возникновения эндотелия кровеносных сосудов и клеток крови, выполняющих трофическую и защитную функцию, а также десмобластического синцития, играющего в некотором смысле роль опорного аппарата (Romier, 1923; А. А. Заварзин, 1934; М. Я. Левина, 1937, и др.). Мышечная и нервная ткани ввиду значительного развития соматической мускулатуры и нервной системы приобрели значительную сложность.

Таким образом, возникшие в ходе эволюции аннелид новые разновидности тканей (эндотелий сосудов, клетки крови защитной и трофической функции, выделительный и целомический эпителий и др.) усложнили общий принцип тканевой организации. В составе каждой системы тканей появились те или иные разновидности. В связи с этим представляет интерес выяснить характер гистогенетических отношений между различными системами тканей и их разновидностями, что, в свою очередь, позволит определить особенности их гистогенеза.

Литературные данные по гистогенезу и реактивности тканей аннелид немногочисленны и чаще вкраплены в анатомические описания (П. П. Иванов, 1903; Н. А. Ливанов, 1904; А. А. Заварзин, 1934, 1938; М. Я. Левина, 1937; Schneider, 1890; Goodrich, 1897, 1900; Gamble, Aschworth, 1900; Romier, 1923; Weitzmann, 1927; Stolte, 1947, и др.). Они показывают, что каждой ткани аннелид свойственны определенные гистотипические черты.

Эпителиальные ткани характеризуются различной специализацией клеток. Так, в составе кожного эпителия, помимо кроющих (всасывающих), кутикулярных клеток, имеются два вида секреторных (слизистых и белковых), а в основании пласта лежат малодифференцированные клетки, служащие источником его развития. Значительно дифференцирован и клеточный состав эпителия кишки. В нем находятся кроющие и железистые клетки. Кроме того, в составе кишечного эпителия имеется камбиальность, представленная малодифференцированными клетками. Мышечная и нервная ткани приобрели также значительную сложность строения (Н. А. Ливанов, 1904; А. А. Заварзин, 1938; Gamble, Aschworth, 1900, и др.). Каждая из них имеет собственный источник развития.

Таким образом, перечисленные выше ткани в обычных физиологических условиях берут начало из разных камбиальных источников и этим отличаются от ранее рассмотренных тканей кишечнополостных животных. Однако остается еще не выясненным, являются ли эти ткани стойко детерминированными. Поскольку в обычных физиологических условиях они в гистогенетическом отношении не связаны между собой, постольку можно предполагать, что им свойственна детерминация. Вместе с тем наличие у аннелид способности к восстановлению значительных отделов тела с развитием при этом регенерационной индиффе-

рентной бластемы, в дальнейшем дифференцирующейся в различные ткани, делает высказанное предположение о наличии детерминации маловероятным. Словом, вопрос о детерминации тканей у аннелид остается открытым, поскольку можно предполагать, что гистотипические особенности у них наименее наследственно закреплены. Особый интерес в этом отношении представляют вновь возникшие клеточные структуры, за счет которых произошло усложнение тканевых систем. К этим структурам прежде всего следует отнести целомический и выделительный эпителий и ткани внутренней среды. Они берут начало из мезодермального зачатка вместе с соматической мускулатурой, а поэтому часто в генетическом отношении ей родственны. Рассмотрим более подробно строение и реактивность этих тканевых структур на плоскостных препаратах у двух представителей аннелид — *Aeneicola marina* и *Lumbricus terrestris*.

Выстилка целома у этих животных представлена мезотелием, образованным на значительном протяжении плоскими, расположенными в один ряд клетками, имеющими с поверхности полигональные очертания. Они представляют в основном мономорфную генерацию. Дифференцировка их выражается в образовании у клеток гетерополярности, что связано с их кроющей функцией. Часть из них приобретает на апикальной поверхности реснички, что обеспечивает движение тока целомической жидкости. На некотором протяжении висцеральной стенки целома выстилкой последнего служит выделительный эпителий, или так называемая хлорогенная ткань. В париетальной стенке у места открывающихся в полость целома воронок нефридиев находится выстилающий их эпителий, несущий выделительную функцию. В отличие от хлорогенной ткани клетки этого эпителия имеют реснички и лишены зернистости. Таким образом, выстилка целома не является однородной, и это объясняется тем, что целом и выделительная система тесно функционально связаны между собой. Несмотря на то что мезотелий и две разновидности выделительного эпителия участвуют в образовании выстилки целома, все же между ними нет переходных структур, которые указывали бы на существование общего источника развития в обычных физиологических условиях.

Кнаружи от мезотелия располагаются соединительнотканые и мышечные элементы. Первые представлены десмобластами и свободными клеточными формами, вторые — мышечными волокнами. Кроме того, здесь же находятся клетки, которые составляют особую генерацию. Они чаще лежат поодиночке или небольшими группами и не имеют постоянной формы. В одних местах от их тела отходят сложно разветвленные, резко контурированные на всем протяжении отростки (рис. 5). В других участках клетки имеют небольшое количество отростков, которые иногда отсутствуют вовсе. В последнем случае клетки принимают вид вытянутых с неправильными контурами пластинок, каждая из

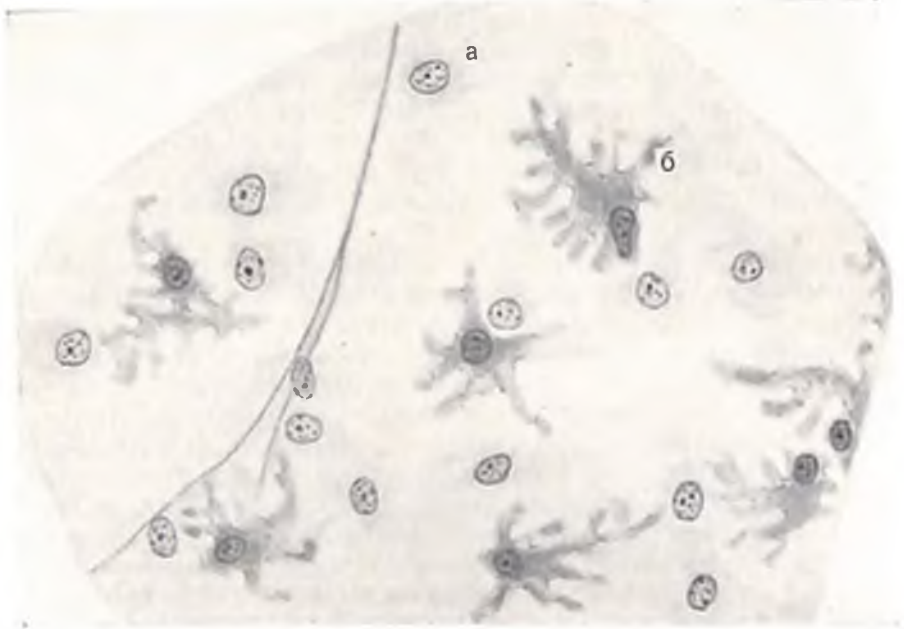


Рис. 5. Мезотелий дождевого червя (а), к базальной поверхности которого прилегают отростчатые малодифференцированные (камбиальные) клетки — необласты (б). Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

которых в разных участках имеет различную толщину. Часто клетки подобной формы располагаются в тесной связи с мышечными волокнами и поэтому имеют на своей поверхности их отпечатки (рис. 6). В морфологическом отношении рассматриваемые клетки существенно отличаются от клеток целомического и выделительного эпителия, клеток соединительной ткани и мышечных волокон. Они должны быть отнесены к тем клеткам, которые в литературе описывают под различными названиями и считают совершенно недифференцированными. Нередко их называют необластами. В случае восстановления значительной части тела подобные элементы считают источником развития всех тканей. В нормальных условиях удается установить их генетическую связь с мышечными волокнами.

На тонких плоскостных препаратах, где удается выделить слой названных выше клеток и связанных с ними отдельных мышечных волокон, лежащих под париетальным листком мезотелия, между указанными элементами можно наблюдать переходные формы, свидетельствующие об их генетическом родстве (см. рис. 6). Как уже было сказано, малодифференцированные клетки могут иметь разную форму. Наименее дифференцированными из них являются, по-видимому, клетки с большим числом отростков. Они непосредственно не связаны с мышечными волокнами,

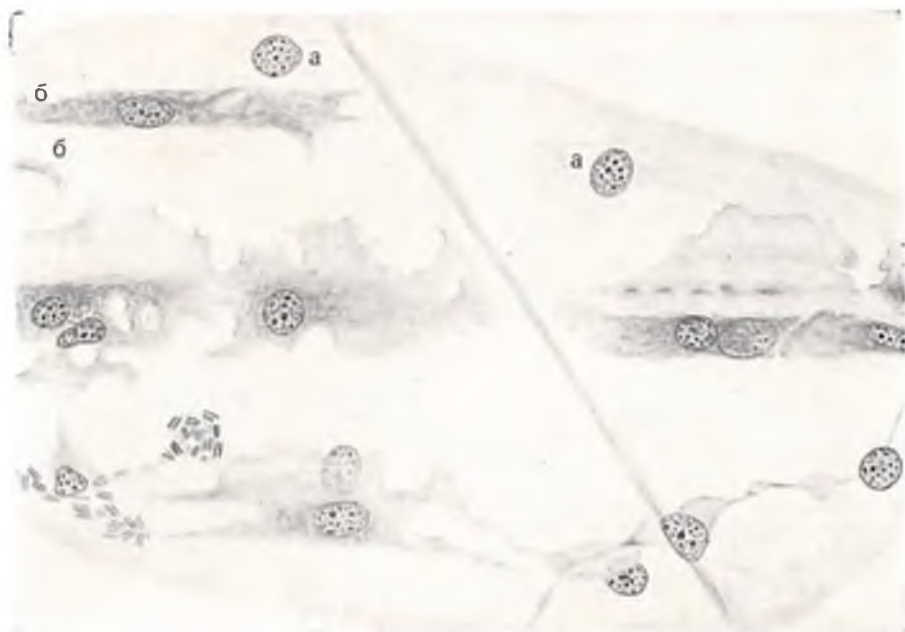


Рис. 6. Мезотелий дождевого червя с базальной стороны (а) с прилегающими к нему камбиальными клетками (б); последние имеют различную форму — от звездчатой до сильно вытянутой, веретенообразной. Пленочный препарат. Ж. тем. Ок. 10, об. 90.

однако среди них заметны лежащие вдоль мышечных волокон вытянутые клетки с интенсивно окрашенной цитоплазмой. Наконец, есть и очень длинные клетки, имеющие сократимую часть, свойственную мышечному волокну, но еще не представляющие собой в полной мере развитых мышечных волокон. Перечисленный ряд клеток можно рассматривать как различные стадии развития мышечных волокон, источником возникновения которых являются описанные выше отростчатые клетки. Среди последних отмечаются митотически делящиеся элементы.

Представленные данные позволяют считать, что подобные клетки обладают большой потенцией к развитию и являются камбиальной частью мышечной ткани. Однако обладает ли указанный камбий только мюогенными свойствами — остается недоказанным. В нормальных физиологических условиях других путей их дифференцировки подметить не удается. Возможно, что превращение этих клеток в мезотелиальные, соединительнотканые или какие-либо другие элементы мезодермальной природы происходит лишь при изменении условий. Такое допущение можно сделать на основании литературных данных, поскольку этим клеткам приписывается весьма широкая потенция. Для проверки указанного положения были поставлены опыты на *Lumbricus terrestris*. У животных повреждали вентральную часть стенки те-



Рис. 7. Регенерат на месте повреждения парietальной стенки целома. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

ла со стороны целома. При этом часть парietального листка мезотелия и лежащие под ним мышечные и другие элементы погибали. Постепенно на месте травмы возникал регенерат, который имел однородное строение (рис. 7). Источником его возникновения служат указанные выше камбиальные элементы. На месте регенерата в результате его дифференцировки образуется новый мезотелий и подлежащие клетки соединительной ткани — десмобласты и мышечные волокна. То, что из возникшего на месте травмы клеточного регенерата развиваются клетки, принадлежащие разным тканям, указывает на полипотентность регенерата и образующих его камбиальных клеток. Если повреждение захватывало часть хлорогенной ткани, то позднее из образовавшегося регенерата наряду с указанными выше структурами возникала также и хлорогенная ткань.

Таким образом, потенция к развитию камбиальных клеток настолько широка, что при повреждении небольшого участка парietальной стенки целома они могут служить источником для развития всех производных мезодермы: мышечной и соединительной ткани, мезотелия и выделительного эпителия. Они составляют полипотентную клеточную структуру, которая в пор-

мальных условиях проявляет главным образом многонные свойства, а при репаративной регенерации обуславливает также развитие целомического и выделительного эпителия и соединительной ткани. Поскольку для указанных тканей мезодермального происхождения камбиальность является общей, постольку эти ткани нельзя считать детерминированными. Исходя из сказанного, можно ход гистогенеза разных тканей представить так, как указано на рис. 8. Основные пограничные ткани — кожный и кишечный эпителии — еще в эмбриогенезе, когда их материал был представлен двумя различными зачатками, обрели особые и разные пути развития. Далее система пограничных тканей пополнилась двумя разновидностями эволюлирующих структур мезодермы — мезотелием и выделительным эпителием. Как показывают приведенные выше экспериментальные данные, эти виды эпителия имеют даже в постэмбриональном периоде общее начало с мышечной и соединительной тканями. Первая система у аннелид выделилась и приобрела очень рано в онтогенезе особый путь развития.

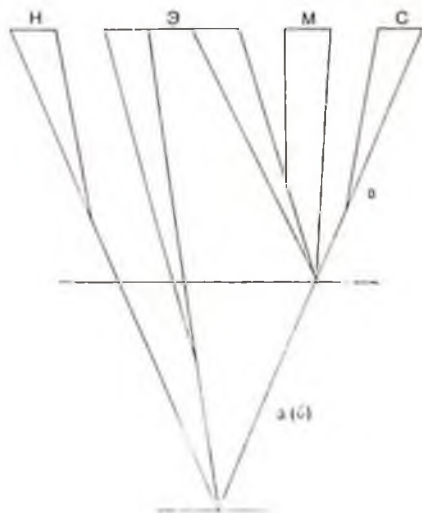


Рис. 8. Схема хода соматического цитогенеза аннелид.

Типы тканей: Н — первая, Э — эпителиальная; М — мышечная; С — соединительная; а — начальный, б — зачатковый, в — тканевый этапы соматического цитогенеза.

Представленные на схеме (см. рис. 8) в суммарном виде данные о направлениях гистогенеза разных тканевых систем у аннелид значительно отличаются от аналогичной картины кишечнополостных животных. У последних гистогенез всех систем тканей имеет общее начало, тогда как у аннелид общее начало свойственно лишь производным мезодермы, а каждая ткань в отдельности имеет свой источник развития. Подобная картина наблюдается в нормальных физиологических условиях, а также при тканевой реактивности. Процесс регенерации значительных частей тела животного протекает гораздо сложнее. Как показывают опубликованные данные, в течение этого процесса образуется клеточный регенерат, индифферентный в морфологическом отношении. В дальнейшем в результате его дифференцировки образуются, помимо тканей мезодермальной природы, также и те ткани, которые в нормальных условиях имели собственную камбиальность. Следовательно, при восстановлении утраченной части тела все ткани ее возникают не преемственно каждая от ранее существующей, а из общей клеточной регенерационной бла-

стемы. Источником последней считают описанные выше камбиальные клетки, которые в нормальных условиях гистогенетически связаны с мезодермальными производными. Такое понимание источника органиной регенерации не может являться единственным. На наш взгляд, можно дать этому процессу и другую трактовку, а именно — считать регенерационную бластему структурой, возникшей не только из камбиальных элементов мезодермальных производных, но и из собственной камбиальности всех других тканей. И то, что образовавшаяся в условиях регенерации организма бластема является однородной, свидетельствует о возможности взаимного превращения малодифференцированных элементов различных тканей. Несомненно, что такое превращение имеет место в эмбриогенезе. Во взрослой же особи оно, очевидно, возможно при органиной регенерации в случае образования регенерационной бластемы и ее последующей дифференцировки.

Все сказанное выше позволяет считать, что у рассмотренных представителей аннелид гистогенез разных тканей, за исключением тех, которые возникают из мезодермы, в нормальных условиях имеет различные обособленные пути, и в постэмбриональном периоде ткани возникают из разных камбиальных источников. Однако последние еще не стали детерминированными и в условиях органиной регенерации, по-видимому, способны к взаимным превращениям.

Что касается особенностей развития и строения провизорных тканей, то этот вопрос остается крайне слабо изученным. Известно, что они развиваются очень рано и относятся к четырем системам тканей личинки, осуществляя различные стороны ее жизнедеятельности. Эти ткани тесно связаны с дефинитивным матривалом.

Для характеристики гистогенеза у членистоногих используют ткани насекомых и десятиногих раков, у которых они наиболее изучены. Особенно рано, так же как и у аннелид, у этих животных развиваются провизорные ткани, образующие личинку и обуславливающие ее деятельность. Они представлены четырьмя системами, осуществляющими элементарные жизненно важные функции. В конце метаморфоза по мере развития дефинитивных структур эти ткани подвергаются инволюции.

Общий характер строения дефинитивных тканей у членистоногих приобрел некоторые отличия от ранее рассмотренного у аннелид. Ткани одних систем у членистоногих усложнились, других — стали как бы несколько проще, а может быть, и сложнее вследствие частичной редукции органов. Так, в составе системы пограничных тканей кожный эпителий у этих животных проявляет сложную дифференцировку в связи с образованием хитинового скелета, дыхательной системы и секреторного сложного аппарата. Кишечный эпителий закрепил в своей природе гистогенетические свойства, связанные с осуществлением пищеварения и

всасывания. Несмотря на некоторую редукцию вторичной полости тела, целомический эпителий проявляет присущую ему гистотипическую потенцию. Выделительный эпителий входит в состав мальпигиевых сосудов и представлен жировым телом, которое также связано с целомом. Развитие всех указанных разновидностей эпителия в постэмбриональном периоде осуществляется из различных источников.

Следует также заметить, что группа эпителиальных тканей у членистоногих пополнилась новой разновидностью, возникшей в ходе эволюции нервной системы. Этой разновидностью является глия, несущая разграничительную функцию и образующая оболочки, отделяющие ганглии и отходящие от них скопления нервных проводников от других тканей. Группа тканей в внутренней среде благодаря значительной редукции кровеносной системы и целома, а также ввиду тесной связи между этими образованиями, также приобрела некоторые особенности. Подробный обзор литературных данных, касающихся строения этой ткани, представлен в монографии А. А. Заварзина (1946). Результаты изучения соединительной ткани в нормальных и экспериментальных условиях (Ф. М. Лазаренко, 1923; Е. С. Данини, 1924; Е. М. Вермель, 1938; Schneider, 1902; Grobpen, 1911, и др.) показывают, что ей присущи определенные гистотипические свойства. Развивается эта ткань из соответствующего камбияльного источника. Соматическая мышечная ткань у артропод представлена как гладкими, так и поперечнополосатыми симпластическими элементами. Обе разновидности имеют свои источники развития. Нервная система приобрела также вспомогательную глиальную структуру, несущую опорную и трофическую функции. На тканевом этапе онтогенеза ей свойственна, по-видимому, дифференцированная камбияльность для нейронов и глии.

Не имея возможности более подробно останавливаться на характеристике каждой системы тканей у артропод, ограничимся общей схемой их гистогенеза, представленной на рис. 9. На ней горизонтальными линиями ограничены три этапа в гистогенезе: начальный (дозачатковый), зачатковый и тканевый. Последний отвечает развитию тканей в постэмбриональном периоде, на

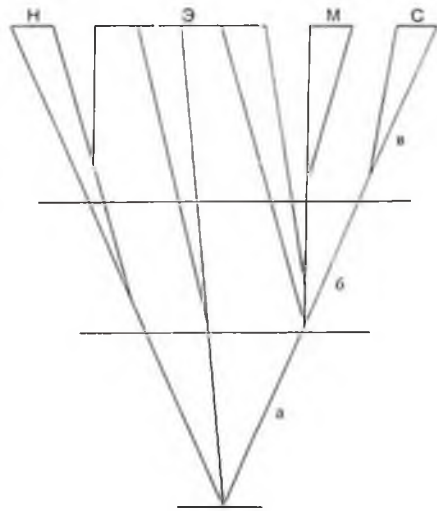


Рис. 9. Схема хода соматического цитогенеза артропод. Обозначения те же, что на рис. 8.

протяжении которого основные ткани имеют отдельные собственные источники развития. Для некоторых из них на зачатковом этапе источник развития был общим. И только на начальном этапе онтогенеза всем тканям свойственно общее начало. Если сопоставить представленную схему с аналогичными схемами гистогенеза аннелид и кишечнорастных, то не трудно заметить характер усложнения этого процесса в ходе эволюции. Общее начало всех гистогенезов, наблюдаемое на тканевом этапе у кишечнорастных, у аннелид и артропод как бы сдвинулось на ранний этап эмбриогенеза. Развитие тканей мезодермальной природы из общего источника, имеющее место у аннелид в постэмбриональном периоде, сдвинулось у артропод на зачатковый этап эмбриогенеза. У артропод все ткани в постэмбриональном периоде берут начало из присущих им камбиальных источников.

Гистогенез и реактивные изменения тканей у позвоночных животных и человека изучены наиболее широко. Для сопоставления их гистогенеза с аналогичным процессом кишечнорастных, аннелид и артропод нет необходимости приводить дополнительные материалы и давать подробную характеристику отдельным тканевым системам. Поэтому ограничимся общими замечаниями о тканях позвоночных животных. Как известно, здесь система пограничных тканей представлена пятью разновидностями, берущими начало в эмбриогенезе из различных зачатков: кожной эктодермы, кишечной энтодермы, спланхнотомы, прехордальной и нервной пластинок. На тканевом этапе онтогенеза каждая из них имеет свой источник развития и является детерминированной.

Ткань внутренней среды, несмотря на резкую морфологическую и функциональную дифференциацию ее многочисленных разновидностей, обладает по существу единой камбиальностью. Источники развития ее разновидностей не детерминированы и при изменении условий способны к метамлазии.

Сократимая ткань, представленная соматической мускулатурой, имеет большую потенцию к развитию. Однако источник ее развития не является морфологически выраженной камбиальностью. В измененных условиях эта ткань не образует других родственных ей мезодермальных структур, сохраняя присущие ей гистотипические особенности. Группа сократимых тканей пополнилась разновидностями, возникшими из мезенхимы, нервной зачатка и кожной эктодермы, гистотипические свойства которых окончательно еще не определились. В генетическом отношении эти разновидности еще находятся в связи с исходными тканями иного рода деятельности, и только в функциональном и морфологическом отношении их можно отнести к группе сократимых тканей.

Возбудимая ткань нервной системой, представленная весьма дифференцированными нейронами, в высокой степени специализирована и по существу лишена камбиальности как таковой,

за исключением ганглиев вегетативного отдела, лежащих на периферии. В составе их выявлены малодифференцированные первичные клетки, лишённые отростков (С. И. Колосова, 1953; Н. Г. Колосов, 1954; А. П. Гладкий, 1958, и др.). Разновидности глиальных тканей (эпендимо-глиальный эпителий, астроцитная глия и др.) обладают большой потенцией к развитию. Вопрос о том, обладают ли детерминацией отдельные разновидности глии, остается пока открытым.

Сказанное выше позволило составить общую схему гистогенеза, представленную на рис. 10. Горизонтальные линии на ней разделяют три этапа онтогенеза. Начальный этап определяется наличием индифферентного клеточного материала, способного к взаимному превращению. Зачатковый этап свойствен зародышу, уже имеющему осевую организацию. В соответствии с занимаемым положением в теле зародыша разные участки клеточного материала приобретают неодинаковые свойства, благодаря которым их взаимная превращаемость становится невозможной.

На тканевом этапе клеточный материал каждой ткани имеет постоянные ему присущие гистотипические черты. Эта динамика развития соматических клеток выражает собой различные ступени реализации наследственности.

Далее необходимо более подробно рассмотреть гистогенез человека. Если на тканевом этапе этот процесс достаточно широко изучен, то в отношении начального и зачаткового этапов данные весьма немногочисленны и противоречивы. Теоретической позицией всех исследователей, изучавших эмбриональное развитие человека, является теория зародышевых листков. Hertwig (1906) считал, что для понимания формообразования животных теория зародышевых листков по важности является равной клеточной теории. П. Г. Светлов (1963) рассматривает теорию зародышевых листков как выражение прототипа или общего морфологического принципа развития всех многоклеточных животных. Зародышевые листки получили историческое толкование в теории гастрен (Haeckel, 1877) и в теории планулы (Lankaster, 1877). Обе теории возникновения многоклеточных, касаясь ме-

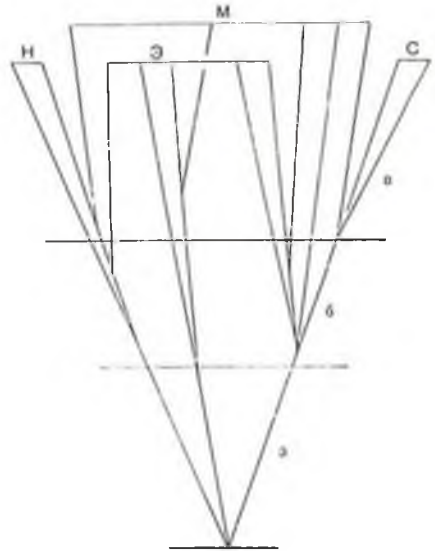


Рис. 10. Схема хода соматического цитогенеза поименованных. Обозначения те же, что на рис. 8.

ханизма возникновения энтодермы, указывают путь инвагинации или путь деляминации.

На основе данных изучения развития медуз И. И. Мечников (1886), допуская первичность внутриклеточного пищеварения, отметил иной путь происхождения многоклеточных. Согласно созданной им теории ларенхимеллы или фагоцителлы, предок многоклеточных животных имел наружный покров, обеспечивающий подвижность, — кинобласт и внутреннюю среду, клетки которой обладали способностью к амебондному движению и фагоцитозу, а также несли пищеварительную функцию. Что касается энтодермы, то она возникла позднее при переходе к внеклеточному пищеварению в результате дифференцировки клеток внутренней среды. Теория фагоцителлы Мечникова послужила основой трудов А. А. Заварзина при выявлении истоков тканевой эволюции. Достижения в области экспериментальной эмбриологии и более детальное изучение развития клеточного строения зародышей создали условия для глубокого анализа процесса эмбриогенеза. В разных участках клеточного материала ранних зародышей были обнаружены различные потенции развития, вследствие чего в ходе эмбриогенеза в природе клеток закрепляются и различные свойства. Эмбриональные зачатки приобретают различную детерминацию, и развитие их становится необратимым. Эти данные вступили в противоречие с общепринятыми представлениями о зародышевых листках как однородных и индифферентных структурах. Поэтому теория зародышевых листков стала терять былое познавательное значение. Число ее сторонников постепенно уменьшилось. В связи с этим П. Г. Светлов указывает, что «даже такой осторожный исследователь, как П. П. Иванов, эмбриолог с широчайшей морфологической эрудицией, проявил некоторую неустойчивость в этом вопросе»¹.

В свете исторического возникновения тканей теория гастрен получила убедительную негативную оценку в работе А. А. Заварзина (1946). Автор вместе с этим отрицательно отнесся и к теории зародышевых листков, понятие о которых, по его мнению, может удерживаться в литературе только в формальном значении. Ссылаясь на данные Wilson (1892), Driesch (1894), Vogt (1925), Spermann (1938) и др., он указывает, что не только зародышевые листки гастролы, но «даже самый первичный зародышевой листок — бластодерма — неоднородна и представляет определенную конфигурацию эмбриональных зачатков, находящихся еще в индифферентном состоянии. Эта конфигурация (а не эктодерма или энтодерма) филогенетически обусловлена, и весь эмбриональный процесс — в разных стадиях развития представляет собой тот или иной способ превращения яйца в организм животного — способ, обусловленный видовой принадлежно-

¹ Светлов П. Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке. — «Арх. анат», 1963, т. 64, вып. 4. с. 16.

стью животного»¹. Так, например, в типе иглокожих способ превращения зиготы в развитый организм сопровождается чрезвычайно ранним и бурным развитием провизорных тканей и их высокой активностью. Вследствие этого эмбриогенез завершается образованием временной формы животного — личинки, обладающей билатеральной симметрией. Общий же принцип организации, свойственный иглокожим, — радиальная симметрия — возникает позже — в процессе метаморфоза, в результате развития зачатков definitivoных тканей.

У хордовых важнейшим моментом в указанном превращении является образование вначале презумптивных зачатков, а затем различным образом детерминированных зачатков, образующих осевой комплекс, служащий источником развития definitivoных тканей и их взаимоотношений. Осевой комплекс представляет принцип организации, свойственный лишь хордовым животным. Это превращение возможно на основе деятельности провизорных структур, выраженной в различной степени. Итак, в каждом типе животных соответственно их особенностям организации имеется свой особый способ превращения.

Прежде чем приступить к рассмотрению гистогенеза человека, необходимо коротко коснуться начального и зачаткового этапов гистогенеза птиц. Клеточную дифференцировку на протяжении указанных этапов можно проследить детально лишь на пленочных препаратах (С. И. Щелкунов, 1958). Однако до настоящего времени исследователи, изучающие данный вопрос, пользуются лишь методом срезов.

На срезах куриного зародыша на зачатковом этапе выступает отчетливо поверхностный слой дискобластулы, тогда как строение глубокого слоя рассмотреть не удается. На месте этого слоя находятся богатые желтком элементы значительного размера, то соединенные с нерасчлененным желтком, то лежащие свободно; они получили название желточных шаров. В отдельных шарах удается видеть ядра, в других они отсутствуют. Это побудило некоторых исследователей принять желточные шары за живое неклеточное вещество, которое превращается в клетки. Таким образом, структура глубокого слоя дискобластулы птиц до недавнего времени была белым пятном в эмбриологии. Данные по этому вопросу имеют большое принципиальное значение, так как позволяют понять не только развитие клеточного строения птиц, но также млекопитающих и человека².

Начальный этап гистогенеза птиц характеризуется неравномерным развитием клеточного материала дискобластулы (С. И. Щелкунов, 1949). Наиболее отстают развитие клеток глу-

¹ Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. В кн.: Избранные труды. Т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953, с. 49.

² Щелкунов С. И. Клеточная теория и развитие тканей. Л., Медгиз, 1958, с. 161—180.

бокого слоя, при этом клетки центральной части его окончательно обособляются от общей желточной массы только в конце начального этапа. Процесс их обособления нами был детально прослежен на пленочных препаратах глубокого слоя вместе с прилежащим к нему тонким слоем желтка. Изучение этих препаратов показывает, что глубокий слой дискобластулы возникает *in situ* в результате деления клеток, связанных с желтком, а не путем инвагинации или делamination материала поверхностного слоя. Между поверхностным и глубоким слоями имеется щелевидной формы бластоцель. Некоторые исследователи ошибочно принимают за бластоцель подзародышевую полость, которая в действительности является артефактом, возникшим при обработке материала во время фиксации.

На зачатковом этапе гистогенеза выявляется осевая организация тела зародыша, образованная определенными зачатками. Она соответствует общему плану строения хордовых животных независимо от того, будет ли зародыш двуслойным (лапсетник) или трехслойным (позвоночные). Этот этап определяется не обособлением зачатка энтодермы, а возникновением у зародыша осевого комплекса различно детерминированных зачатков.

Данные экспериментальной эмбриологии и гистологии показывают, что в течение начального этапа гистогенеза клетки презумптивных зачатков обладают широкой потенцией к развитию и являются тотипотентными. Этим и объясняется то, что презумптивные зачатки способны к взаимопревращению. В дальнейшем наступает зачатковый этап гистогенеза, когда клеточный материал приобретает зачатковую детерминацию. У каждого зачатка она становится своей, особой, и поэтому материал разных зачатков не способен к взаимному превращению. Клеточный материал зародыша при переходе от начального этапа к зачатковому проходит критический рубеж, определяющий его качественные изменения. Вследствие этого обратимость развития становится невозможной.

На основании данных сравнительного изучения клеточного развития в эмбриогенезе позвоночных животными нами (С. И. Щелкунов, 1954) было расшифровано по микрофотографиям реальное строение зародыша $7\frac{1}{2}$ дня, описанного Hertig и Rock (1941). Предложенное нами понимание строения указанного зародыша (рис. 11) коренным образом отличается от того, которое было дано авторами.

Большое значение в установлении истинного строения зародыша $7\frac{1}{2}$ дня имели данные изучения эмбриогенеза рыб, птиц и млекопитающих, а также развития провизорных структур у эмбрионов различных позвоночных животных и человека (С. И. Щелкунов, 1946, 1958).

Благодаря материалам, опубликованным Hertig и Rock, а также Hertig, Rock, Adams и Mulligan (1954), стало понятным направление дифференцировки клеток на начальном этапе ги-

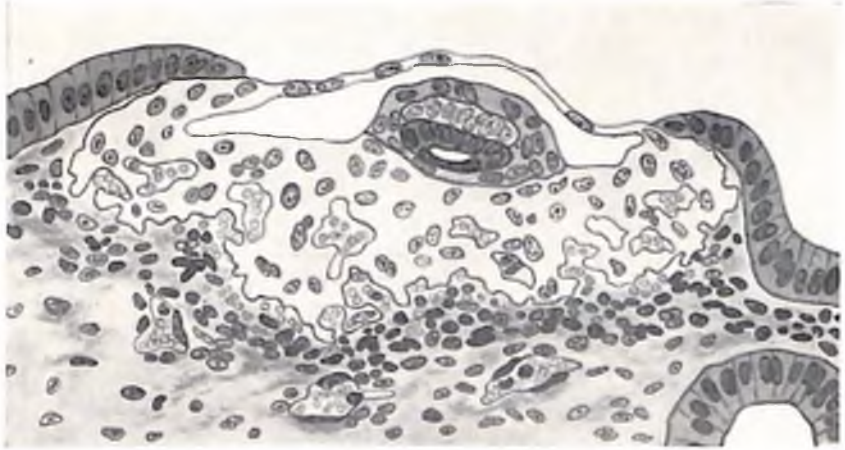


Рис. 11. Зародыш человека 7 $\frac{1}{2}$ дня. Рисунок сделан в результате расшифровки микрофотографии по Hertig и Rock на основе данных сравнительного изучения эмбриогенеза позвоночных.

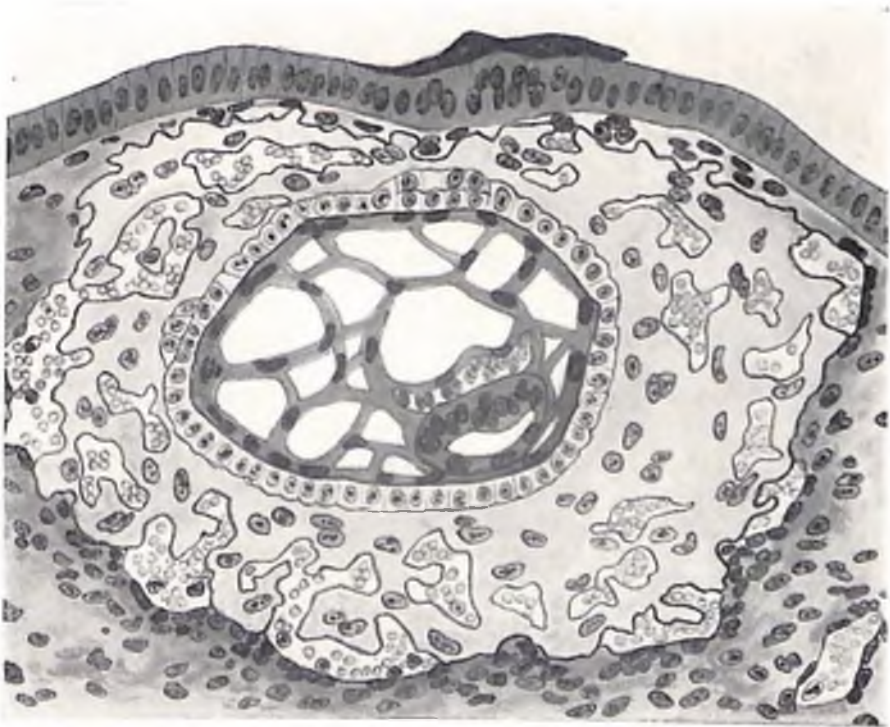


Рис. 12. Зародыш человека 11 $\frac{1}{2}$ дня (по Hertig, Rock).

стогенеза человека. Промежуточных стадий между зародышами $5\frac{1}{2}$ и $7\frac{1}{2}$ дня пока не найдено. Однако зародыши указанных стадий, а также зародыш $11\frac{1}{2}$ дня дают достаточно ясное представление об этом процессе.

У зародыша $7\frac{1}{2}$ дня отсутствуют эмбриональные зачатки, образующие осевой комплекс, поэтому нет оснований считать его стадией зачаткового этапа гистогенеза. Зародыш $11\frac{1}{2}$ дня также не имеет этих особенностей (рис. 12). У зародыша 15 дней наблюдается разрастание клеточного материала первичной полоски. Это свидетельствует о том, что у данного зародыша уже идет процесс выявления зачатков и образования ими осевого комплекса. Начинается же этот процесс, по-видимому, раньше — между 12-м и 13-м днем.

У плацентарных млекопитающих и человека отсутствие в яйцевой клетке желтка и белковой оболочки влечет за собой появление трофобласта. Последний начинает свое развитие сразу после деления зиготы, от одного из бластомеров, называемого светлым. Деление последнего повторяется многократно и происходит значительно быстрее, чем деление другого бластомера. Эта быстро развивающаяся генерация клеток и является источником возникновения трофобласта, который образует поверхностный слой зародыша. Во время движения зародыша в половых путях материнского организма трофобласт резорбирует из окружающего белкового секрета необходимые для зародыша материалы. Он осуществляет также имплантацию, выделяя ферменты, лизирующие ткани слизистой оболочки матки. Далее при участии трофобласта осуществляются и другие важные функции.

По характеру своей деятельности трофобласт аналогичен перибласту и желточному эпителию рыб, а также желточному эпителию рептилий и птиц. Это наиболее рано возникающая ткань. В строении трофобласта отражен основной принцип пограничной ткани, поскольку он непосредственно связан с внешней средой. Через него осуществляются обменные процессы между зародышем в целом и окружающей его средой. Поведение трофобласта как ткани проявляется с момента полного обрастания поверхности всего остального клеточного материала зародыша, составляющего так называемый эмбриобласт.

Возникновение трофобласта возможно лишь в результате гетерохронного развития клеточного материала зародыша. Поэтому клеточная структура зародыша с самого начала развития является неоднородной. При наличии трофобласта она не может быть индифферентной. Позднее трофобласта появляется провизорная (внезародышевая) мезенхима. Это следующая за трофобластом рано развивающаяся ткань зародыша. Она возникает у зародыша человека задолго до появления дефинитивной мезенхимы. Таким образом, эмбриобласт служит источником разновременного (гетерохронного) развития провизорных и дефинитивных структур.

На начальном этапе онтогенеза человека взаимозависимость развития соматических и половых клеток совершенно не выявлена. В отношении ее пока могут быть лишь гипотезы. Нам представляется наиболее вероятным рассматривать сохранение половыми клетками тотипотентности как проявление их отставания в развитии от соматических клеток. Это возможно в результате временного выпадения их из сферы влияния качественно изменяющегося в ходе образования зачатков (а позднее тканей) дефинитивного клеточного материала, поскольку в это время половые клетки находятся в составе внезародышевых тканевых структур желточного мешка. Позднее, на сомитной стадии развития зародыша, когда происходит миграция гонциотов в энтеллий задней кишки и оттуда через корень дорсальной брыжейки — к закладкам половых желез, они продолжают сохранять тотипотентность. Подобное состояние половых клеток, по-видимому, объясняется тем, что уровень развития дефинитивных структур стал весьма высоким, и тот этап, на котором они могли влиять на развитие тотипотентных клеток, уже пройден. Подобное допущение находится в соответствии с положением о внегонадном происхождении первичных половых клеток, получившем подтверждение в ряде работ, выполненных на млекопитающих (В. Я. Рубашкин, 1908, 1912; Л. И. Фалли, 1968; А. Г. Семенова-Тян-Шанская, 1969; А. Г. Семенова-Тян-Шанская и А. Г. Кнорре, 1972; Fuss, 1911; Politzer, 1928, 1933; Everell, 1943; Witschi, 1948; Baxter, 1950; Pinkerton, McKay, E. C. Adams, Hertig, 1961, и др.).

Таким образом, на протяжении начального этапа онтогенеза человека вследствие гетерохронного развития клеточного материала возникают структуры различной зрелости и различного значения. Раньше всего появляются в определенной последовательности провизорные ткани, выражающие собой адаптацию эмбриогенеза. Затем выявляются дефинитивный соматический клеточный материал в виде презумптивных зачатков и первичные половые клетки (гонциоты). На последующем этапе (гастрюляции) возникают различно детерминированные зачатки, образующие в целом осевую организацию тела.

Несмотря на то что приведенные выше данные полностью отвергают наличие зародышевых листков в развитии человека, они не умаляют того познавательного значения теории зародышевых листков, которое эта теория имела в развитии сравнительной эмбриологии. Нельзя не учитывать, что в прошлом столетии знания о развитии зародыша были весьма общими. В сущности констатировалось то, что свойственно развитию всякого зародыша многоклеточных, а именно в ходе дробления зиготы образуются поверхностный и глубокий пласты клеток. Эта общая, неизбежно повторяющаяся у всех многоклеточных морфологическая картина и позволила высказать концепцию о зародышевых листках как однородных и индифферентных об-

разованиях, служащих источником развития всех структур организма. Эти высказывания о зародышевых листках основывались на формальных морфологических наблюдениях, которые часто ограничивались их анатомической характеристикой. В нашем столетии, когда исследования развития зародыша чрезвычайно расширились и углубились в результате проведения многообразных экспериментов с применением новых методов анализа, те клеточные структуры, которые понимались ранее за казавшиеся индифферентными зародышевые листки, в действительности оказались сложной мозаикой различных клеточных образований, находящихся на разных уровнях развития и обладающих различной потенцией. То, что в эмбриологии называется периодами дробления и гаструляции, по своему содержанию представляет начальный и зачатковый этапы гистогенеза и определяется его закономерностями.

Таким образом, спор между сторонниками и противниками теории зародышевых листков уже, по существу, решен в гистологии не в пользу этой теории. Однако бесспорно и то, что среди зоологов, анатомов, сравнительных анатомов и некоторой части эмбриологов она еще долгое время будет иметь сторонников. Поэтому не удивительно, что многие известные биологи (К. Н. Давыдов, 1914; Н. А. Ливанов, 1955; П. Г. Светлов, 1963; В. Н. Беклемишев, 1964, и др.) все еще придерживались ее в своих работах.

В эволюционной гистологии теория зародышевых листков утратила свое значение еще в 30-х годах. Достаточно напомнить в качестве примера учебник по эмбриологии А. А. Заварзина (1939). В отличие от всех ранее и позднее издаваемых учебников по эмбриологии, которые постулировали теорию зародышевых листков, А. А. Заварзин впервые изложил эмбриогенез с иных позиций. Он дал наиболее убедительную трактовку положения о непрерывной дифференцировке клеточного материала, начиная с зиготы, в противоположность теории зародышевых листков. Критика последней выражалась в логичном, весьма глубоком рассмотрении сущности процесса эмбриогенеза на основе современных данных экспериментальной эмбриологии и эволюционного понимания клеточного развития. Развивая теорию тканевой эволюции, А. А. Заварзин взял за исходный рубеж исторического развития тканей не гастрю Хаекеля (1874) и зародышевые листки, а паренхимеллу И. И. Мечникова (1886) и положение о том, что у разных типов животных генез от зиготы до образования тканей происходит разными путями и что здесь не существует общего способа развития, какой неизбежно имел бы место согласно теории зародышевых листков.

Принципиально иной взгляд на тканевую эволюцию был высказан Н. Г. Хлопниным (1946) в его так называемой естественно-генетической системе тканей. Придерживаясь теории гастрей, он рассматривал возникновение зародышевых листков как

филогенетически общий способ развития для всех многоклеточных животных и человека. Следовательно, теория тканевой эволюции Заварзина и «естественно-генетическая система» Хлопина имеют принципиально различные основы. Это обстоятельство не позволяет объединить данные концепции. Несовместимость своих взглядов признавали и А. А. Заварзин (1946), и Н. Г. Хлопин (1946).

Что касается провизорных тканей, то у разных позвоночных животных они были рассмотрены ранее (С. И. Щелкунов, 1958). Эта группа тканей наиболее развита у приматов и человека и возникает наиболее рано. Рассмотрим последовательность их развития у человека, поскольку этот вопрос освещен недостаточно.

Последовательность возникновения тканей провизорных органов у человека представлена на приведенной схеме (рис. 13). Раньше всего появлялся трофобласт, из которого в дальнейшем развивается хордальный эпителий. Вслед за ним возникает внезародышевая мезенхима, часть которой вместе с хордальным эпителием составляет хордон. Немного позднее образуются ткани стенки амниона. После этого выявляются ткани стенки желточного мешка и аллантоса. Клеточный материал провизорных органов проходит ускоренный гистогенез и достигает тканевого уровня развития уже на протяжении начального этапа онтогенеза. Гоноциты возникают из дефинитивных клеток на начальном этапе. Они увлекаются в ходе неравномерного развития провизорного клеточного материала в состав стенки желточного мешка. Поэтому гоноциты выходят из-под влияния развивающегося дефинитивного материала и обходят зону индукции. В таком положении они не подвергаются дифференцировке, так как минуют два критических рубежа, обуславливающих различную детерминацию развивающегося дефинитивного клеточного материала при переходе от начального этапа к зачатковому и от последнего — к тканевому этапу. Что же касается влияния тканей желточного мешка на развитие гоноцитов, то оно не сказывается столь значительно, чтобы могло изменить их потенцию. Очевидно, это объясняется значительной разницей в уровнях развития гоноцитов и тканей желточного мешка. В дальнейшем при инволюции желточного мешка часть его (желточный стебелек) перемещается в тело зародыша, и вместе с этим гоноциты оказываются связанными с выстилкой кишки. Позднее в ходе продолжающегося неравномерного развития тканей стенки кишки и стенки спланхнотомы они в конечном счете смещаются в состав участка выстилки целома, лежащего на медиальной поверхности вольфова тела. В этой зоне и выявляется закладка половых желез. Благодаря указанному пути миграции гоноциты сохраняют тотипотентность.

При сравнении рассмотренных выше процессов тканевого развития, свойственных представителям типа кишечнорастворных,

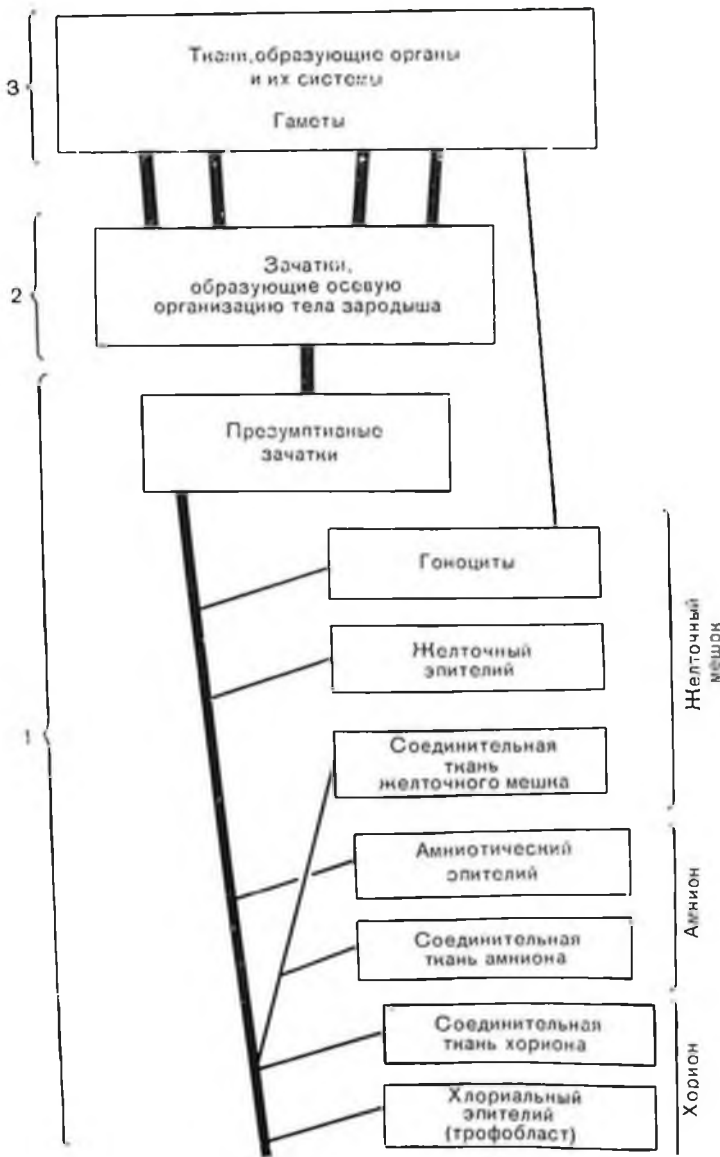


Рис. 13. Схема направления развития definitive и провизорных структур на начальном (1), зачатковом (2) и тканевом (3) этапах онтогенеза человека.

annelid, arthropod, chordates, and also humans, it can be noted that the forms of histogenesis during evolution change, and the general principle of tissue structure of animals becomes more complex. This is manifested, on the one hand, in that all four systems of tissues are replenished to a greater or lesser degree by new varieties

ностями, берущими начало из разных зачатков, вследствие чего расширяются пути гистогенеза; с другой стороны, увеличивается протяженность гистогенеза за счет удлинения эмбрионального периода и значительного усложнения тканевой специализации.

Если у кишечнополостных весь гистогенез рассматривать как этап развития тканей, чем в действительности он и является, то в этом отношении его можно сравнивать только с тканевым этапом гистогенеза аннелид, артропод и позвоночных. При подобном сопоставлении можно отметить, что ткани в ходе эволюции постепенно приобретают собственную камбиальность и становятся детерминированными. У кишечнополостных все ткани имеют общее начало. У аннелид в нормальных условиях общее происхождение сохраняют лишь структуры мезодермальной природы, и только в случае органической регенерации у них выявляется общий источник развития всех тканей. У артропод собственной камбиальностью обладают наряду с другими тканями и некоторые структуры мезодермальной природы. У позвоночных общий источник развития сохраняют лишь ткани внутренней среды, тогда как многие разновидности тканей других систем развиваются каждая из собственного источника и вследствие этого являются уже детерминированными.

Однако при подобном сравнении гистогенезов остается неясным, каким образом в эволюции возникают различные свойства тканей и их детерминация. Тканевая дифференцировка хотя и является основным содержанием клеточного развития, но все же она не отражает всех закономерностей гистогенеза рассмотренных животных, за исключением кишечнополостных. Поэтому проведенное сравнение гистогенезов на указанной основе является формальным.

При анализе эволюционных преобразований в клеточном развитии животных следует сравнивать гистогенезы в целом. Для подобного сопоставления имеются достаточные основания и прежде всего тот весьма важный факт, что у кишечнополостных, имеющих наиболее примитивный тип гистогенеза, общий источник развития тканей одновременно служит и источником индивидуального развития при вегетативном размножении. На этом основании ранний период их гистогенеза можно сравнивать с начальным периодом эмбриогенеза аннелид, артропод и позвоночных. Наличие в эмбриогенезе этих животных полипотентных клеток, во времени непосредственно не связанных с тканевым развитием, при указанном сопоставлении получает определенный исторический смысл.

Если реализацию наследственности в развитии клеток определять по их потенции к той или иной дифференцировке, то у интерстициальных клеток кишечнополостных она выражается в возможности их широкого развития в клетки всех тканей. Эти клетки являются тканевыми, но в отличие от возникающих из них специализированных клеток представляются полипотентны-

ми. Развитие интерстициальных клеток в специализированные следует рассматривать как гистогенез, имеющий место на протяжении жизни особи. Это развитие называют физиологической регенерацией, поскольку в ходе гистогенеза на смену погибшим специализированным клеткам в результате постоянно идущей дифференцировки возникают новые специализированные клетки. У кишечнорастных гистогенез, протекающий во взрослой особи, может являться и процессом возникновения дочерней особи при вегетативном размножении с той лишь разницей, что в последнем случае процесс несколько растягивается во времени. Можно предполагать, что в ходе эволюции животных гистогенез, связанный с развитием новой особи, постепенно удлиняется. Начальный этап его соответствует раннему этапу онтогенезаannelid, артропод и позвоночных, у которых клетки в период дробления также полипотентны. Однако они еще не являются тканевыми, так как первое заметное проявление тканевой дифференцировки отодвинулось на более поздние стадии онтогенеза. У позвоночных гистогенез начинается тогда, когда пути развития клеточного материала в составе зародыша вследствие приобретения им осевой организации и в связи с этим возникновения в нем различных зачатков достаточно далеко расходятся и возможность их сближения уже исключена. Поэтому вполне естественно, что реализация наследственности в развитии отдельных тканей различна и исторически в значительной мере предопределена занимаемым ими положением в организме.

ИСТОКИ ОСНОВНЫХ ФОРМ МЕЖТКАНЕВЫХ ОТНОШЕНИЙ

Органическая целостность животного обуславливается взаимосвязью, взаимозависимостью, взаимовлиянием входящих в него ингредиентов, в которых отражаются отношения организма с внешней средой. В одноклеточном организме этими ингредиентами являются функционально различные части клетки, без которых жизнедеятельность его невозможна. К ним относятся, с одной стороны, структуры, обуславливающие процессы синтеза и характеризующие в подлинном смысле клеточное строение, с другой — структуры организованного порядка, связанные с приспособительными реакциями, определяющими ход органической эволюции. В многоклеточном организме этими ингредиентами будут являться различно дифференцированные системы тканей, возникновение и развитие которых возможно лишь при их взаимной связи и взаимном влиянии.

Ниже будет рассмотрено возникновение различного рода межтканевых отношений, определяющих основные функции животного организма. В сущности речь будет идти о зарождении в ходе органической эволюции первичных органов кровообращения, выделения, дыхания, целома и др. Если представить ретроспективно ход органической эволюции, то, по-видимому, следует

допустить, что межтканевые отношения возникли не после образования тканей, а вместе и одновременно с тканями, подобно тому, как это происходит в онтогенезе. В противном случае вне взаимной связи существование тканей, даже самых примитивных, трудно себе представить. Однако на раннем этапе органической эволюции, когда ткани как таковые еще не существовали, а были лишь определенные агрегаты клеток, целостность организма определялась межклеточными отношениями. В основании же филогенетического древа животных находятся одноклеточные предки, у которых, по-видимому, имела место дифференцировка тела и существовало взаимодействие ингредиентов, обуславливающих целостность их организма.

Трудность изучения проблемы органической эволюции состоит в том, что не существует ныне ни предков основных ветвей филогении, ни промежуточных форм, ни многих вымерших видов. Поэтому при изучении хода эволюции животных и эволюции их клеточного строения особенно важным является то, какие параметры будут взяты за основу при поисках истинных путей филогенеза. Большое значение при решении проблемы происхождения многоклеточных придается исследователями клеточной теории. Это и понятно, так как она показывает общность организации мира и в свое время сыграла большую роль в упрочении и торжестве теории органической эволюции Дарвина. Однако трактуется эта теория различно. Одни исследователи понимают клеточную теорию только как теорию строения, другие — как теорию строения и развития. Поэтому в первом случае трактовка ее приводит к формальному, механистическому пониманию строения животных организмов, а во втором случае клеточное строение рассматривается лишь как общая форма существования живого вещества, которая, будучи интегрированной в составе одноклеточных и многоклеточных организмов, в ходе филогенеза претерпевает эволюцию. Формальное понимание клеточной теории вполне согласуется с пониманием происхождения многоклеточных из колонии одноклеточных организмов и с утверждением, что клетки в составе многоклеточного животного идентичны на всех этапах онтогенеза. В соответствии с этим одноклеточные животные сопоставляются с отдельными клетками многоклеточных животных. Подобное ошибочное понимание клеточного строения животных получило широкое признание не только среди зоологов и сравнительных анатомов, но и в кругах ученых, непосредственно изучающих клеточное строение животных (гистологов, цитологов, генетиков и др.).

Межтканевые отношения — наиболее высокая ступень в клеточной организации многоклеточных животных, так как завершает собой их органическую целостность. Они возникли в ходе эволюции вместе с тканями из межклеточных отношений. Однако каким образом в ходе эволюции возникли межклеточные отношения в составе многоклеточного организма — остается не-

известным. Решение этого вопроса возможно лишь при изучении проблемы происхождения многоклеточных. По этому поводу высказаны разные точки зрения. Среди них две являются основными. Согласно одной, получившей наибольшее признание, возникновение многоклеточных произошло от колониальной формы (А. А. Захваткин, 1949), и в этом случае межклеточные отношения многоклеточного животного являются развитием отношений, которые были в колонии между одноклеточными организмами. Другими словами, органическая целостность многоклеточных возникает заново независимо от органической целостности одноклеточных животных, служивших предками, как выражение межорганизменных взаимоотношений, имевшихся в колонии между одноклеточными особями. Согласно другой точки зрения, эволюция органической целостности многоклеточных и одноклеточных животных трактуется как один непрерывный процесс. Многоклеточные происходят от предка, имевшего много ядер. Феномен многоядерности в разном виде имеет место и у некоторых ныне живущих представителей простейших.

Многоядерная структура простейших в сущности представляется многоклеточной, так как каждое ядро с окружающей его частью цитоплазмы, осуществляющее синтез нуклеиновых кислот и белков, представляет собой механизм клетки, названный А. А. Заварзиным клеточной территорией. Нерасчлененность клеточных территорий в составе простейшего многоядерного организма свидетельствуют об их глубокой взаимозависимости. О дифференцированности клеточных территорий свидетельствует наличие у простейших герминативных и соматических ядер и других признаков. Можно допустить, что дальнейшее развитие и усложнение подобной структуры примитивных простейших, связанные с ростом, делением ядер и расчленением клеточных территорий, приводят к предку многоклеточных, гипотетическую форму которого в виде паренхимеллы предложил И. И. Мечников. При изложении происхождения тканей А. А. Заварзин принял паренхимеллу за исходную форму. Если иметь в виду сказанное, то переход от одноклеточных к многоклеточным осуществляется непрерывно и непосредственно, при этом органическая целостность простейшего организма, усложняясь, переходила в органическую целостность многоклеточного организма (рис. 14). В соответствии с этим при изучении органической эволюции следует сопоставлять организмы в целом независимо от того, одноклеточные они или многоклеточные. Подобное понимание органической эволюции при переходе от простейших к многоклеточным не противоречит клеточной теории, если не рассматривать ее в механистическом, формальном аспекте, как это нередко делается (З. С. Канцельсон, 1963; А. В. Иванов, 1968; Е. М. Вермель, 1970 и др.). Совершенно бесспорно, что соматическая клетка многоклеточного организма, какой бы потенцией она ни обладала, не представляет собой организма.

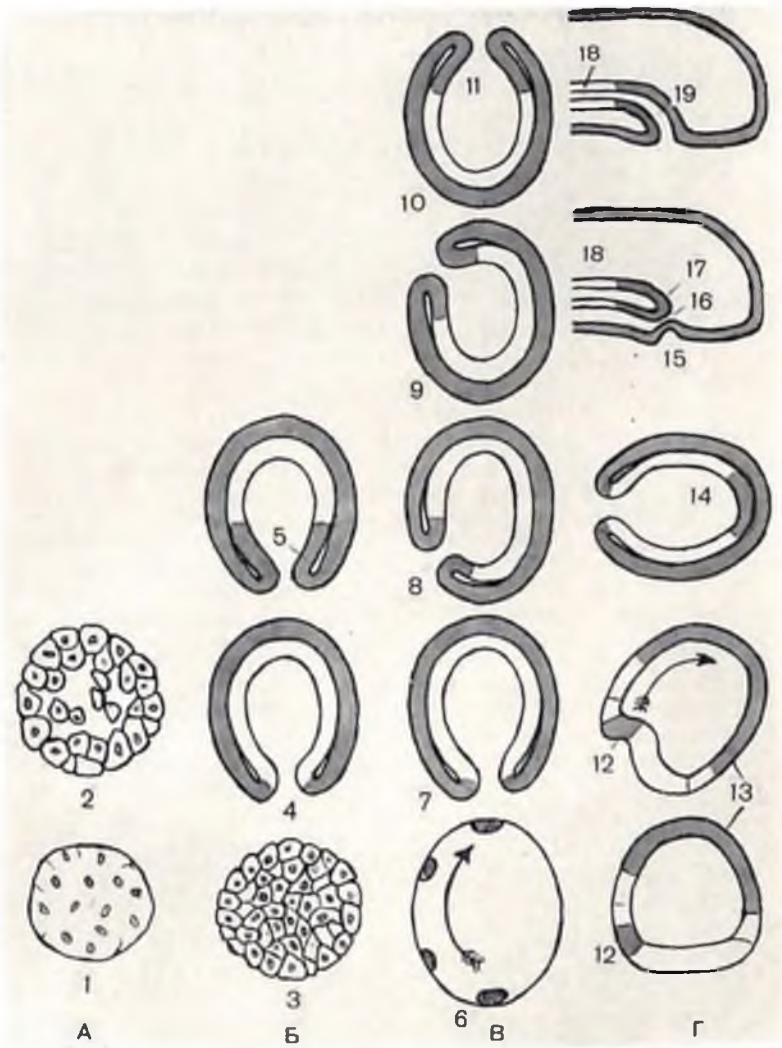


Рис. 14. Происхождение многоклеточных животных и развитие у них головной (эктодермальной) кишки на трех этапах кефализации (схема).

А — гипотетические формы развития многоклеточных: симпластическая (1) и фагоцитида (2); Б — кишечнополостные; 3, 4 — ранние стадии; 5 — головная кишка; В — сколециды и трохофорные животные; 6 — смещение бластопора с вентральной стороны на дорсальную; 7—10 — разные стадии положения бластопора и образования головной кишки (по В. А. Свешникову); Г — хордовые; 12 — presumptive зачаток головной кишки; 13 — то же кожной эктодермы; 14 — зачаток головной кишки; 15 — ротовая бухта; 16 — глоточная мембрана; 17 — головная (эктодермальная) кишка; 18 — средняя (мезодермальная) кишка; 19 — сквозная головная кишка.

Организмом является только та клеточная структура, развитие которой выражает собой определенный целостный онтогенез. Клетка — непрменный биологический механизм каждого организма. Этот механизм характеризуется взаимоотношением ядра

и цитоплазмы и выражается в синтезе нуклеиновых кислот и белков. Однако продукты, необходимые для синтеза и у простейших, и у многоклеточных, поступают в организм при взаимодействии его с внешней средой. Они подвергаются воздействию ферментов прежде, чем их наиболее простые ингредиенты (аминокислоты) могут быть использованы клеточным механизмом в процессе синтеза.

Сущность клеточной теории, по-видимому, выражается в том, что указанный клеточный механизм является в принципе сходным у всех форм эукариот. Однако и в этом случае сопоставление клеточных механизмов, принадлежащих простейшим и многоклеточным организмам, возможно лишь при учете уровней исторического и индивидуального развития.

В учении Заварзина о тканевой эволюции имеются два основных положения. Одно свидетельствует о том, что эволюция тканей является частным случаем органической эволюции и, помимо общего дарвиновского закона, имеет свои специфические закономерности. Другое говорит о наличии у всех животных четырех жизненно важных систем тканей, т. е. единого принципа тканевой организации. Подобная дифференцировка соответственно четырем жизненно важным функциям организма, как указывает А. А. Заварзин, в определенной степени находит место и в строении одноклеточных животных. У последних выявляются пограничные структуры, с помощью которых осуществляются обменные процессы с внешней средой; структуры, связанные с внутренними обменными реакциями организма, т. е. составляющие внутреннюю среду с характерным для нее гомеостазом; и, наконец, структуры сократимые и возбудимые. Указанное сходство в организации многоклеточных и одноклеточных свидетельствует о том, что общеорганизменные закономерности являются главными, перекрывающими все остальные, в том числе и истинно клеточные.

Зависимость между общим строением тела животного и его тканевым строением остается недостаточно изученной. Интересно установить, каким путем в ходе эволюции (при существенном изменении строения тела животного) возможно сохранение указанного принципа тканевой организации, а также в какой последовательности идет усложнение отдельных систем тканей и их развитие в разных направлениях в рамках каждой системы. Различно дифференцированные тканевые системы, находясь в постоянном взаимодействии, определяют в ходе эволюции все стороны жизнедеятельности организма. Они и их связи усложняются, в результате чего возникают в определенной последовательности новые формы деятельности организма.

В отрезок филогенеза от кишечнополостных до аннелид, как известно, произошло весьма существенное усложнение в клеточной организации животных и их деятельности. Это проявляется прежде всего в различии общей организации тела животных. Основной параметр общего строения тела кишечнополостных — цикломерия. Аннелидам свойственны билатеральная симметрия, метамерия, наличие головы и сквозной кишки. Совершенно новыми в их клеточном строении представляются ткани, характеризующие целом, а в области головы — усложнение тканей

переднего отдела пищеварительного тракта, концентрация первых элементов и образование органов чувств. Новым приобретением являются также ткани кровеносной и выделительной систем.

В развитии животных, приводящем к указанному усложнению их клеточного строения, необходимо выявить последовательность хода этого процесса. Вполне возможно, что при этом обнаружатся новые, еще не известные стороны тканевой эволюции и уточнятся еще недостаточно выясненное направление органической эволюции. До настоящего времени среди зоологов и сравнительных анатомов нет единого взгляда на происхождение аннелид. Для определения направления органической эволюции важно сходство общих показателей организации тела, таких, как расположение продольной оси тела на разных этапах онтогенеза, т. е. является ли она протаксонной или плагнаксонной в строении (например, личинки), а также другие признаки (В. А. Свешников, 1972). Особенности усложнения клеточного строения тела животных до настоящего времени не используются в качестве показателя хода органической эволюции, возможно, из-за недостаточной изученности клеточных структур.

О происхождении аннелид высказано несколько точек зрения. Две из них — основные. Одни исследователи (В. Н. Беклемишев, 1964, и др.) рассматривают аннелиды как производные предков кишечнополостных. Другие (Н. А. Ливанов, 1955; В. А. Свешников, 1972, и др.) считают их происшедшими от предков сколецид (турбеллярий и немертин). Нет смысла касаться аргументов, приводимых авторами в пользу защищаемых ими взглядов, поскольку все доказательства основываются исключительно на анатомическом строении и не затрагивают клеточной и тканевой организации. Укажем лишь, что на начальных стадиях онтогенеза немалое значение придается общности признаков строения, постулированной теорией зародышевых листков. Последнюю принимают за основу и считают своего рода краеугольным камнем, определяющим все построение и всю организацию животных.

Однако большие достижения экспериментальной эмбриологии, раскрывшие непрерывность клеточной дифференцировки, значительно поднявшие уровень современных знаний об индивидуальном развитии, лишили эту теорию того познавательного значения, которое она имела в прошлом. Это позволило А. А. Заварзину при изложении эмбриогенеза хордовых животных и человека полностью отказаться от теории зародышевых листков и рассматривать процесс клеточной дифференцировки с начала онтогенеза как непрерывный процесс. Отказался от этой теории и советский эмбриолог П. П. Иванов (1937). Клеточное развитие протекает непрерывно и последовательно, начиная с зиготы и кончая полным становлением тканей. По мнению А. А. Заварзина (1946), у представителей разных типов животных оно совер-

шается по-разному. Это и понятно, так как их эмбриогенез осуществляется в разных условиях, к особенностям которых процесс онтогенеза адаптируется. Одна из главных форм адаптации — раннее образование временных, провизорных тканей и органов, создающих необходимые оптимальные условия для развития дефинитивных клеточных структур тела животного.

Развитие провизорных структур связано с деятельностью двоякого рода. С одной стороны, с их помощью на раннем этапе развития используется питательный материал, имеющийся или в яйцевой клетке в виде желтка, или вне ее в виде белка. С другой стороны, они имеют значение на более позднем этапе развития при образовании тела личинки, самостоятельно добывающей себе пищу. И в том, и в другом случае провизорные ткани являются временными структурами, и их развитие не может быть положено в основу при определении направления эволюции тканевых структур и органической эволюции в целом. Поэтому вполне справедливо Н. А. Ливанов считает личинку вставочной формой в эволюции животных. Для определения направлений органической и тканевой эволюции достоверным аргументом может служить лишь развитие дефинитивных клеточных структур. В данной главе, посвященной рассмотрению истоков основных форм межтканевых отношений, имеется в виду развитие дефинитивных тканевых структур и их взаимоотношений, обуславливающее возникновение новых форм деятельности организма.

Большое значение в эволюции тканей имело усложнение головного конца тела. Этот процесс, получивший название кефализации, оказал исключительное влияние на ход развития всех четырех тканевых систем. Это и понятно, поскольку процесс кефализации является одним из главных в морфогенезе. Начальным звеном в цепи усложнений организации тела животного и его пограничных тканей является образование переднего (головного) отдела кишки. В связи с ее организацией изменилось отношение между двумя наиболее древними разновидностями пограничных тканей, какими являются кожный и кишечный типы эпителия. Кожный эпителий в области ротового отверстия дифференцируется и приобретает у кишечнополостных ряд важных свойств в связи с захватываемым и предварительной переработкой пищевых материалов. Таким образом, он дополняет собой кишечный тип эпителия, образуя передний отдел пищеварительного тракта. Подобный процесс получил у сколецид дальнейшее развитие и усложнение в форме анатомической и гистологической дифференцировки переднего конца тела.

Необходимо отметить также то, что интенсивная деятельность ротовой зоны вызвала к жизни не только выстилку переднего отдела пищеварительного тракта, представленную кожным типом эпителия, но и появление в этой зоне у некоторых представителей кишечнополостных (Anthozoa) соматической мускулатуры, имеющей мезодермальную природу. У сколецид в зоне го-

ловной кишки соматическая (мезодермальная) мускулатура получила дальнейшее развитие, особенно в связи с возникновением такого жизненно важного образования, как хобот. В головном конце тела аннелид мускулатура приобрела еще более сложное строение. Не будет преувеличением сказать, что истоки эволюции соматической (мезодермальной) мускулатуры связаны с образованием головного конца тела. Ее усложнение (имея в виду межтканевые связи) наряду с эволюцией других систем тканей опять-таки проявляется в процессе кефализации. Ярким примером этого служит происхождение выстилки целома (С. И. Шелкунов, 1971), которая составляет одну из разновидностей пограничной ткани, получившую название мезотелия.

Согласно общепринятому мнению, наиболее примитивными вторичнополостными считаются представители иные живущих аннелид. Немертины, турбеллярии и кишечнополостные относятся к первичнополостным. Однако изучение тканевого строения сколецид показало, что основная функция целома аннелид и других вторичнополостных — гидростатическая — свойственна важному образованию в области головы немертин — хоботу. Точнее, образованием, аналогичным целома, является влагалище хобота — ринхоцель. Выстилающий его эпителий по своим гистологическим свойствам полностью сходен с выстилкой целома (мезотелием) кольчатых червей. Он представлен плоскими в виде пластинок клетками, образующими один ряд. Эпителий находится на подлежащей соединительной ткани. Его клетки лишены каких-либо специфических признаков дифференцировки, что также свойственно мезотелию. Сокращение мускулатуры стенки влагалища приводит к быстрому выбрасыванию хобота, что наблюдается при захватывании пищи. Аналогично этому процессу у аннелид при сокращении соматической мускулатуры из-за наличия целома тело приобретает ригидность. Такое состояние необходимо животному при движении, особенно в твердом грунте.

Таким образом, в морфологическом и функциональном отношении выстилка ринхоцеля представляет собой мезотелий, а полость ринхоцеля аналогична вторичной полости тела и служит начальным ее прообразом. Однако при сопоставлении указанных образований остается неясным источник возникновения мезотелия. Его помогли установить данные изучения тканевого строения более примитивного хобота у свиной аскариды. У этого животного полость ринхоцеля еще лишена специальной эпителиальной выстилки в виде мезотелия. Стенка влагалища образована симпластической, имеющей сетчатое строение мускулатурой. Ядросодержащие части этого симпласта обращены в сторону полости влагалища и осуществляют временно как вегетативную деятельность в мышечном компоненте, так и роль выстилки влагалища. Наличие подобной структуры позволяет допустить, что природа мезотелия — миогенная. Эта разновидность погра-

личной ткани возникла на раннем этапе эволюции соматической мускулатуры в области головного конца тела, что связано с развитием хобота. В свою очередь представленные материалы свидетельствуют, что целом впервые возник в области головы и что он является вспомогательным аппаратом мышечной системы. Эти данные подтверждают миоцельную теорию, автором которой является Н. А. Ливанов (1955); они развивают эту теорию далее в отношении происхождения мезотелия и начальных форм возникновения подобных целому частных образований у первично-полостных животных.

На рассматриваемом этапе органической эволюции (от кишечнополостных до аннелид) наряду с целомом появилась кровеносная система. Она возникла в связи с усложнением в ходе эволюции системы тканей внутренней среды, которая обогатилась такой разновидностью структур, как эндотелий. Впервые кровеносная система появилась у немертин в головном конце тела; это одна из сторон процесса кефализации. Кровеносные сосуды характеризуются наличием эндотелиальной стенки, что является морфогенетическим усложнением ткани внутренней среды. Эндотелий, обособляя сосудистое русло от окружающих структур, создает оптимальные условия для циркуляции жидкости, содержащей продукты жизнедеятельности, ускоряет процессы обмена веществ, способствует более глубокой интеграции клеточных структур животного.

Вместе с возникновением кровеносной системы впервые у немертин также в головном конце тела сформировалась выделительная система в форме протонефридий. Последние представлены разновидностью выделительного эпителия, находящегося в определенной связи с кровеносными сосудами. Источник возникновения эпителия протонефридий остается еще не выявленным. Возможно, возникновение его представляет одно из направлений дифференцировки железистой структуры эпителия переднего отдела пищеварительного тракта. Вступая в тесный контакт с сосудами, железистые структуры эпителия и становятся выделительным эпителием протонефридий. Наиболее отчетливо характер взаимоотношений выделительного эпителия с сосудами выступает у аннелид, где он входит в состав нефридиев, а также образует в выстилке целома участки хлорогенной ткани, находящейся в связи с кровеносными сосудами. Межтканевые взаимоотношения между выделительным эпителием и эндотелием сосудов строго определены. Они состоят в том, что увеличенное в объеме сосудистое русло, представленное в области капилляров широкими лакунами, находится в тесном контакте с выделительным эпителием. К каждой лакуне подходит один приносящий и от каждой отходит один выносящий сосуд, в результате чего происходит постоянная смена крови и более замедленный ток ее в самой лакуне. Подобный принцип строения существует во всех выделительных органах независимо от их анатомической

сложности. Он имеет место и в выделительных органах позвоночных животных, с той лишь разницей, что вместо лакуны здесь образуется клубочек капилляров.

Развитие кровеносной системы приводит к возникновению и многих других межтканевых комплексов, отражающих ряд новых сторон деятельности организма. К ним относятся межтканевые отношения, лежащие в основе структур, выполняющих дыхательную, эндокринную и другие функции. Дыхательная функция осуществляется структурой, в которой взаимодействие возникает между кожным типом эпителия и эндотелием. Впервые эта структура в виде анатомически обособленных образований — наружных жабр — наблюдается у амелид в области головного конца тела. Взаимосвязь между эпителием и кровеносными капиллярами в этих органах осуществляется таким образом, что клетки эпителия, выполняя защитную пограничную функцию, вместе с тем создают оптимальные условия для газового обмена. Эти специфические взаимоотношения между эндотелием капилляров и эпителием свойственны только органам дыхания, и тот факт, что структура, осуществляющая эту деятельность, впервые возникла в области головы, также служит одной из характерных сторон кефализации. Гистологическими исследованиями в органах дыхания, различных в анатомическом отношении (жабры, серозная оболочка зародышей, легкие позвоночных), установлен сходный характер указанных межтканевых взаимоотношений (С. И. Щелкунов, 1961).

Что касается эндокринных структур, то на рассматриваемом этапе эволюции они остаются морфологически не выявленными. Несмотря на это, можно предположить, что продукты метаболизма некоторых участков эпителиальных тканей, тесно связанных с сосудами, попадая в общее сосудистое русло, оказывают в известной степени гуморально регулирующее влияние. На поздних этапах органической эволюции эпителий переднего отдела кишки, а также головной мозг служат источником образования ряда эндокринных структур.

Нельзя не отметить весьма важное явление, которым в значительной степени определяется процесс кефализации: это концентрация в головном отделе тела животного нервных элементов, образование и дальнейшее усложнение органов чувств. В данной главе нет возможности останавливаться на развитии нервной системы в ходе кефализации. Этот вопрос представляет самостоятельную большую проблему. Развитие нервных элементов определяет многие ее отношения с различными тканевыми структурами в области не только головы, но и всего организма.

Все сказанное свидетельствует, что эволюция тканей в значительной мере связана с важнейшими морфологическими проявлениями органической эволюции, каким является процесс кефализации. В ходе последнего выявляются эпителий переднего

головного отдела пищеварительного тракта и различные формы ее дифференцировки. Возникает прообраз целома — ринхоцель и его специфический эпителий — мезотелий. Последний имеет многоядную природу и находится в определенных отношениях с соматической мускулатурой. В ходе кефализации происходит дальнейшая дифференцировка ткани внутренней среды, в результате чего появляются эндотелий сосудов и элементы крови. Возникновение кровеносных сосудов в свою очередь впервые в области головы вызывает образование выделительной, дыхательной и эндокринной структур, а также значительную концентрацию и развитие нервной системы. Перечисленные выше формы деятельности возникли в результате образования, усложнения и совершенствования различных межтканевых отношений.

ФАКТОРЫ ГИСТОГЕНЕЗА

Дифференцировка и специализация

Открытие А. А. Заварзинным путей тканевой эволюции приблизило нас к правильному пониманию сущности развития тканей в онтогенезе. В соответствии с ним гистогенез следует понимать в самом широком биологическом смысле — как непрерывный процесс клеточной дифференцировки на всем протяжении индивидуального развития. Гистогенез представляется одновременно и гистологической, и цитологической проблемой, так как затрагивает особенности развития не только тканевых систем, но и соматических клеток. Вместе с тем указанные выше обстоятельства позволяют считать его и проблемой генетики, поскольку изучение реализации наследственности в онтогенезе возможно лишь при исследовании развития тканевых клеток. Наследование материнских и отцовских свойств выражается в определенной гамме признаков, которые определяются клеточным строением. Вскрыть их возможно, лишь зная закономерности развития соматических клеток, которое определяется прежде всего развитием тканей и межтканевых отношений. В связи с этим необходимо выявить особенности корреляций различных клеточных структур, поскольку значительная часть признаков клеточных структур является в сущности различными формами клеточных корреляций, проявляющихся в ходе клеточного развития.

При изучении гистогенеза важное место имеют данные эмбриологии. Экспериментально установлено, что в ходе гастрюляции уровень дифференцировки клеточных структур, образующих зачатки, становится необратимым. В каждом зачатке клеточный материал приобретает свойственную ему детерминацию, при этом свойства зачатков прочно закрепляются. Этот факт свидетельствует о качественном изменении клеток. Поскольку у разных животных из одноименных зачатков могут возникать разные ткани, из которых каждая по-своему детерминирована,

постольку в гистологическом отношении зачатки имеют относительное значение. Это положение в разное время было высказано П. П. Ивановым (1937) и А. А. Заварзинным (1946). Таким образом, эволюционная гистология, признавая ткани результирующими структурами онтогенеза, значительно расширила диапазон своих исследований. Объектом ее изучения стало клеточное развитие на всем протяжении онтогенеза, начиная с зиготы. Это позволяет более детально проследить весь процесс клеточной дифференцировки и, в частности, изучить в эмбриогенезе возникновение провизорных тканей, их взаимоотношение с развитием definitivoного клеточного материала.

Гистогенез представляет общепологическую проблему, стоящую на главном пути разработки не только эволюционной гистологии, но также цитологии, генетики и эмбриологии.

Следует отметить, что в цитологии и генетике клеточное развитие в онтогенезе трактуется принципиально в ином аспекте, чем это понимается в гистологии. Существует мнение, что соматические клетки развиваются в составе популяций, в каждой из которых клетки имеют однородный характер. Различают стабильные, растущие и обновляющиеся клеточные популяции. К первым относят клетки организма, существующие в течение всей его жизни. Они содержат в ядрах постоянное количество ДНК. Подобную клеточную популяцию составляют нейроны.

В растущих популяциях клетки способны к митозу. В соответствии с этим в них увеличивается количество ДНК. Подобные популяции образуют клетки эпителия поджелудочной, цитовидной, слюнной и других желез, клеточные элементы соматической и сердечной мышц и некоторые другие. В этих популяциях митозы немногочисленны.

В обновляющихся популяциях клеток количество митозов значительное. К ним относят клетки эритропоэза, гранулопоэза, лимфопоэза, сперматогенеза, а также клетки кожного, кишечного и других эпителиев.

Указанное разделение всех клеток животного организма на три вида клеточных популяций носит формальный характер, так как основывается исключительно на одном признаке — наличии или отсутствии митозов и их количественном содержании. Совершенно очевидно, что один признак, даже если он будет таким важным, как митоз, не может отражать всей сущности тканевого развития. К тому же в одной и той же ткани в разных условиях степень митотической активности резко колеблется. Возможность деления клеток путем митоза, их деятельность во всем ее многообразии и взаимозависимость клеток при характеристике популяций не учитывается. Многочисленные факты показывают, что число митозов в тканевой структуре имеет относительное значение. Так, принято считать, что первичные клетки, составляющие стабильные популяции, не способны к митозу, тогда как ряд авторов установили факт митотического деления этих клеток в вегетативном отделе нервной системы. Деление же первичных клеток путем митоза представляет явление, часто встречаемое и в других отделах нервной системы. Признаком является то, что в растущих клеточных популяциях митозы немногочисленны, однако в условиях реактивности митотическая активность в них может быть весьма высокой. То же самое и в обновляющихся популяциях, где число митозов в различных условиях может резко колебаться. Особенно часто в указанных структурах наблюдается митоз.

При изучении развития тканей и, в частности, процессов синтеза в клетках нуклеиновых кислот и белков используемое некоторыми гистологами понятие клеточной популяции не расширяет возможности познания, а наоборот, суживает ее. Возникающее первично в онтогенезе явление целостности ткани в сущности подменяется механическим представлением о клеточных популя-

циях как скоплениях клеточных индивидуальностей. Не случайно, что к однородной группе популяций относят совершенно различные в генетическом, морфологическом и функциональном отношениях структуры (кровотворный аппарат, семенник, кожный эпителий и др.), несмотря на то что развитие и характер взаимоотношения в них клеток принципиально различны.

Термин «популяция» был введен в биологию применительно к развитию организмов (Johannsen, 1903). Как известно, популяцией называют большее или меньшее скопление одного вида организмов, способных при скрещивании давать потомство, находящегося в пространственной (географической) изоляции. Перенос этого понятия, характеризующего отношения между организмами, на соматические клетки и их отношения не обоснован.

Данные эволюционной гистологии показывают, что ткани животного организма представляют такие системы, в которых жизнедеятельность всех клеток взаимообусловлена. Как уже указывалось выше, развитие тканей проходит три этапа, на каждом из которых природа клеток различно детерминирована. Последняя выражает ступени необратимого состояния клеточного развития. Таким образом, развитие соматических клеток на протяжении онтогенеза проявляется в смене ими детерминации соответственно последовательным ступеням их дифференцировки. Последняя является необратимой и выражается в количественных и качественных изменениях клеточного материала.

На основе дифференцировки клетки приобретают соответственно своей тканевой принадлежности определенные признаки специализации. При некоторых реактивных состояниях, как, например, регенерации, клетки могут временно терять специализацию. Это их состояние часто называют дедифференцировкой. В действительности же речь идет о временной утрате специализации, тогда как дифференцировка, обусловленная их детерминацией, сохраняется. В таких клетках интенсивно протекает вегетативная деятельность, проявляющаяся в обмене веществ, росте и делении. При определенных условиях на основе имеющейся дифференцировки восстанавливается свойственная им специализация. Следовательно, дифференцировка и специализация соматических клеток — не тождественные понятия.

Дифференцировка является непрерывным процессом развития и изменения клеточных структур организма, протекающим в течение всей его жизни. Она имеет морфологический, физиологический, биохимический и другие аспекты. Дифференцировка протекает и тогда, когда внешне существенных заметных изменений клеток не наблюдается. С возникновением в эмбриогенезе тканей дифференцировка их не останавливается. Она продолжается на протяжении всей постэмбриональной жизни организма и выражается в постоянных и непрерывных изменениях клеточных структур. Вследствие этого одна и та же разновидность тканей в разные периоды жизни организма имеет различную степень одинаковой по характеру дифференцировки. Вместе с этим на каждом этапе развития организма все клетки данной ткани дифференцированы идентично. На основе этого возникает

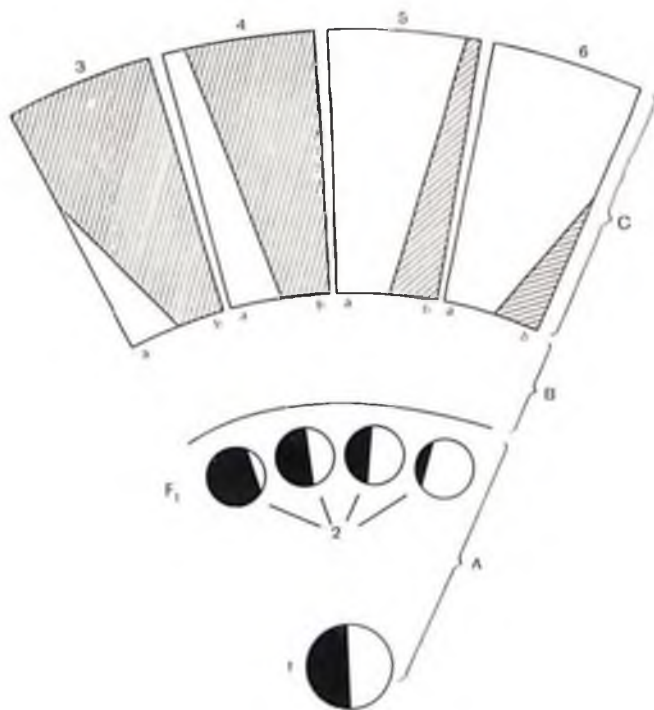


Рис. 15. Схема соматического и полового цитогенеза.

А — начальный (дозачатковый), В — зачатковый, С — тканевый этап гистогенеза; 1 — зигота, содержащая две родительских ДНК, одна из которых обозначена черным, другая — белым цветом; 2 — гаметы, образующиеся в дозачатковом этапе гистогенеза и по содержанию родительских ДНК являющиеся гетерокачественными; 3, 4, 5, 6 — схематическое изображение гетерохромного развития четырех пар гомологичных признаков (а — отцовских, в — материнских), степень которого у разных пар неодинакова. В паре, обозначенной «3», доминантным признаком является материнский, а рецессивным — отцовский. В паре, обозначенной «6», наоборот, отцовский признак — доминантный, материнский — рецессивный.

их различная специализация, характеризующая мономорфное или полиморфное строение. Детерминация клеток в различные периоды онтогенеза не идентична и выражает различные необратимые состояния их развития. Для соматических клеток результирующей является тканевая детерминация, а для половых — детерминация, характеризующая тотипотентность клеток начального этапа. Следовательно, дифференцировка, детерминация и специализация представляют собой различные понятия. Каждое из них характеризует в онтогенезе особую, строго определенную сторону клеточного развития.

Для понимания сущности тканевого развития необходимо прежде всего определить в клеточном строении животного реально существующую субординацию входящих в него образова-

ний. Органически целым является прежде всего организм, каким бы сложным или простым он ни был. Элементарной формой выражения жизни служит способная к репродукции клетка. В ее жизнедеятельности наблюдаются взаимозависимость входящих в нее ингредиентов, их неравномерное, разновременное и исторически обусловленное развитие. Эта форма является порождением органической эволюции и поэтому обладает лишь относительной целостностью. Последняя в составе протозоон и метазоон выражена в различной степени. В эволюции многоклеточных клеточная форма организации перекрыта более сложной тканевой организацией. Последняя представлена системами тканей, каждая из которых постоянна в организации животных. Поскольку развитие всех систем тканей происходит в постоянном взаимодействии, постольку гистогенез в конечном счете является развитием всего клеточного строения организма на протяжении всей его жизни.

Основные закономерности гистогенеза: интеграция (взаимобусловленное развитие), гетерохрония (разновременное развитие) и детерминация (наследственно обусловленное развитие). Проявление их в гистогенезе весьма разнообразно. Эти принципы существуют в неразрывной связи. Они перекрывают друг друга, обуславливая развитие клеток, тканей, межтканевых отношений и в целом всего клеточного строения организма. Ниже будет описан отдельно каждый из принципов в разных формах его проявления.

Интеграция

Интеграция тканей представляет их взаимообусловленность в составе животного организма. Зависимость, взаимосвязь и взаимодействие в составе целого (организма) делают возможным их развитие и жизнедеятельность. Структура ткани характеризуется, с одной стороны, морфологическими и функциональными особенностями ее клеточного состава, с другой — различного порядка межтканевыми отношениями. Каждая система тканей имеет свою форму интеграции, которая отображает ее строение и взаимоотношение со всеми другими структурами животного организма. Например, система пограничных тканей непосредственно участвует во всех многообразных обменных реакциях, проявляемых организмом при взаимодействии с внешней средой. Соответственно этому она имеет характерные для нее связи с тканями внутренней среды — мышечной и нервной. Разновидностями этой системы тканей являются кожный, кишечный, почечный и другие виды эпителия. Они обладают, помимо общих связей, частными отношениями, которые наследуются. Поэтому перечисленные разновидности эпителия детерминированы. Их специфические формы связей адекватны осуществляемой ими деятельности (дыхательной, пищеварительной, выделительной

и др.). Следовательно, интеграция эпителиальных тканей имеет как общие, так и частные черты, свойственные отдельным разновидностям этой системы.

Система тканей внутренней среды соответственно своему положению и роли в составе организма имеет свойственные ей формы взаимозависимости. Жизнедеятельность этой системы прежде всего определяется корреляцией с системой пограничных тканей, вследствие чего она лишена непосредственного влияния внешней среды. Действия последней передаются лишь опосредованно через систему пограничных тканей. Жизнедеятельность тканей, выполняющих трофическую и защитную функции и связанных непосредственно с реакциями обмена в условиях гомеостаза, зависит от корреляций с многими структурами, в том числе и с теми, которые осуществляют гуморальную и нервную регуляцию. Интеграция тканей опорной функции, помимо общих связей, определяется деятельностью мышечно-нервного аппарата.

Системы мышечной и нервной тканей имеют свою специфику интеграции, которая значительно отличается от интеграции ранее рассмотренных тканей. Сказанное выше свидетельствует, что жизнедеятельность каждой системы тканей обуславливается различными формами взаимозависимости, конкретное выражение которых можно представить лишь в аспекте осуществляемых в организме функций. Интеграция тканей является одной из сторон тканевой эволюции. В ходе исторического развития между степенью сложности строения системы тканей и ее интеграцией отмечается прямая зависимость. Чем сложнее ткань, тем глубже ее интеграция в составе организма.

В индивидуальном развитии в ходе гистогенеза взаимозависимость клеточных структур постепенно углубляется. Дифференцировка клеточного материала и развитие связей, выражающих его интеграцию, представляют неразрывный процесс. Наименее глубока зависимость клеток друг от друга на начальном этапе онтогенеза. На протяжении его клетки, образующие презумптивные зачатки, в морфологическом отношении почти полностью лишены специализации и по своим свойствам являются тотипотентными. Значительно нарастает степень зависимости между клетками с наступлением зачаткового этапа. Самая глубокая интеграция клеточных элементов наблюдается на завершающем этапе гистогенеза в составе тканей. Здесь взаимозависимость клеток становится весьма широкой и касается всех сторон их жизнедеятельности.

Различная дифференцировка тканевых систем и еще более разнообразная специализация разновидностей способствуют возникновению между ними бесчисленных и многогранных жизненно важных коррелятивных связей. Они определяют все стороны деятельности организма — от элементарных вегетативных и защитных реакций до сложных отпавлений высшего отдела нервной системы включительно.

Как уже указывалось, клеточный материал разных зачатков имеет неодинаковые потенции к развитию. Эти различия приобретаются в ходе гистогенеза и соответствуют занимаемому каждым зачатком положению в составе осевого комплекса. Следовательно, интеграция зачаткового материала на данном этапе онтогенеза может быть определена в аспекте целостности зародыша. При переходе из зачаткового этапа в тканевый клеточный материал преодолевает критический рубеж, вследствие чего свойства клеток изменяются и детерминация зачатка сменяется детерминацией ткани. Этот процесс совершается не путем прямого превращения существующей клеточной генерации зачатка в клеточную структуру ткани, а на протяжении развития в результате смены многочисленных поколений клеток и их постепенного изменения. Поскольку свойства каждого зачатка определяются его положением, т. е. многочисленными связями со всеми структурами организма, постольку ткани как наиболее дифференцированные структуры приобретают еще большую зависимость, обусловленную многообразными корреляциями.

Ткани возникают из зачаткового материала в процессе дифференцировки клеток путем их глубоких качественных изменений. В морфологическом отношении этот процесс проявляется прежде всего увеличением массы цитоплазмы. В ней выявляется паружная часть, называемая эктоплазмой, в которой возникают различные специальные структуры, характерные для данного вида тканевых клеток. С их помощью клетки осуществляют в системе ткани свойственную им деятельность. В соответствии с этим в каждой тканевой клетке можно условно различать вегетативную и специфическую части. Вегетативная часть образована ядром и непосредственно окружающей его цитоплазмой (эндоплазмой). Специфическая часть представлена эктоплазмой, содержащей различные структуры, и является результатом развития вегетативной части клетки на тканевом уровне ее дифференцировки. Если на начальном и зачатковом этапах весь обмен веществ клеток ограничен только их вегетативной деятельностью (синтез, рост, деление), то с переходом в тканевый этап их обмен веществ значительно расширяется и проявляется как в вегетативной, так и в специфической деятельности. В вегетативной части клетки осуществляется матричный синтез, который грубо может быть выражен известной схемой ДНК — РНК — белок. Если иметь в виду морфологические структуры, в состав которых входят ответственные за синтез ингредиенты, то ими будут: во-первых, лежащий на периферии ядра на разделе с цитоплазмой содержащий ДНК, РНК и белки хроматинский слой; во-вторых, непосредственно связанная с ним эндоплазматическая сеть и рибосомами; в-третьих, периферическая часть цитоплазмы, богатая белками и весьма бедная РНК. Эти общие для всех клеток отношения и являются в определенном смысле градиентом клетки, отвечающим ее принципу строения.

При переходе от зачатка к ткани в ходе дифференцировки клеток образуется их специфическая часть. Этот процесс проявляется возникновением эктоплазмы с ее специфическими структурами, приводящими к изменению соотношения размеров ядра и цитоплазмы. В клетке осуществляется определенная деятельность: главным образом совершается необратимая дифференцировка ее вегетативной части — ядра и связанной с ним эндоплазмы. Последняя и способствует образованию в клетке специфической части со всеми присущими ей структурами. При потере специфической части (при дедифференцировке) способность клетки в дальнейшем давать специфическую часть не утрачивается. Значит, дифференцировка клеток, принадлежащих зачатку и ткани, различна. В первом случае клетка не способна давать специфическую часть, во втором она может ее образовывать.

Почему с возникновением ткани связь клеток между собой становится весьма тесной и взаимообусловленной? Почему для полной реализации имеющейся у клеток возможности специализации необходима тканевая интеграция? На первый взгляд, возникновение тканевой интеграции можно поставить в связь с образованием у них специфической части, посредством которой клетки контактируют и соединяются в системе ткани. В каждом эпителии, например, уже в начале гистогенеза вместе с эктоплазмой возникают тонофибриллы, образующие в составе пласта сложную опорную, объединяющую систему. Она является результатом развития всех клеток. Ее образование и существование, связанное с постоянным обновлением и перестройкой, служат одним из многих интегрирующих факторов, свойственных природе клеток рассматриваемого эпителия. Подобные примеры многочисленны. В сущности в каждой ткани специфические части клеток в какой-то степени служат интегрирующей структурой. Ниже подобные примеры будут рассмотрены более широко в ряде тканей.

В процессе возникновения тканей в зачатковом материале имеет место развитие клеточных генераций, или клонов, взаимно перекрывающих друг друга. Каждая генерация происходит из одной клетки и поэтому такой вид развития клеточной структуры был назван моноцитогенезом. Последний делает процесс клеточного развития взаимозависимым и обуславливает всю сложность строения ткани. Результатом взаимообусловленного развития, или интеграции клеток, является, во-первых, образование у всех клеток данной ткани идентичной дифференцировки, представляющей их необратимое состояние, и, во-вторых, возникновение на основе этой дифференцировки характерной для данной ткани специализации, являющейся в ряде случаев частично обратимой. Интеграция не есть внешнее проявление клеточных отношений, обусловленных лишь их слипанием (адгезией), а представляет внутреннюю органическую взаимосвязь разви-

тия клеток в системе ткани, благодаря которой только и возможна полная реализация их потенции. Вследствие этого функция ткани не составляет суммы функций клеток, ее образующих, а представляет качественно иную деятельность. В морфологическом, функциональном и генетическом отношении ткань является целостной системой, выполняющей в организме одну из его жизненно важных функций.

Интеграция тканевых клеток выражается в их строении и взаимоотношении, в осуществляемых ими функциях, а также в их генетических связях. В морфологии тканевых клеток интеграция проявляется весьма разнообразно. Внешняя форма, внутреннее строение, топографическое положение клеток и их различные специфические признаки (межклеточные вещества, метаплазматические структуры, ресничный аппарат, секрет и др.), а также различные формы их взаимной связи при раздельноклеточной, синцитиальной и симпластической архитектонике тканей, т. е. все, что характеризует морфологию тканевых клеток, определяется взаимообусловленностью развития и служит морфологическим выражением интеграции клеток в системе ткани.

Интеграция клеток проявляется прежде всего в их общей однородной функции, которая адекватна их дифференцировке. На основе этой общей функции клеток развиваются различные формы их специфической деятельности. Если общая функция, равно как и дифференцировка, необратимы и обуславливают детерминацию ткани и ее клеток, то специфические формы деятельности клеток при реактивности тканей во многих случаях изменчивы.

В генетическом отношении интеграция тканевых клеток определяется прежде всего тем, что они возникают из общего свойственного данной ткани источника, который А. А. Заварзин назвал камбием. Исходя из этого, основой развития ткани служат клетки с однородным характером дифференцировки, включая и камбий. На этой основе и образуются различные формы специализации клеток. Последняя проявляется у разных клеток в неодинаковой степени и носит не идентичный характер. Вследствие этого система ткани весьма сложна и вместе с тем имеет единую природу. Важной особенностью ее в отличие от предшествующих клеточных структур является наличие амитозов. Если митоз наблюдается на всем протяжении онтогенеза, то амитоз — лишь с возникновением тканей, т. е. на определенном уровне дифференцировки клеток, когда они приобретают тканевую детерминацию. При амитозе клетка сохраняет структуру, свойственную ей в интерфазе. В это время в ней отсутствуют хромосомы, а на периферии ядра на разделе его с цитоплазмой имеется содержащий ДНК хроматический слой. Процессы синтеза в делящейся амитозом клетке не прерываются. Последняя продолжает осуществлять свойственную ей деятельность. Поэтому клетка при амитозе по своим морфологическим и функциональным показателям является интерфазной. Следовательно,

амитоз служит одним из проявлений интерфазного состояния клетки и принципиально отличается от митоза.

Известно, что метаболизм клетки в интерфазе обуславливается взаимоотношением ядра и цитоплазмы. В основе его лежит синтез нуклеиновых кислот и белков. Морфологически он определяется размером протяженности содержащего ДНК хроматического слоя ядра и связанной с ним эргастоплазмы. Чем больше протяженность этого слоя, тем выше метаболизм клетки. Поскольку в результате амитоза суммарная протяженность хроматического слоя в ядрах дочерних клеток по сравнению с аналогичным показателем материнской клетки значительно увеличивается, постольку амитоз служит механизмом, увеличивающим обмен веществ, а следовательно, и повышающим специфическую деятельность тканевой структуры. То, что эта форма деления характерна для тканевых клеток, выполняющих определенную специфическую деятельность, свидетельствует об амитозе как факторе, регулирующем рабочую производительность ткани.

При митозе в результате превращения хроматического слоя в хромосомы и распыления РНК ядрышек в эндоплазме процессы синтеза в клетке значительно снижаются и протекают лишь в цитоплазме — на том уровне, который необходим для осуществления самого митоза. В результате выполняемая клеткой специфическая деятельность в период митоза прерывается. Митотически делятся клетки камбиальной зоны тканей, а также клетки, сравнительно слабо специализированные. Последние, вступающая в митоз, в большинстве случаев теряют признаки специализации.

Как известно, особенностью митоза является то, что ДНК благодаря образованию хромосом поровну разделяется между дочерними клетками. В процессе образования хромосом количественные результаты синтеза, неравномерно выраженные на протяжении хроматического слоя, суммируются, а возможные отклонения в синтезе, по-видимому, некоторым образом нивелируются. Это ранее высказанное нами соображение о митозе как факторе, детерминирующем достигнутый тканью необратимый уровень развития и преемственно передающем определенный этап дифференцировки ее клеток, также должно быть принято во внимание при характеристике митоза.

Следует, однако, отметить, что в литературе получил широкую известность иной взгляд на митоз как на процесс, имеющий строго циклический характер и являющийся идентичным в разные периоды онтогенеза. Сущность его связана с синтезом ДНК, которая остается на всем протяжении индивидуального развития у всех соматических клеток неизменной. Согласно этому взгляду развитие соматических клеток представляет собой стереотипно повторяемый цикл митоза, состоящий из интерфазы и собственно митоза. Интерфазу, в свою очередь, разделяют на пресинтетический, синтетический и премитотический периоды и рассмат-

ривают ее в целом как подготовительный этап митоза. В сущности все развитие клетки сводится к циклу митоза.

Что касается специфической деятельности клеток, то она осуществляется теми клетками, которые теряют способность к митозу. Они дифференцируются и выполняют определенную характерную для клетки данной ткани функцию. Через различный срок жизни они погибают. Как следует из сказанного выше, между митозом и дифференцировкой клеток существует антагонизм. Эти два состояния будто бы не могут быть присущи клетке одновременно. Если клетка делится митозом, то она не является дифференцированной, а если она дифференцирована, то в этом случае она не может делиться митозом. Подобное представление о развитии соматических клеток расходится с данными гистогенеза. Все, чем располагает современная гистология в отношении тканевого развития, служит доказательством того, что сущностью жизни тканевой клетки, способной к митозу, является ее специфическая деятельность, осуществляющаяся на протяжении интерфазы. Если представить эту деятельность клеток суммарно, то она и составит основу жизнедеятельности тканей, органов и всего организма в целом. По-видимому, сторонники этого взгляда полагают невозможным одновременность синтеза ДНК и специфических белков, обуславливающих образование специфических структур. Это тем более вероятно потому, что исследователи под дифференцировкой имели в виду специализацию клеток, признаки которой действительно могут пропадать во многих клетках с наступлением митоза.

Многочисленные материалы, накопленные в результате гистологического исследования, показывают, что митоз может чередоваться с амитозом в последовательно сменяющих друг друга клеточных поколениях. Поэтому, строго говоря, митоз не может быть неизменным и постоянным, стереотипно повторяющимся в различно дифференцированных клетках на разных этапах индивидуального развития. Попытка ряда исследователей умозрительно привести в соответствие сведения о гистогенезе с этим положением не дала убедительных результатов. Указанные противоречия носят принципиальный характер и требуют дальнейших исследований.

Для понимания интеграции тканевых клеток большое значение имеет решение вопроса о том, в какой зависимости между собой находятся в тканях митоз и амитоз. Как было показано выше, они представляют два различных механизма, обуславливающих детерминацию развития, выражающуюся в дифференцировке и в специфической деятельности. Вместе с этим они определяют целостность ткани как единой системы, а следовательно, и интеграцию ее клеточных элементов. Указанные формы развития, частично перекрывая друг друга. Следовательно, митоз и амитоз находятся в определенном соотношении, и это пока-

зывает, что в генетическом аспекте клетки в составе ткани взаимообусловлены.

У каждой системы тканей имеется свой специфический источник развития (камбий). В некоторых системах тканей, например в пограничных, каждая разновидность эпителия имеет свой особый камбий. Последний обладает характерной для данной ткани дифференцировкой, которая выражается как в определенных гистотипических особенностях, так и в характерных чертах, свойственных данной разновидности. Эта дифференцировка ткани является необратимой и идентичной. Поэтому в генетическом отношении все клетки данной ткани однородны. Развитие клеток в составе ткани проявляется в их специализации, нередко весьма разнообразной. Форма специализации клеток в разных тканях выражена по-разному. В некоторых тканях, как, например, в кожном эпителии, клетки камбия в своем строении лишь слабо проявляют признаки специализации и при этом только некоторые из них, тогда как в остальных клетках пласта специализация выражена наиболее ярко и полно, хотя ее профиль в разных клетках при этом может быть неодинаковым. Одни из них вырабатывают секрет и являются исключительно секреторными клетками, другие, теряя жизнеспособность, ороговевают и входят в состав различных роговых образований. Названные специализированные клетки составляют основную часть ткани, осуществляющую свойственную ей деятельность. Поскольку в процессе этой деятельности некоторая часть этих клеток теряет жизнеспособность и погибает, постольку на смену им возникают генерации высокоспециализированных клеток. Этот процесс жизнедеятельности ткани, называемый физиологической регенерацией, убедительно свидетельствует о взаимообусловленности различно специализированных клеток. Для того чтобы показать, насколько глубока интеграция клеток в составе пласта рассматриваемой ткани, достаточно удалить на некотором протяжении поверхностный роговой слой, чтобы убедиться в большом значении его в жизни всего пласта и, в частности, для оставшегося росткового слоя. Последний в указанных условиях, оказавшись в прямом контакте с внешней средой, подвергается дегенерации. Жизнедеятельность клеток этого слоя возможна лишь при наличии рогового слоя, хотя он и представлен мертвыми ороговевшими клетками. О том же свидетельствует и эксперимент обратного значения, когда в пласте на некотором протяжении отсутствует камбий, представленный базальным рядом клеток. В этом случае эпителий также является нежизнеспособным, так как лишается источника своего развития.

Рассматриваемый кожный эпителий имеет камбий на всем протяжении пласта. В одних случаях он расположен строго равномерно, как это имеет место в эпителии роговицы, не имеющей дериватов. В других случаях, например в эпителии кожи, камбий располагается неравномерно, что обуславливается значитель-

ным развитием дериватов (желез и волос), в составе которых находится большая часть камбия. Это обстоятельство определенным образом сказывается на интеграции клеток. В других эпителиях камбий располагается лишь в некоторых определенных участках пласта, находящиеся на некотором расстоянии друг от друга. Примером является кишечный эпителий, в котором камбиальными зонами являются участки его, расположенные в области крипт. Имеются и такие эпителии, где камбиальность представляется равномерно рассеянной, при этом различия между низко- и высокоспециализированными клетками в составе пласта в значительной степени нивелированы. Подобный характер строения имеет мезотелий, выстилающий вторичную полость тела. Зоны его развития в обычных физиологических условиях, как показали исследования В. Ф. Ивановой (1960, 1961), расположены мозаично. Специализация эпителия проявляется в кроющей деятельности всех клеток, которая, как показывают их ядерно-цитоплазматические отношения, выражена в них в различной степени. Для всех разновидностей тканей эпителиального типа характерна различная степень специализации клеток, которая и проявляется в ходе их развития. Несмотря на большое разнообразие форм специализации клеток, в этом типе тканей основной и жизненно важной формой является такая, которой присуща кроющая деятельность. Она проявляется в обычных физиологических условиях в разной степени всеми клетками. В условиях реактивности специализация выражается односторонне в кроющей структуре. В этом случае, благодаря интеграции клеток, при недостаточности в системе ткани наблюдается взаимозамещение.

Ткани мезенхимной природы, дифференцирующиеся в различных направлениях и образующие в целом систему тканей внутренней среды, имеют лишь общую детерминацию. Поэтому отдельные разновидности этой системы в случае изменений условий развития в результате действия определенных факторов проявляют способность к метаплазии. Камбий каждой разновидности этой системы тканей обладает широкой потенцией к развитию. Если в физиологических условиях он является источником развития только свойственной ему тканевой структуры, то в неадекватных условиях меняется профиль его развития, и тот же камбий может являться источником возникновения иной разновидности тканей внутренней среды. Рассматриваемая система тканей служит наглядным примером, свидетельствующим о различии содержания понятий детерминации и дифференцировки. Детерминация — это наследственное закрепление основной общей дифференцировки тканей внутренней среды. Однако дифференцировка их далее продолжается в разных направлениях, обуславливающих разнообразие тканей этой системы, выполняющих различную деятельность (трофическую, защитную, опорную, сократительную). Особенностью тканей рассматриваемой систе-

мы является образование промежуточных или межклеточных веществ, которые представляются не собранием продуктов деятельности отдельных клеток, а производными целых клеточных генераций более высокого порядка. Следовательно, само образование промежуточных веществ является интегрирующим фактором, взаимно обуславливающим жизнедеятельность клеток. Примером тканей, в которых вырабатываются промежуточные вещества, могут быть все волокнистые ткани, начиная с ретикулярной, а также опорные и гладкомышечные. Однако, кроме промежуточного вещества, интегрирующую роль в тканях внутренней среды играет и гуморальный фактор. По-видимому, влияние на жизнедеятельность свободных клеточных форм соединительной ткани осуществляется подобным образом.

Наиболее глубокую взаимозависимость проявляют клетки в составе симпластических структур, где А. А. Заварзин называл их клеточными территориями. В тканях внутренней среды подобные структуры встречаются в виде многоядерных клеток и симпластов, достигающих иногда значительных размеров. В этих структурах интеграция клеточных территорий настолько глубока, что цитоплазма территорий представляется общей массой, особенно в случае многоядерных клеток, когда ядра собраны в одном сравнительно небольшом участке, а клеточные границы отсутствуют. Но основным показателем глубокой интеграции клеток в состав симпластов является общность некоторых процессов их деятельности. Как показывают исследования К. Б. Ильиной (1970), в многоядерных клетках и симпластах, возникших на поверхности введенных в организм инородных тел, общими функциями их клеточных территорий являются выделение литических ферментов и образование структуры, обуславливающей эту деятельность: пластинчатый комплекс у них является общим. В тех случаях, когда происходит обособление отдельных клеток от симпласта, от общего пластинчатого комплекса отделяются и его небольшие участки. Приведенный пример показывает, что интеграция клеток в случае развития симпластов достигает такой глубокой взаимозависимости, при которой отдельные процессы деятельности и адекватные ей структуры являются общими. В рассмотренном примере такой функцией является литическая деятельность и связанная с ней структура пластинчатого комплекса, участвующая в образовании ферментов, необходимых для этой функции.

Соматическая мускулатура состоит из поперечнополосатых мышечных волокон, каждое из которых является огромного размера сложным симпластом. Интеграция клеточных территорий его весьма глубока. Интегрирующим фактором, обуславливающим развитие симпласта, служит образование в нем единого сократимого аппарата, представленного миофибриллами и связанной с ним сарколеммой. Эти образования являются продуктом развития системы клеток, клеточных территорий, образу-

ших симпласт. Ввиду того что функция сокращения связана с расходом значительной энергии, большая часть митохондрий тесно связана с миофибриллами. Следовательно, в мышечных волокнах соматической мускулатуры интегрирующую роль по сравнению с ранее рассмотренными симпластами соединительной ткани играют иные клеточные образования — специфические миофибриллярные структуры и митохондрии. Пластинчатый комплекс в волокне разделен и представлен обособленно в каждой клеточной территории.

При реактивном состоянии в поврежденном мышечном волокне специфическая часть симпласта распадается. Высвободившиеся клеточные территории превращаются в обособленные одноядерные клетки, называемые миобластами, которые лишены специфической части (эктоплазмы с лежащими в ней миофибриллами). Подобные изменения мышечных волокон называют их дедифференцировкой.

В отличие от мышечной ткани, имеющей симпластическую структуру и образованной поперечнополосатыми мышечными волокнами, нервная ткань, как правило, имеет раздельноклеточное строение. Сущность последнего и выражает нейронная теория, которая в настоящее время является общепризнанной. Образуют рефлекторные дуги, нейроны резко дифференцируются и проявляют по сравнению с клетками всех ранее рассмотренных тканей наиболее тесную взаимозависимость. Взаимозамещение различных в морфологическом и функциональном отношении нейронов в составе рефлекторной цепи здесь отсутствует. Вместе с этим и обратимости развития нейронов не происходит. С одной стороны, это означает, что нейроны детерминированы, а с другой — что их детерминация не идентична. Вследствие этого интеграция нейронов представляется исключительно глубокой.

Гетерохрония

На протяжении всего онтогенеза развитие клеточных структур носит приспособительный характер. В их строении всегда имеют место те или иные черты адаптации, которые в разных клетках одной и той же ткани выражены различно. Процесс адаптации проявляется с самого начала развития организма. На начальном этапе онтогенеза млекопитающих гетерохрония в развитии клеточного материала выражена в различных формах. Одна из них приводит к резкому разделению клеточного материала зародыша на провизорный и дефинитивный. Это расчленение происходит вследствие адаптации зародыша к условиям развития. Провизорный материал, приобретший тканевое строение и представленный хорионом, амнионом и другими органами, создает необходимые условия для развития дефинитивного материала. Он имеет непосредственную связь с телом матери, обуславливая эмбриогенез.

Другой формой гетерохронии на указанном этапе онтогенеза является развитие дефинитивного материала, в ходе которого он расщепляется на соматические и половые клетки. Последние значительно отстают в своем развитии от соматических. Биологический смысл этого явления был показан выше. Он заключается в необходимости сохранить полную наследственную информацию. Отношение между половыми и соматическими клетками имеет характер двусторонних и при этом взаимообусловленных связей. Последние разнообразны и представляют интеграцию, имеющую целостное, организменное значение. Развитие половых продуктов сопровождается образованием в онтогенезе сложной гаммы гормональных факторов, обуславливающих строго определенный физиологический ритм развития всех соматических структур организма и его половых особенностей.

Весьма ярко проявляется гетерохрония при развитии дефинитивного материала на начальном этапе. Она выражается в неодинаковой скорости развития разных участков зародыша. Благодаря тому что в одних участках тела зародыша клетки быстро растут и интенсивно делятся вследствие их высокого метаболизма, а в других — эти процессы протекают медленно, клеточный материал в теле зародыша смещается. Особенно бурно это происходит при переходе начального этапа в зачатковый. Благодаря смещению клеточного материала состав односторонних зачатков у разных представителей может быть неидентичным. Разная скорость развития клеточных структур в начале зачаткового этапа вызывает проникновение материала одного зачатка в состав другого зачатка. При этом сначала изменяется форма зачатка, а позднее в тканевом периоде обнаруживается явление меторнизиса. Последнее можно объяснить лишь смещением клеточного материала в начале зачаткового этапа, когда он уже приобрел определенную тканевую детерминацию.

На тканевом этапе онтогенеза наблюдаются различные формы гетерохронии. Основной из них является тканевая, имеющая место на протяжении всего гистогенеза. Помимо этого, гетерохрония отмечается в ходе развития органов и их систем, а также в развитии разнообразных частных функциональных систем организма. В сущности, на всех уровнях возникновения и жизнедеятельности клеточных структур общей чертой в устанавливающих межклеточных отношениях служит асинхронное развитие.

В некоторых тканях явление гетерохронии проявляется в том, что они состоят из клеток, находящихся на разных стадиях развития — от камбиальных до высокоспециализированных. Подобного рода полиморфизм клеток и выражает гетерохронию в статике. Она проявляется на основе идентичной дифференцировки всех клеток данной ткани, но различной степени их специализации. Если подобные отношения в развитии эпителиальных тканей и тканей внутренней среды, т. е. в тех тканевых структурах, в которых имеет место отчетливо выраженная кам-

бнальность, выступают очень четко, то в несколько ином виде они выражены в скелетной мускулатуре и в нервной системе. В их строении названная форма гетерохронии не проявляется. В составе скелетного мышечного волокна, имеющего симпластическое строение, все клеточные территории представляются в равной степени специализированными и все связаны с сократимым аппаратом. Точно так же являются высокоспециализированными и все нейроны, составляющие рефлекторные цепи. Указанные клеточные структуры имеют значительную продолжительность жизни. Поэтому обновление их строения осуществляется не в форме частных клеточных делений и чередования клеточных поколений при постоянной гибели некоторой части клеточных форм, а путем обновления их химического состава. Поскольку последнее при обычных исследованиях не обнаруживается, постольку структура как мышечных волокон, так и рефлекторных цепей в постэмбриональном периоде кажется развивающейся синхронно. Имея в виду, что гетерохрония является одной из постоянных особенностей гистогенеза в различных условиях, необходимо рассматривать названные ткани в динамике их развития. В эмбриогенезе скелетной мускулатуры гетерохрония выступает отчетливо. Она проявляется в том, что мышечные волокна формируются с неодинаковой скоростью. Отдельные из них, достигшие преждевременной дифференцировки, подвергаются гибели. На поздних стадиях этот процесс выравнивается и все мышечные волокна приобретают высокую специализацию. Другой формой гетерохронии является то, что мышцы разного значения развиваются не одновременно: одни развиваются быстрее, другие — медленнее. Например, раньше возникают дыхательные, позже — мышцы конечностей (А. А. Клишов, 1960). Третьей формой гетерохронии является то, что сформировавшаяся мышца развивается асинхронно. Это развитие, как известно, протекает путем утолщения отдельных волокон и их последующего расщепления. Этот процесс наблюдается при повышенном функциональном состоянии и приводит к увеличению числа мышечных волокон и к их росту.

Детерминация

Детерминация тканей представляет такое качественное состояние их, благодаря которому они сохраняют при всех условиях существования свою природу и не способны к взаимному превращению. Эти свойства четырех жизненно важных систем стали возможными вследствие того, что каждая из них развивалась и продолжает свою жизнедеятельность, занимая строго определенное положение в составе всех многоклеточных животных. Находясь в постоянной и непрерывной взаимосвязи, они взаимно определяют возможность своего существования, а тем самым и обуславливают органическую целостность животного и его об-

менные отношения с внешней средой. Благодаря стойким качественно различным особенностям тканевых систем все многоклеточные животные имеют общий принцип тканевой организации. Он определяет органическую целостность животных на всех этапах органической эволюции. На основе этой общей тканевой организации совершаются адаптивные изменения животных и осуществляется естественный отбор, что приводит к разнообразию видов животных. Анализируя весь ход исторического развития тканей и принимая за основу их различную детерминацию, А. А. Заварзин сформулировал теорию тканевой эволюции. Таким образом, изучение детерминации тканей позволило понять их историческое, эволюционное развитие и его особенности.

Выше уже указывалось, что детерминация как необратимое качественное состояние клеточных структур возникает ступенчато в определенной последовательности соответственно ходу гистогенеза. С возникновением зиготы начинается онтогенез и вместе с этим клеточная дифференцировка, характеризующая гистогенез. Зигота детерминирована, и это качественное состояние характеризуется ее тотипотентностью, т. е. полнотой наследственной информации. Образующиеся в результате ее деления клетки, служащие источником развития definitivoных структур, являются также полипотентными. Следовательно, качественное состояние клеточного материала, входящего на начальном этапе в состав презумптивных зачатков, таково, что последние образованы тотипотентными клетками. Эта особенность и характеризует свойственную клеткам детерминацию. В дальнейшем клеточная структура зародыша достигает зачаткового этапа гистогенеза, при этом происходит ее качественное изменение. Она представлена взаимозависимыми зачатками, образующими у хордовых животных осевой комплекс. Каждый из зачатков занимает определенное положение в теле зародыша и соответственно этому имеет строго закрепленные в природе клетки, свойственные лишь ему качественные особенности. Последние и характеризуют их зачатковую детерминацию. Благодаря этим особенностям клеточный материал зачатка не способен к обратному развитию, а также к превращению в другие зачатки. В ходе дальнейшего развития каждый зачаток служит источником образования лишь определенных тканевых структур. Впоследствии, когда процесс развития клеточного материала достигает последнего завершающего этапа гистогенеза, возникают различные, но определенные общим принципом тканевой организации животных системы тканей. Клеточный материал их приобретает тканевую детерминацию, которая характеризует их различные качественные свойства. Прежде всего стойкие качественные особенности присущи каждой жизненно важной системе тканей, занимающей определенное положение в составе животного организма. К ним относятся пограничные ткани, ткани внутренней среды, ткани мышечной и нервной системы. Каждая

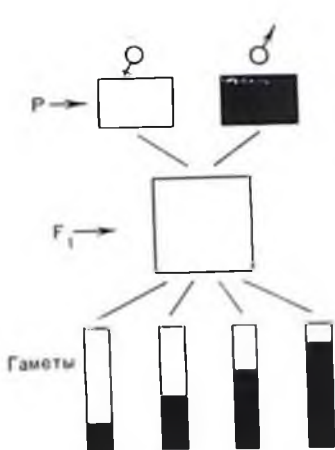


Рис. 16. Схема образования разнокачественных гамет у гибрида первого поколения (F_1). Разнокачественность гамет выражена в неодинаковом количестве светлой и материнской (светлой) и отцовской (черной) ДНК.

из названных систем тканей имеет специфические параметры, характеризующие их морфологическое строение. Наряду с этим имеющиеся в каждой системе тканей частные разновидности приобретают некоторые присущие им дополнительные признаки. В системе пограничных тканей частные признаки определяют особенности кожного, кишечного и других эпителиев. Они наследуются и поэтому прочно закреплены в природе клеток. Следовательно, эти разновидности имеют частную детерминацию, помимо общей, свойственной всей системе пограничных тканей. На основе наличия частной детерминации в системе пограничных тканей Н. Г. Хлопин (1946) предложил генетическую классификацию эпителиальных тканей.

В ходе эволюции возникновение частной детерминации может персонафицировать в составе системы тканей не только отдельные разновидности, но даже и отдельные клетки. Примером подобной дифференцировки являются ткани нервной системы. Так, нейроны, представляющие различные звенья рефлекторных дуг цереброспинального отдела, имеют различную частную детерминацию. Вследствие этого возможность взаимопревращения их исключается. Однако частная детерминация может и отсутствовать в системе тканей. Примером подобного состояния являются ткани внутренней среды. Несмотря на большое разнообразие разновидностей в этой системе, в морфологическом и функциональном отношении резко отличающихся друг от друга, всем тканям внутренней среды свойственна лишь общая детерминация. Вследствие этого в этой системе тканей возможна метаплазия — явление, когда одна разновидность под влиянием тех или иных факторов может изменять направление своего развития и давать другие разновидности ткани внутренней среды. Это свидетельствует о том, что камбиальность различных производных тканей внутренней среды весьма лабильна и является общей для всех разновидностей этой системы.

Гистогенез и наследственность

В предыдущей главе были рассмотрены факторы гистогенеза. Одним из них является детерминация клеточного материала, которая изменяется по ходу гистогенеза от одного его этапа к другому. Последовательное изменение детерминации клеточного материала от тотипотентного состояния на начальном этапе к зачатковому и далее тканевому свидетельствует о его необратимом качественном изменении. Это в свою очередь подтверждает, что процесс клеточного развития имеет строго определенную направленность, пока он не достигает своего полного завершения и не станет тканевым. В сущности, он отображает реализацию наследственности, механизм которой понимается в настоящее время различно.

Проявления наследственности изучаются на разных уровнях. На молекулярном — они исследуются молекулярной генетикой, показывающей, что сущность их обуславливается дискретностью молекулярных структур ДНК, представляющих матерьяльную основу наследственности. Это находит свое выражение в матричном синтезе.

На клеточном уровне наследственность изучается цитогенетикой, задача которой — установить корреляции между наследованием признаков и хромосомными соотношениями; при этом считается, что каждая из хромосом содержит определенные гены и поэтому индивидуально существует в клетках непрерывно на протяжении онтогенеза.

На организменном уровне наследственность изучается в аспекте эволюционного учения. Это направление генетики нашло отражение в исследованиях Г. Менделя (1865), Н. И. Вавилова (1935), Н. П. Дубинина (1961) и др., которые далее развивают учение об органической эволюции. «Развитие генетики популяций, — отмечает Н. П. Дубинин, — является в наши дни составной частью современной теории эволюции видов. Генетика популяций вновь доказала всю глубину дарвиновских идей о факторах эволюции, установив в прямых наблюдениях и в экспериментах значение наследственности, изменчивости и естественного отбора»¹.

Понять наследственность гистогенеза, по-видимому, можно было бы с позиции фенотипетики, изучающей проявление генотипа в индивидуальном развитии до полного формирования организма. Однако фенотипетика, изучающая путь развития от генотипа к фенотипу, как указывают Н. В. Тимофеев-Ресовский и В. И. Иванов (1966), является «еще не устоявшейся дисциплиной, отдельные разделы которой пока, к сожалению, слабо

¹ Дубинин Н. П. Основы генетики популяций. — В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. Изд-во Московск. ун-та, 1966, с. 263.

друг с другом связаны»¹. Авторы констатируют, что «основные принципы структуры кода наследственной информации известны, намечаются также и механизмы передачи информации из ядра в цитоплазму. Однако, если рассматривать не вирус или фаг, или даже одноклеточный организм, а сложный многоклеточный организм, обладающий определенными наследственными признаками и свойствами, то при переходе от зиготы с ее кодом наследственной информации к взрослой форме мы и столкнемся с совершенно замечательным, удивительным, непонятным путем индивидуального развития, называемым онтогенезом»². В этой цитате, на наш взгляд, дана достаточно объективная характеристика современного состояния феногенетики многоклеточных организмов, которая находится лишь в самом начале своего развития. Поэтому она пока не в состоянии показать механизм реализации наследственной информации в онтогенезе многоклеточных животных.

Эволюционная гистология рассматривает закономерности гистогенеза как проявление исторического развития. В соответствии с этим необходимо подойти к пониманию установленного Г. Менделем порядка возникновения признаков в различных поколениях гибридов с позиции закономерностей гистогенеза. Г. Мендель не исследовал клеточного развития, и тем не менее его учение принято считать основой цитогенетики. Поэтому вначале необходимо рассмотреть, в какой степени созвучны законы наследственности, выявленные Г. Менделем, с положениями, постулируемыми цитогенетикой. Обратимся к истории вопроса.

Прошло более 100 лет после выхода в свет классической работы Г. Менделя (1865). Этот труд вскрыл весьма важную закономерность развития органических форм. В нем впервые было описано явление доминирования и латентного состояния гомологичных признаков, а также расщепление и независимость этих признаков в потомстве гибридов. «Это открытие,— пишет М. Е. Лобашов (1963),— явилось замечательным подкреплением учения Ч. Дарвина и его теории о происхождении видов путем естественного отбора»³. Данные Г. Менделя отражают исторический принцип развития и поэтому определили эволюционное направление в генетике.

К началу XX века явление наследственности понималось в свете умозрительных теорий Gallon (1875), Nägeli (1884), Weismann (1892) и др., а состояние развития всей биологии было таково, что проблемами органической эволюции исследователи занимались крайне недостаточно. В этот период работа Г. Менделя, получившая известность и подтверждение, привлекла особое внимание. Ее положения стали незыблемой основой учения о наследственности.

К началу XX столетия с развитием цитологии выделилось ее особое направление — цитогенетика. Она зародилась еще во второй половине про-

¹ Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванова В. П. Некоторые вопросы феногенетики.— В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. Изд-во Московск. ун-та, 1966, с. 116.

² Там же, с. 115.

³ Лобашов М. Е. Генетика. Курс лекций. Изд-во Ленинградск. ун-та, 1963, с. 102.

шлого столетия, когда наследственность, по мнению Э. Вильсона (1936—1940), стала рассматриваться как следствие генетической преемственности клеток. Затем было высказано положение о зачатковых клетках и создана теория непрерывности зародышевой плазмы. Позднее было изучено оплодотворение у животных и растений и вместе с этим установлено, что ядро является носителем наследственности. Далее было отмечено значение хроматинового вещества, образующего хромосомы. Вслед за этим Weismann (1892) высказал предположение о наследственных единицах, расположенных в хромосомах. Все указанные наблюдения, а также высказывания, часть которых еще носила умозрительный характер, отражают различные этапы развития цитогенетики. Они были сделаны до начала XX столетия, т. е. до того, как стала известна работа Г. Менделя. Исследования Sutton (1903), Boveri (1904) и др. значительно дополнили данные цитогенетики, которые были объединены с данными Г. Менделя. Как указывает Н. И. Вавилов, дальнейшим «наиболее замечательным этапом в развитии учения о наследственности... является хромосомная теория наследственности, установленная Морганом, по которой гены... локализируются определенно в хромосомах... в линейном порядке»¹. Менделизм и морганизм стали рассматриваться как взаимно дополняющие учения. Однако общеприкладное содержание открытия Менделя — закономерности выявления признаков в потомстве гибридов — не получило необходимой разработки в аспекте развития клеточной структуры организма. Данные, полученные Г. Менделем, в результате их объединения с цитогенетикой были восприняты как доказательство дискретности наследственного материала половых клеток. Г. Мендель, по мнению М. Е. Лобашова, установил, что «признаки определяются отдельными наследственными факторами, которые передаются через половые клетки»². В связи с подобными высказываниями встает вопрос, можно ли работу Г. Менделя рассматривать как учение о наследственных факторах (генах), определяющих развитие отдельных признаков, или она показывает только закономерности выявления этих признаков при скрещивании в потомстве гибридов, не касаясь идеи дискретности наследственного материала гамет. В работе Г. Менделя сказано: «...константные потомки образуются только тогда, когда зачатковые клетки и оплодотворяющая пыльца однородны, причем и те и другие снабжены задатками, способными давать совершенно одинаковые индивиды... Поэтому... при возникновении константных форм у гибридного растения объединяются совершенно одинаковые факторы»³. Смысл этой цитаты таков, что под задатками следует понимать свойства клеток давать определенные индивидуумы, а под «объединением одинаковых факторов» — оплодотворение зачатковой клетки однородной с ней пылью. Если обратиться к тому периоду, когда Г. Мендель проводил исследование, то в биологии того времени еще не было известно ни о генетическом значении ядра, ни о существовании хромосом. Поэтому какие-либо реальные предпосылки для признания дискретности наследственного материала половой клетки тогда еще отсутствовали. Признаки, о которых говорил Г. Мендель, были поставлены в связь с наследственными факторами (генами) впервые лишь исследователями начала XX века при объединении менделизма с цитогенетикой. Работа Г. Менделя лишена данных о наследственных факторах и не имеет отношения к теории гена. Задача ее была иной. Автор пишет: «...до сих пор не удалось установить всеобщего закона образования и развития гибридов... среди многочисленных опытов ни один не был произведен в том объеме и таким образом, чтобы можно было определить число различных форм, в которых проявляются потомки гибридов, с досто-

¹ Вавилов Н. И. Менделизм и его значение в биологии и агрономии. — В кн.: Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М.—Л., 1935, с. 8.

² Лобашов М. Е. Генетика. Курс лекций. Изд-во Ленинградск. ун-та, 1963, с. 11.

³ Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М., «Наука», 1965, с. 27.

верностью распределить эти формы по отдельным поколениям и установить их взаимные численные отношения... Однако это представляется единственным путем для достижения окончательного решения вопроса, имеющего немаловажное значение для истории развития органических форм. Настоящая статья представляет попытку такого детального опыта»¹. «Мендель, — как указывает А. А. Любищев (1925). — понятием ген не пользуется и все время говорит о признаках»². Подобного мнения о содержании работы Г. Менделя придерживается и К. А. Фляксбергер (1935), который свой перевод этой работы на русский язык сопроводил следующим примечанием: «Мендель говорит о половых клетках как носителях наследственности. В настоящее время этот вопрос получил исключительное развитие, причем доказано, что признаки, подчиняющиеся законам Менделя, обуславливаются «факторами», или «генами», расположенными в хромосомах ядра половых клеток. Таким образом, в современном понимании менделируют не половые клетки, а «гены», или «факторы»³. Образование константных потомков Г. Мендель считал возможным тогда, когда гаметы (женские и мужские) обладают способностью давать начало развитию одnorodных индивидуумов. «Так как различные константные формы — писал он, — зарождаются на одном растении и даже в одном цветке, то последовательно предположить, что в завязях гибридов имеется столько разнообразных по своим свойствам яйцевых клеток и пыльцевых зерен, сколько возможно константных комбинаций, и что мужские и женские половые клетки по своим внутренним свойствам соответствуют отдельным формам»⁴.

Объединение данных Г. Менделя с хромосомной теорией осуществлялось таким образом, что сущность менделизма при этом изменилась. Признаки в строении организма стали считать проявлением влияния отдельных генов, расположенных в хромосомах, вследствие чего изменилось представление о процессе менделирования. Этот процесс будто бы претерпевают не половые клетки, как это считал Мендель, а только отдельные гены, заложенные в них. Это положение, возникшее в начале XX столетия, стали ошибочно считать менделевским постулатом. По мнению Томаса Моргана (1927), теория наследственности Менделя постулирует постоянство гена, при этом всякий ген, полученный гибридом от каждого из своих родителей, остается неизменным в новой для него среде у гибрида. В действительности же данные Г. Менделя показали закономерности выявления признаков в потомстве гибридов. Нетрудно видеть, что в результате указанного синтеза трактовка явлений, изученных Г. Менделем, стала совершенно иной. Среди большинства исследователей утвердилось мнение, что закон Менделя о расщеплении и независимости признаков может быть понят только с позиции хромосомной теории наследственности. По мнению Б. Л. Астаурова (1965), гипотеза Сэттона и Бовери о хромосомах как материальных носителях наследственных свойств в синтезе с менделизмом превратилась в научный факт, а сам менделизм, представляю-

¹ Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М., «Наука» 1965, с. 9—10.

² Любищев А. А. О природе наследственных факторов.—«Изв. биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те», 1925, т. 4, с. 18.

³ Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М.—Л., 1935, с. 47

⁴ Там же, с. 47.

ший порой абстрактно-математический гибридологический анализ, обрел конкретную материальную базу в клеточных структурах и процессах. Иначе оценивал менделизм другой виднейший сторонник хромосомной теории Ю. А. Филипченко (1927), который отнюдь не считал морганизм органически связанным с учением Менделя. «Предположим,— пишет он,— что завтра рухнет... учение о генах и заменится каким-либо новым представлением. Несмотря на это, ...сохранит свою прежнюю силу... закон Менделя... и будет говорить то же, что и теперь о расщеплении и независимости признаков. Указанное обстоятельство чрезвычайно важно, ибо позволяет провести границу между истинными законами природы, как ...закон Менделя, ...и теми, так сказать, «законами», которые иногда с такой быстротой устанавливаются во многих науках...»¹. В этой цитате Ю. А. Филипченко показал, с одной стороны, объективность и неизбежность законов природы, открытых Г. Менделем, и, с другой стороны, их органическую независимость от иной, позднее возникшей, генетической концепции — морганизма. Эта цитата указывает на фундаментальность открытых Г. Менделем закономерностей, которые, по мнению Ю. А. Филипченко, останутся без изменений и даже в случае краха учения о гене. Если учение о гене как определенном локусе хромосом половой клетки в сущности выражает собой идею дискретности наследственного материала и крах этой идеи, по мнению Ю. А. Филипченко, никак не скажется на содержании менделизма, то из этого следует, что самому менделизму эта идея не свойственна. В противном случае крах ее сказался бы на менделизме.

Главным в учении Менделя, как указывает Ю. А. Филипченко, является закон расщепления и независимости признаков при развитии потомства гибридов. Этот закон отражает процессы, представление о которых лишено гипотетических построений. Они поддаются точному математическому анализу и выражены в определенной и ясной форме. Менделизм позволяет предвидеть результаты развития и благодаря этому в какой-то степени управлять процессом наследования. «...Исходя из положений менделизма,— пишет Н. И. Вавилов,— селекционер ныне с успехом может комбинировать одни признаки с другими, получать новые устойчивые сочетания свойств, создавая произвольно путем скрещивания постоянные формы, сорта с новыми признаками. Установление законов Менделя явилось поворотным моментом в истории селекции животных и растений»². Показывая механизм передачи наследственности и возникновения у потомства изменчивости, менделизм тем самым далее развивает материалисти-

¹ Филипченко Ю. А. Гальтон и Мендель.— Серия «Библиографическая библиотека». М., 1927, с. 78.

² Вавилов Н. И. Менделизм и его значение в биологии и агрономии.— В кн.: Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М., «Наука», 1965, с. 105.

ческую теорию эволюции органических форм. Поэтому наследие Г. Менделя является важным вкладом в дарвинизм, заменившим в нем умозрительное представление самого Ч. Дарвина о наследственности, высказанное в теории пангенезиса, от которой он впоследствии отказался.

В цитогенетике, признающей идею дискретности наследственного вещества, как указывает М. Е. Лобашов, «...характер расщепления устанавливается на основе экстраполяции от признаков к гену»¹. В работе Г. Менделя подобные экстраполяции отсутствуют. Признавая наследственность половой клетки в целом, Г. Мендель говорит лишь о различии половых клеток, как мужских, так и женских. Поэтому наследственность зиготы дискретна лишь постольку, поскольку она представлена наследственностью женской и мужской гамет. Следовательно, Г. Мендель трактует онтогенез как эпигенетическое развитие. Морганизм же рассматривает онтогенез в преформистском аспекте, так как допускает, что возникновение каждого признака обуславливается присущим ему геном в составе зиготы.

Главным отличием этих двух концепций является их различное отношение к учению об эволюции. Менделизм развивает это учение; морганизм рассматривает клеточное развитие организма с механистических, формальных позиций, без учета особенностей его эволюции. Как отмечают Ф. Хартман и З. Саскайд, «клетки разных типов способны производить одни белки и не способны производить другие. Между тем считается, что все клетки зрелого многоклеточного организма генетически идентичны. Это важное положение не получило пока экспериментальных доказательств»².

Объединение менделизма с другими направлениями генетики возможно только на принципиальной основе, которой служит эволюционное учение. Другим направлением, развивающим принцип эволюционизма в генетике, является учение Н. И. Вавилова. Установленный им и получивший известность в 1920 г. закон гомологических рядов в наследственной изменчивости показывает сходные изменения гомологичных признаков у генетически близких видов и родов. «Дело не только в параллелизме, во внешнем сходстве,— отмечает Н. И. Вавилов,— а в глубокой эволюционной сущности сходства наследственной изменчивости у родственных организмов»³. При обозрении разнообразия растительного и животного мира, как указывает автор, приходится иметь дело не с генами, о которых мало известно, а с признаками в условиях определенной среды, поэтому

¹ Лобашов М. Е. Генетика. Курс лекций. Изд-во Ленинградск. ун-та, 1963, с. 100.

² Хартман Ф., Саскайд З. Основы современной генетики. Действие гена. М., «Мир», 1966, с. 136.

³ Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л., «Наука», 1967, с. 48.

Будет более правильно говорить о гомологических признаках. Н. И. Вавилов, так же как и Г. Мендель, имеет дело с гомологическими признаками. Выявленные ими законы показывают разные стороны динамики изменений гомологических признаков в ходе эволюции. Законы Менделя свидетельствуют о доминировании и латентном состоянии, расщеплении и независимости признаков при гибридизации, закон Вавилова выражает эволюционную сущность сходства этих признаков при наследственной изменчивости у родственных организмов.

Всекие признаки возникают как проявление дифференцировки клеток в составе тканей. Поэтому динамика изменений гомологических признаков станет ясной лишь при изучении факторов эволюции тканей. Закон тканевой эволюции, выявленный А. А. Заварзинным, показывает основные направления развития тканей и их взаимоотношений, в результате которых возникает все разнообразие признаков. Этот закон Заварзина имеет прямое отношение к законам Менделя и Вавилова. Эволюционный принцип является их внутренней связью, хотя эти три учения и освещают разные стороны эволюционного процесса.

За последние 20 лет учение о наследственности плодотворно развивалось на молекулярном уровне.

Молекулярная генетика, основывающаяся на данных изучения наследственности вирусов и бактерий, принимает за хромосому молекулу ДНК, а за ген — участок этой молекулы. Оба понятия рассматриваются на молекулярном уровне. Цитогенетика трактует хромосому как морфологическое образование в составе ядра, а ген — как наименьший участок (локус) этой хромосомы, который может подвергнуться кроссинговеру или мутации. Оба понятия освещаются в морфологическом, клеточном аспекте на уровне разрешающей способности светового микроскопа.

Таким образом, понятия хромосомы и гены, даваемые хромосомной теорией и молекулярной генетикой, несовместимы и, подобно морфологическим и молекулярным закономерностям, не могут быть сведены друг к другу. Они не в состоянии себя взаимно ни подтвердить, ни исключить. Как утверждает Ф. Сталь, «у нас пока нет возможности объяснить кроссинговер на молекулярном уровне, исходя из структуры генетического материала (т. е. ДНК). Мы мало знаем об организации ДНК в хромосомах и не знаем, какова связь кроссинговера с синтезом ДНК»¹.

В 20—30-х годах в отечественной гистологии в понимании клеточного развития произошли коренные изменения. Трудами А. А. Заварзина выявлены специфические закономерности эволюции гистологических структур, получившие название закона параллельных рядов тканевой эволюции. По мнению Н. И. Вави-

¹ Сталь Ф. Основы современной генетики. Механизмы наследственности. М., «Мир», 1966, с. 142.

лова, данные А. А. Заварзина являются хорошей иллюстрацией морфологического параллелизма аналогичных гистологических структур, проявляющегося у животных разных классов независимо от генетических отношений. Согласно закону тканевой эволюции развитие клеточного строения в онтогенезе всех многоклеточных животных идет в направлении образования четырех систем тканей. Соответственно этому наследственность зиготы всегда реализуется в едином, общем для всех животных плане тканевой организации, в котором степень сложности строения тканей варьирует в весьма широких пределах. Системы тканей возникают в онтогенезе в результате глубоких, необратимых качественных изменений клеточного материала. Поскольку клетки названных тканей имеют различные характерные для них свойства, которые они прочно удерживают и преимущественно передают при своем делении, постольку наследственность тканевых клеток не идентична. Она возникает на протяжении онтогенеза как выражение их различной типовой дифференцировки.

Цитогенетика дает клеточному развитию в онтогенезе иное объяснение. Она рассматривает все соматические клетки на всех этапах развития организма по содержанию генома за идентичные образования. Не является исключением и зигота, которая в генетическом отношении отождествляется с любой соматической клеткой. Для подтверждения идентичности генома соматических клеток иногда ссылаются на возможность образования нового организма из одной соматической клетки. Однако этот пример имеет иное содержание. На это было указано ранее при рассмотрении путей гистогенеза у различных типов животных и человека. Было показано, что в ходе эволюции животных тотипотентность соматических клеток постепенно утрачивается и у более высокоорганизованных животных становится уделом лишь клеток начального этапа онтогенеза. Благодаря этому они неспособны к вегетативному размножению. Таким образом, положение о том, что ядро каждой соматической клетки на протяжении онтогенеза содержит полную генетическую информацию, не находит себе подтверждения. Менделизм опирается на эпигенетический принцип развития наследственности в онтогенезе. Этот исторически обусловленный процесс созвучен развиваемым в эволюционной гистологии представлениям о факторах гистогенеза, позволяющим понять сущность дифференцировки и детерминации тканевых клеток.

Как уже выше указывалось, в ходе онтогенеза развитие клеточных структур у высокоорганизованных животных, например хордовых, проходит три этапа. На протяжении их наследственность зиготы реализуется и конкретизируется в клетках различных систем тканей, не способных к взаимному превращению. Подобно цепной реакции, онтогенез не может завершиться на полпути или обойти какой-либо этап. Это целостный, непрерывный, необратимый процесс. В таком понимании гистогенез пред-

ставляет исторически обусловленный эпигенетический процесс, идущий от индифференцированной и полипотентной зиготы к образованию высокодифференцированных и специализированных тканевых систем. Он наследуется через разнокачественные половые клетки и в этом отношении созвучен менделизму.

Установленные Г. Менделем закономерности развития признаков в различных поколениях гибридов в сущности выражают макроморфологические особенности строения организма. Материнские и отцовские признаки в контрастирующей паре, видимые невооруженным глазом, представляющие те или иные особенности анатомического строения организма, проявляют исключительную стабильность и наследуются через половые клетки. В связи с этим встает вопрос, в какой конкретной форме указанные наследуемые признаки находят выражение в клеточном строении организма. Если иметь в виду, что одноименные системы тканей даже у особей, далеко стоящих друг от друга в филогенетическом отношении, проявляют иногда большое сходство, то указанные признаки родителей представляют исключительно тонкие детали в тканевом строении и в межтканевых взаимоотношениях, выражающихся в количественных и качественных показателях.

Межтканевые корреляции являются главными. От них во многом зависит специализация клеток. Степень сложности их постепенно возрастает при усложнении системности в клеточном строении организма. Поэтому признаки в одних случаях обуславливаются межклеточными корреляциями тканевого значения, в других — связаны с межклеточными корреляциями, имеющими органное значение, в третьих — могут быть связаны с проявлением межклеточных отношений на межорганном уровне. Весьма часто один признак обуславливается совокупностью различных межклеточных корреляций.

Для понимания сущности развития соматических и половых клеток важное значение имеют данные о строении интерфазного ядра. Как известно, с интерфазным состоянием клетки связан синтез нуклеиновых кислот и белков и на основе этого в ней осуществляется вегетативная и специфическая деятельность. Согласно современным представлениям, жизнедеятельность клеток определяется взаимоотношением ядра и цитоплазмы, в основе которого находится матричный синтез, в конечном счете обуславливающий всю вегетативную и специфическую деятельность. Начальным источником информации является ДНК, входящая в состав хроматина вместе с РНК и белками. Для того чтобы представить направление идущей информации, весьма важно знать характер расположения в интерфазном ядре ДНК. Полученные в этом отношении данные показывают, что основная масса хроматина сконцентрирована на периферии ядра в виде тонкого слоя, названного хроматическим. Он непосредственно прилегает к ядерной мембране и связан с ядрышками (С. И. Шелкунов, 1962). Наличие в ядрах клеток хроматического слоя было под-

тверждено большим фактическим материалом, полученным современными методами цитологического анализа. В последнее время это получило подтверждение в электронно-микроскопических исследованиях (Э. де Робертис, В. Новинский, Ф. Саэс, 1973).

Открытие Г. Менделем явления доминирования и скрытого состояния, расщепления и независимости признаков, а также определенная динамика этих явлений в потомстве гибридов служат выражением клеточной дифференцировки. Последнюю, по мнению Э. де Робертиса, В. Новинского и Ф. Саэс, «удастся объяснить в понятиях и категориях молекулярной биологии только после того, как будут поняты сложные механизмы регуляции генной активности в клетках высших организмов. Нам еще предстоит решить эту грандиозную задачу»¹. Не может служить основой для понимания клеточной дифференцировки и хромосомная теория, поскольку существующее воззрение на строение хромосом высших организмов, как отмечает Г. Стент (1971), «не является непреложной истиной, а носит скорее предварительный характер»². Пока эти данные отсутствуют, для выявления сущности процессов менделирования следует опираться только на многократно проверенные достоверные факты.

Вначале остановимся на первом законе Менделя. В связи с ним необходимо рассмотреть два вопроса: во-первых, как передаются особенности родителей через половые клетки? Во-вторых, какие конкретные пути они находят для своего выявления в индивидуальном развитии?

Зигота содержит ДНК женской и мужской гамет. Благодаря этому на молекулярном уровне осуществляется передача наследственных особенностей материнского и отцовского организмов, механизм которой остается пока не выясненным. Бесспорно то, что зигота содержит еще в наследственном отношении различные ДНК, которые после ее деления вместе образуют в каждой из дочерних клеток общий хроматический слой. Последний во взаимодействии с другими ингредиентами клеток в конечном счете определяет их дифференцировку на начальном, зачатковом и тканевом этапах гистогенеза.

Как уже указывалось выше, главными закономерностями развития клеток всех тканей, образующих органы, является их взаимозависимое, неравномерное и исторически обусловленное развитие. О значении каждой из них было уже сказано. Укажем лишь на то, что неравномерное развитие (гетерохрония) служит выражением адаптации клеточной структуры, а историческая обусловленность (детерминация) отражает уровень ее необратимых качественных изменений. Детерминация позволяет клеточной

¹ Э. де Робертис, В. Новинский, Ф. Саэс. Биология клетки. Пер. с англ. М., «Мир», 1973, с. 367.

² Стент Г. Молекулярная генетика. Пер. с англ. М., «Мир», 1974, с. 498.

структуре осуществлять приспособительные реакции лишь в определенных рамках. Все признаки в какой-то степени имеют приспособительный характер. Поэтому в основе их развития и лежат прежде всего указанные выше закономерности. Можно допустить, что и выявление доминирующего признака одного из родителей, и завуалированность гомологичного ему признака другого родителя служат проявлением гетерохронного развития определенных межклеточных корреляций. Степень гетерохронии обычно различна. Если она очень значительна, развитие рецессивного признака сильно отстает от развития доминирующего. В этом случае рецессивный признак в организме гибрида первого поколения себя никак не выявляет. При относительно слабо выраженной гетерохронии на фоне доминирующего признака заметно проявляется наличие рецессивного (случай неполного доминирования). Не следует при этом представлять процесс гетерохронного развития как наличие двух клеточных структур: одной — быстро развивающейся, другой — отстающей в своем развитии. В действительности выявляются две тенденции в развитии коррелятивных связей в дифференцирующемся внешне однородном клеточном материале. Одна из них завершается быстрее второй, остающейся невыявленной. Для более глубокого анализа рассматриваемого процесса, разумеется, необходимы морфологические исследования клеточного развития у гибридов первого поколения и в первую очередь выяснение, с какими конкретными формами межклеточных корреляций находится в связи проявление той или иной пары контрастирующих признаков. Высказанные же выше соображения основываются на гетерохронии как общей закономерности, свойственной в различной степени клеточному, тканевому, органному развитию и еще в большей степени различным формам межклеточных корреляций. В соответствии с этим имеются основания допустить, что и появление в паре контрастирующих признаков одного доминирующего и другого рецессивного представляет собой следствие гетерохронного развития определенных выражающих эти признаки межклеточных корреляций.

При половом развитии особи возникновение всякого признака связано с выявлением в определяющих его межклеточных корреляциях двух тенденций — отцовской и материнской. Это и понятно, поскольку гаметы (женские и мужские) детерминированы и выражают собой обусловленность определенного онтогенеза. Поэтому в организме, возникшем половым путем, гомологичные признаки в паре всегда развиваются гетерохронно, при этом последняя выражена в неодинаковой степени. При развитии особи чистой линии гетерохрония пары гомологичных признаков приводит к доминированию или материнского, или отцовского признака. Однако это остается совершенно незаметным или выражено весьма слабо, так как признаки родителей в паре являются сходными. Более выразительно результаты гетерохронного развития выступают у гибридов при наличии одной или нескольких

пар контрастирующих признаков. Здесь в каждой паре в той или иной степени выступает доминирующий признак одного из родителей. Подобные отношения изображены на схеме (рис. 15, с. 51) при развитии четырех пар (3-й, 4-й, 5-й, 6-й) гомологичных признаков (а, б). Здесь имеет место полное и неполное доминирование.

Рассмотрение второго закона Менделя — расщепления признаков в потомстве гибридов — следует начать с развития половых клеток у гибридов первого поколения. Для объяснения его Г. Мендель высказал предположение, согласно которому мужские и женские половые клетки по своим свойствам соответствуют аналогичным клеткам константных форм организмов. В них смещение особенностей родителей не происходит. Они остаются чистыми, но различными, так как отвечают не одинаковым константным формам. В результате всех возможных комбинаций чистых гамет при оплодотворении возникают гомо- и гетерозиготы, дающие начало развитию разных особей. Одни из них будут иметь в контрастирующей паре доминирующий признак, другие — рецессивный.

Если принять во внимание современные данные о строении интерфазного ядра, то гипотеза чистоты гамет представляется ничем не оправданной. Половые клетки (гонобласты) на начальном этапе онтогенеза, так же как и соматические клетки, дающие definitive структуры, являются тотипотентными. В их хроматическом слое находится ДНК обеих родительских гамет. Особенности развития клеток позволяют предполагать, что количество той и другой ДНК в разных клетках неодинаково: в одних будет сильно преобладать ДНК материнской или отцовской гаметы, в других — это различие окажется менее значительным. Подобная разнокачественность гамет зависит от нескольких причин. Первой из них являются чередующиеся с интерфазой митотические деления. При митозе хромосомы всякий раз образуются вновь в хроматическом слое, где обе ДНК в некотором отношении смешаны. Поэтому равномерного разделения родительских ДНК между дочерними клетками не происходит, хотя в целом материал хроматического слоя благодаря хромосомам и распределяется равномерно. Второй причиной является мейоз, в результате которого осуществляется редукция материала хроматического слоя. Это также способствует неравномерному распределению в клетках двух родительских ДНК. Третьей вероятной причиной служит неравномерный на протяжении хроматического слоя синтез ДНК. Об этом свидетельствуют данные автордиографии. Три названных обстоятельства и обуславливают разнокачественность гамет в первом поколении гибридов, однако, очевидно, не только в первом, но и во всех последующих поколениях, когда имеют место гибридные особи. Вместе с этим высказанные обстоятельства делают невероятным возникновение в организме гибридов полностью чистых гамет. Не образуется их и при развитии особей

чистой линии, поскольку отношение между родительскими ДНК в них будет также варьировать. У особой чистой линии отсутствует контрастность между гомологичными признаками. Поэтому у них разнокачественность гамет заметно не отражается в развитии особей. Подобное развитие гамет с различным количественным содержанием родительских ДНК у гибрида первого поколения (F_1) схематично показано на рис. 16 (с. 66). Для скрещивания взяты особи, у которых условно черный и белый цвет являются гомологичными признаками. Доминирующим признаком служит белый. Образовавшиеся при развитии гибрида первого поколения гаметы содержат различное количественное соотношение отцовской и материнской ДНК, которые соответственно окрашены в белый и черный цвета.

Как известно, исходя из признания идеи дискретности наследственного материала, для установления у особей второго поколения (F_2) расщепления признаков строят решетку Пеннета. Признано, будто она позволяет установить возможные при оплодотворении комбинации генов и соответственно им у разных особей выявить те или иные признаки. Основой построения этой решетки служит гипотетическое положение, что каждый признак обуславливается присущим ему геном. Если же допустить, что развитие одного признака определяется несколькими генами и что ген может быть связан с возникновением разных признаков, построение решетки значительно усложнится или станет невозможным.

Следует отметить, что подобного содержания решетки не отвечают данным Г. Менделя, так как, согласно им, при скрещивании менделируют не гены, а имеющие различную наследственность половые клетки. Поэтому Г. Мендель обозначил буквами не гены, как это принято в цитогенетике, а лишь признаки особей в потомстве гибридов. Заглавные буквы (А, В, С...) указывают на наличие у особи доминирующих признаков, а соответственные им строчные буквы (а, b, с...) — на наличие рецессивных признаков.

Если взять за основу менделевское положение, согласно которому при скрещивании имеют место различные комбинации неодинаковых в наследственном отношении гамет, и если признать, что материнской наследственностью в клетке является преимущественно ДНК, то основанием для построения решетки будут служить не гены, а разнокачественные гаметы, содержащие неодинаковое количественное соотношение материнской и отцовской ДНК и поэтому передающие по наследству разные признаки.

При оплодотворении в результате всех возможных комбинаций гамет возникают зиготы, имеющие различное количественное соотношение родительских ДНК. Вследствие этого они дают начало развитию различных особей второго поколения. Если в гаметах условно обозначить белым цветом материнскую ДНК, связанную с возникновением у особи доминирующего признака (А), а черным цветом — отцовскую ДНК, определяющую развитие рецессивного признака (а), то, пользуясь материалом Г. Менде-

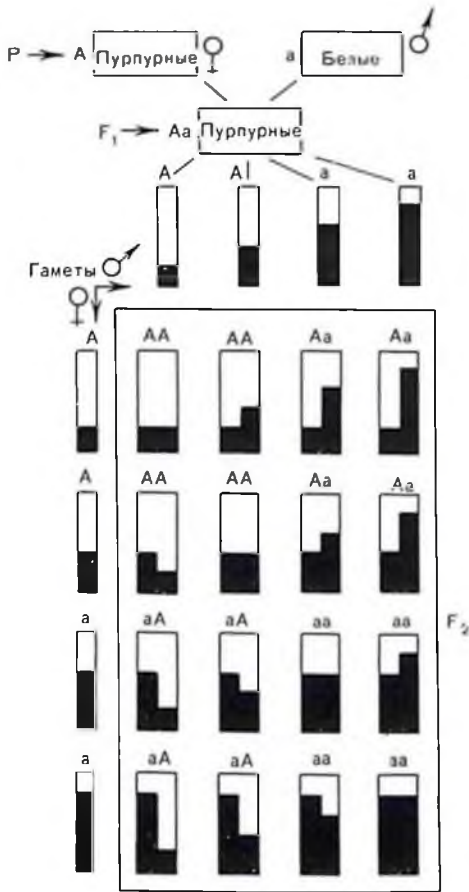


Рис. 17. Наследование пурпурной и белой окрасок цветов у гороха. Решетка построена, исходя из признака, во-первых, целостности наследственного материала гамет и, во-вторых, разнокачественности гамет вследствие неодинакового количественного соотношения в них материнской (белой) и отцовской (черной) ДНК.

ля о наследовании пурпурной и белой окрасок цветов у гороха, можно построить решетку, представленную на рис. 17. В ней графически показано колебание количественного соотношения материнской и отцовской ДНК у разных особей. Это колебание стоит в прямой связи с возникновением особей как чистых, так и гибридных линий и соответствует формуле Менделя $A + 2Aa + a$. Количество особей с доминирующим и рецессивным признаками отвечает менделевскому отношению 3:1.

Особь второго поколения гибридов (F_2), как следует из построенной решетки (см. рис. 17), различны вследствие того, что гаметы, дающие им начало, содержат колеблющееся количест-

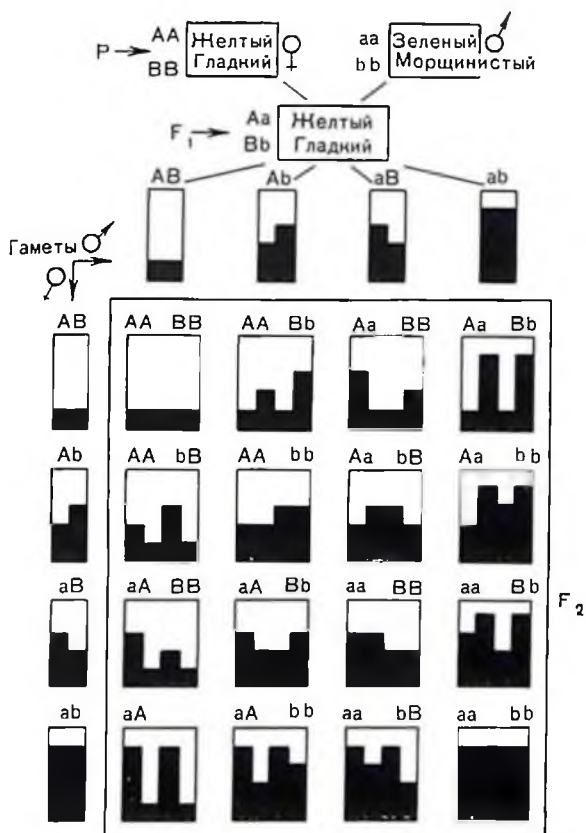


Рис. 18. Наследование окраски и формы семян у гороха. Основой построения решетки являются два принципа (объяснение см. под рис. 17).

венное отношение материнской и отцовской ДНК и что при оплодотворении наблюдаются их различные комбинации. В случае, когда при оплодотворении в обеих гаметах имеется равенство родительских ДНК, возникшая особь будет иметь только доминирующий признак или последний в той или иной степени будет преобладать над рецессивным (неполное доминирование). При оплодотворении, когда в одной из гамет имеется некоторое количественное преобладание ДНК родителя с доминирующим признаком, возникшая особь будет иметь доминирующий признак. Здесь также доминирование признака может быть полным и неполным. В случае, когда при оплодотворении в обеих гаметах количество материнской ДНК превышает количество отцовской ДНК, возникшая особь является чисто линейной по матери. Если же в обеих гаметах преобладает отцовская ДНК, то особь будет, наоборот, чисто линейной по отцу. Таким

образом, возникновение тех или иных, в каждом случае определенных, признаков у особей второго поколения гибридов можно объяснить, исходя из признания дискретности наследственного материала лишь в половом отношении, т. е. из наличия в гаметях различного количественного соотношения материнской и отцовской ДНК. Расщепление признаков в потомстве гибридов возможно тогда, когда при оплодотворении осуществляются разнообразные комбинации разнокачественных гамет, содержащих различное количественное соотношение материнской и отцовской ДНК.

Сказанное выше о разнокачественности гамет и целостности их как отцовской, так и материнской наследственности относится и к дигбридному скрещиванию. Если воспользоваться данными Г. Менделя о наследовании окраски и формы семян у гороха, то построенная на указанной выше основе решетка (рис. 18) показывает графически различное колебание количественного отношения родительских ДНК. В соответствии с этим колебанием и в прямой связи с ним возникают определенные признаки. Количество особей, имеющих только доминирующие или только рецессивные признаки, а также различные сочетания признаков, относящихся к различным парам, соответствует формуле Менделя, установленной для дигбридного скрещивания (9:3:3:1).

Что касается развития признаков у гибридов второго поколения, то оно происходит в каждой паре гетерохронно, так же как у гибридов первого поколения и как во всяком другом организме, возникшем половым путем. При развитии особи чистой линии в межклеточных корреляциях, обуславливающих нару гомологичных признаков, хотя и возникают две тенденции, но они не являются контрастирующими. Развитие гибридной особи второго поколения сходно с развитием гибрида первого поколения. Таким образом, лишь на основе различных комбинаций разнокачественных гамет при оплодотворении и образовании зигот, дающих начало разным онтогенезам, возможно расщепление признаков.

Третий закон Менделя — независимость поведения в онтогенезе различных пар контрастирующих признаков — имеет те же основы и является отражением особенностей тканевого этапа онтогенеза. Это служит проявлением различных отношений в составе организма между различными признаками. Если связи между клеточными структурами, образующими признаки, будут весьма отдаленными и не прямыми, а косвенными, то и в развитии признаки проявляют малую зависимость друг от друга или вовсе ее не проявляют. При наличии непосредственной корреляции в развитии признаков отмечается тесная связь. В этом случае независимость признаков отсутствует.

В заключение следует отметить, что открытие Г. Менделем явления доминирования и латентного состояния, расщепления и независимости признаков при скрещивании и развитии потомства гибридов находят себе в соматическом и половом цитогенезе

определенное выражение. В связи с этим необходимо отметить следующие положения.

1. Наследственность зиготы реализуется как в определенных особенностях дифференцировки тканевых клеток, так и в разнообразных формах их корреляций, обуславливающих наличие в организме родительских признаков.

2. В возникающем половым путем организме развитие тканей и их взаимоотношений, образующих гомологичные признаки (отцовские и материнские), в каждой паре происходит гетерохронно. Вследствие этого имеет место в разной степени выраженное явление преобладания одного признака над другим. У гибридов в контрастирующей паре признаков оно выступает наиболее резко.

3. Расщепление признаков происходит на основе того, что при оплодотворении в результате различных комбинаций разнокачественных гамет (с различным количественным содержанием обоих родительских ДНК) возникают гомо- и гетерозиготы, дающие начало развитию характерных для особей чистых и гибридных линий тканей и межтканевых связей.

4. Независимость признаков возникает в онтогенезе на тех же основах, что и расщепление, и отражает различной глубины связи между развитием клеточных структур разных пар гомологичных признаков в организме.

ЧАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

ТКАНИ ПРОВИЗОРНЫХ ОРГАНОВ

Одной из важных особенностей клеточного развития животных в эмбриогенезе является отмеченная П. П. Ивановым (1937) преждевременная дифференцировка части клеточного материала зародыша. Она нарушает принцип равной эмбриональности его различных ингредиентов, который имеет место на каждой стадии развития. Преждевременная дифференцировка свойственна лишь временным образованиям зародыша, которые принято называть провизорными в отличие от остальных, называемых дефинитивными, дающих окончательные структуры развитого организма. Провизорные клеточные образования возникают в разное время на протяжении эмбриогенеза и выражены у разных многоклеточных животных в различной степени и форме. Их роль образно выразил Ч. Дарвин (1859), который писал, что «животное в течение какой-либо части своего эмбрионального развития активно и должно заботиться о себе»¹. Эта забота и выражается в образовании различных временных структур, с помощью которых организм адаптируется к окружающим условиям среды. Активно взаимодействуя с внешней средой, зародыш проявляет необходимые для своего развития жизненно важные функции. К ним относятся общие отправления организма: питание, дыхание, выделение, защита, сохранение гомеостаза и многие другие стороны его деятельности.

Провизорные структуры функционируют не только в период эмбриогенеза, но и позднее, в период личиночной жизни. В составе тела личинки они доминируют и приобретают высокую дифференцировку, обуславливая самостоятельное существование животного. Поэтому, как отмечает Ч. Дарвин, «приспособление личинок к условиям их жизни также совершенно и превосходно, как

¹ Д а р в и н Ч. Происхождение видов. М.—Л., 1937, с. 660.

и у взрослого животного»¹. Личинка обладает наряду с провизорными тканями общего значения, какими являются пограничные ткани и ткани внутренней среды, также и провизорными высокоспециализированными тканями, представленными соматической мускулатурой и нервной системой. Ввиду указанной полноты жизненных функций личинки и адекватного этому наличия всех четырех систем тканей место и значение личинки в ходе органической эволюции трактуются различно. Одни считают личинку в эволюции животных только вставочной, не определяющей развития анцестральных признаков формой. По мнению других исследователей, личинка является строго определенной осевой формой, обусловленной ходом органической эволюции животных. Эти две крайние точки зрения, по-видимому, в отдельности не определяют содержания личиночного периода жизни особи. Если иметь в виду степень развития у личинки дефинитивных структур, то она безусловно является определенной формой в ходе эволюции животных. Если же рассматривать личинку в аспекте развития ее провизорных структур, то она, бесспорно, является временной, вставочной формой.

В ходе органической эволюции дефинитивные структуры определяют палингенетические признаки. И поскольку, как указывает П. П. Иванов, в интересах эволюционного учения задачей эмбриологов является обнаружить палингенезы в развитии, постольку основное внимание исследователей до сих пор занимает гистогенез дефинитивных структур. Их дифференцировка определяет все стороны клеточного строения и деятельности развитого организма.

Провизорные образования являются ценогенетическими признаками. Они возникают и функционируют в то время, когда основные, дефинитивные структуры еще представлены презумптивными или окончательными зачатками, неспособными осуществлять специфическую деятельность. Поэтому провизорные ткани и их взаимоотношения, представленные провизорными органами, составляют в своем роде дополнение, надставку к гистогенезу дефинитивных структур, компенсирующую в период эмбриогенеза, а также в период личиночной жизни их естественную функционально-морфологическую недостаточность.

Дефинитивные и провизорные органы развиваются из общего источника — многоклеточной полипотентной структуры зародыша, возникшей в результате деления зиготы. Гистогенез различных провизорных материалов осуществляется в разное время и при определенной последовательности отщепления их от общего основного направления развития дефинитивных структур. Вступая в связь с теми или иными внешними и внутренними факторами, провизорные ткани и органы имеют в некотором смысле самостоятельные направления в развитии.

¹ Дарвин Ч. Происхождение видов. М.—Л., 1937, с. 660.

В свое время провизорные ткани позвоночных животных и человека были описаны автором (С. И. Щелкунов, 1958). В данной главе будут рассмотрены лишь основные принципиальные особенности дифференцировки провизорных структур. Это позволит при сопоставлении с гистогенезом дефинитивных тканей показать в эволюционном аспекте разнообразие форм клеточной дифференцировки у человека.

Гистогенез провизорных тканей опережает развитие дефинитивных тканей у разных животных в неодинаковой степени. Это явление гетерохронии в ряду позвоночных по мере перехода от низших к высшим постепенно углубляется. Особенно резко выступает гетерохрония в развитии провизорных и дефинитивных структур у приматов и человека.

В эмбриогенезе позвоночных животных развитие провизорных тканей происходит в различных направлениях. Наиболее рано возникают ткани трофической функции. К ним относятся желточный и хорный эпителий. Первый возникает в том случае, когда яйцевая клетка животных содержит значительное количество желтка. Он подвергается воздействию специальных ферментов, вырабатываемых клетками. Далее продукты расщепления желтка всасываются клетками и используются как питательный материал. Хорный эпителий возникает у млекопитающих животных и человека, яйцевая клетка которых лишена желтка или имеет его в незначительном количестве (сумчатые). Вследствие этого с самого начала развития питательные материалы извлекаются из тканей матерн.

В эмбриогенезе рыб развитие желточного эпителия начинается очень рано, еще на начальном этапе онтогенеза. Источником его являются клетки дна дискобластулы, которые в ходе деления обособляются от желтка, но остаются с ним в тесной связи. Этот слой клеток называется перибластом. Он начинает проявлять протеолитическую деятельность, что выражается в выработке ферментов и разжижении желтка. Перибласт находится в непрерывной связи с дефинитивным материалом и, в частности, с презумптивными зачатками кишечной энтодермы и кожной эктодермы. В дальнейшем ходе развития зародыша он разрастается по поверхности желтка и становится желточным эпителием.

Гистогенез желточного эпителия у бельдюги и акулы протекает по-разному. В первом случае он приводит к образованию эпителиального пласта симпластического строения, во втором — эпителиальный пласт имеет раздельноклеточное строение. Общей чертой обоих видов гистогенеза является однородная дифференцировка всех клеток пласта, вследствие чего они на всем протяжении эпителия имеют сходное строение. Клетки края размножаются более интенсивно в сравнении с остальными клетками пласта.

В симпластическом желточном эпителии клеточные границы отсутствуют, и поэтому здесь следует говорить о клеточных тер-

риториях. Последние различаются размером. Это обуславливается тем, что ядра симпласта имеют неодинаковый объем, причем крупные превышают мелкие в 10 раз и более. Соответственно этому и участок окружающей их цитоплазмы варьирует в размере. По-видимому, клеточные территории с крупными ядрами следует рассматривать как полиплоидные, при этом степень плоидности в некоторых из них является весьма высокой. Деление ядер клеточных территорий осуществляется исключительно путем amitоза. На протяжении пласта можно наблюдать различные стадии их перешнуровывания. В строении симпласта имеется гетерополярность. Она выражается наличием свободной, обращенной к желтку апикальной поверхности клеточных территорий. Базальная часть пласта на стыке с подлежащей соединительной тканью образует тонкую базальную мембрану. Образующиеся в симпласте желточного эпителия ферменты выделяются через апикальную часть в сторону желтка, благодаря чему происходит переработка желтка и последующее его всасывание. Симпластическая структура желточного эпителия свидетельствует о глубокой интеграции клеточных элементов. Очевидно, основным фактором интеграции клеток является интенсивная выработка ферментов, связанных с переработкой желтка. Полиплоидия, имеющая место в составе пласта, также ведет к значительному повышению клеточной деятельности. Таким образом, рассматриваемый тип симпластического желточного эпителия служит примером структуры с весьма высокой функциональной активностью, связанной с резорбцией желтка. Возможно, это находит свое объяснение в том, что развитие зародыша протекает в сравнительно короткое время.

Раздельноклеточный тип желточного эпителия, наблюдаемый в ходе развития зародыша акулы, проявляет деятельность на протяжении значительного периода. Структура его пласта на всем протяжении монотонна. Клетки делятся путем amitоза. Митозы не наблюдаются. Гетерополярность клеток выражена в той же степени, что и в рассмотренном выше симпласте. Отличие состоит лишь в том, что уплотненная часть цитоплазмы, обращенная к желтку, показывает четкую расчлененность клеток.

Гистогенез обоих типов эпителия происходит в постоянных условиях, вне непосредственных влияний внешней среды. Край зародышевого диска обрастает желточную массу под прикрытием оболочек яйца и прежде желточной оболочки. Кроме того, развитие желточного эпителия происходит под непосредственным прикрытием развивающегося кожного эпителия. На протяжении всего последующего периода развития, когда желточный эпителий полностью сформировывается, его деятельность также проходит в условиях гомеостаза. Это обстоятельство, бесспорно, определяет в некоторой степени характер структуры и деятельности этой ткани. Можно утверждать, что рассмотренные два типа желточного эпителия развиваются в условиях, близких к внут-

ренной среде организма. В ходе их развития можно наблюдать изменение положения желтка от внутриклеточного к внеклеточному. Этот процесс связан с дифференцировкой клеток. В начале гистогенеза в цитоплазме клеток находятся желточные зерна, которые подвергаются внутриклеточному перевариванию, а точнее — ферментной обработке и использованию в клеточном метаболизме. Остальная нерасчлененная часть зиготы, представленная желточной массой, в результате клеточных делений и постепенного обособления клеток от желтка принимает внеклеточное положение.

Гистогенез желточного эпителия куриного эмбриона рассматривается в эмбриологии противоречиво. Внутренний слой дискобластулы многими исследователями ошибочно принимается за производное наружного слоя, которое возникает путем инвагинации и деламинации. Не случайно в недалеком прошлом высказывались в отношении происхождения клеток внутреннего слоя дискобластулы фантастические идеи о новообразовании клеток из материала желтка. Методическая трудность исследования развития желточного эпителия на ранних стадиях в некоторой степени оправдывала подобное заблуждение отдельных исследователей, не знакомых с сущностью процесса. Использование более совершенного метода гистологического анализа — метода пленочных препаратов и метода расщепления — позволило выявить ход гистогенеза желточного эпителия и его отношение к definitivo-клеточному материалу, каким является презумптивный зачаток кишечной энтодермы. На начальном этапе онтогенеза, когда формируется дискобластула, ее внутренний слой, прилегающий к желтку, представлен крупными клетками, частью отделенными и частью еще не отделенными от желточной массы. Словом, здесь можно наблюдать разные стадии обособления клеток от желточной массы. Полученные материалы убедительно показывают, что внутренний слой дискобластулы возникает *in situ* в результате деления клеток и их полного обособления от желтка. В ходе развития внутриклеточный желток используется в процессе клеточного метаболизма. В последующий период осуществляется внеклеточная переработка желтка с помощью вырабатываемых клетками ферментов. Разжиженный желток всасывается клетками и используется в ходе развития зародыша.

Отношение желточного эпителия к презумптивному зачатку кишечной энтодермы таково, что последний находится в средней части внутреннего слоя дискобластулы на уровне расположения в наружном слое зародышевого щитка.

Гистогенез желточного эпителия куриного эмбриона проходит сложный путь. Вначале клетки внутреннего слоя дискобластулы, будучи непосредственно органически связанными с желтком, постепенно от него обособляются. В своей цитоплазме они содержат включения желточных зерен. В дальнейшем внутриклеточный желток полностью используется и начинается резорбция

желтка, лежащего вне клеток. Размер клеток желчного эпителия постепенно увеличивается. В них проявляются в большом числе крупные вакуоли, в результате чего цитоплазма принимает вид грубой сети. Клеточные границы в средней части пласта отчетливо выявляются. Клетки здесь делятся исключительно amitozom, причем делится не только ядро, но и цитоплазма. Как средняя стадия amitozom изредка встречаются отдельные двухъядерные клетки. В строении клеток отчетливо выступает гетерополярность. Наиболее интенсивно клетки делятся в области края при обрастании желточной массы, где, кроме большого числа amitozom, встречаются одиночные митотические деления. В это время в эпителиальном пласте клетки края имеют некоторые особенности. Они посылают вперед в сторону роста различной длины широкие, чаще в виде веера, разрастания цитоплазмы, которые как бы очищают и готовят основу для передвижения клеток. Здесь процесс роста пласта во многом напоминает рост эпителиального регенерата, на раневую поверхность во взрослом организме. В ходе гистогенеза граница между желточным эпителием и definitivoным клеточным материалом кишечной энтодермы выступает очень резко. Иногда наблюдается отставание смещения отдельных клеток желточного эпителия, и они оказываются среди клеток definitivoного материала. В этом случае сохраняют свойственную им сетчатую структуру цитоплазмы и значительный размер. Эти параметры резко отличают провизорные клетки от definitivoных и, кроме того, позволяют считать, что клетки желточного эпителия сохраняют свойственную им структуру даже в том случае, если они оказываются в составе definitivoного материала.

С уменьшением количества желтка, что наблюдается по мере приближения момента вылупления зародыша, в желточном эпителии появляются признаки abortивности клеток. В дальнейшем подобные клетки подвергаются полному распаду, в связи с чем значительно уменьшается протяженность желточного эпителия. Этот процесс прогрессирует, и оставшаяся перед вылуплением незначительная часть этой ткани, непосредственно связанная с желточным стебельком, втягивается в тело зародыша. Рассмотренный выше гистогенез желточного эпителия куриного эмбриона имеет исключительно узкую направленность, в результате чего деятельность этой ткани определяется лишь рамками резорбции желтка. С использованием последнего наступает инволюция желточного эпителия. Отсутствие широких экспериментальных исследований не позволяет делать какой-либо вывод о том, в какой степени ограничена потенция этой ткани к развитию. Неопубликованные поисковые экспериментальные исследования этой ткани в первой половине эмбриогенеза, проведенные Ю. К. Хиловой, позволяют сделать предположение о возможности ее значительной перестройки как проявления реактивности в измененных условиях. Однако в нормальных физиологических условиях имеют-

ся бесспорные данные о гистогенезе желточного эпителия. Они свидетельствуют, что эта ткань является исключительно трофической структурой, осуществляющей резорбцию желтка и белка. Вместе с тем, являясь эпителием, она играет и барьерную, пограничную роль. Выше уже указывалось, что желток как внешний агент по отношению к клеткам желточного эпителия представляется весьма близким к внутриклеточным включениям — желточным зернам. Поэтому барьерная функция желточного эпителия имеет весьма относительное значение.

Более широкую связь с внешними факторами имеет другая провизорная, резорбирующая белок и входящая в состав дыхательного аппарата эпителиальная ткань. Она находится в составе серозной оболочки зародышей яйцекладущих животных. В отличие от других провизорных эпителиальных тканей она полностью отделена от definitivoных эпителиальных структур и находится в прямом контакте с той внешней средой, в которой пребывает и взрослый организм. Отличием является лишь то, что указанный эпителий огражден от непосредственного влияния механических факторов скорлуповой оболочкой и скорлупой, но через них доступно воздействие химических, биологических и световых явлений. Пограничная функция этой ткани является главной стороной ее деятельности. Она выражается не только в защитных свойствах самого пласта, но, находясь в определенной корреляции с подлежащими кровеносными капиллярами, вместе с ними выполняет функцию дыхательного органа зародыша. В связи с этим между эпителием и сетью кровеносных капилляров устанавливаются те специфические межтканевые отношения, которые свойственны подобным органам взрослых животных. Так же как в составе жаберных лепестков, в стенке легочных альвеол и других аналогичных органах капиллярная сеть как бы вдавливается в эпителиальный пласт серозной оболочки. Вследствие этого между окружающей зародыш воздушной средой и капиллярным руслом имеется лишь тонкая биологическая мембрана, представленная, с одной стороны, незначительным слоем цитоплазмы эпителиальной клетки, лежащей на базальной мембране, и с другой — цитоплазмой эндотелиальной клетки капилляра. Ядросодержащие части эпителиальных клеток составляют наиболее толстые участки пласта и находятся в петлях капиллярной сети. Вследствие разности парциального давления кислорода во внешней среде и в сосудистом русле и при активном участии ферментной системы указанной биологической мембраны осуществляется газовый обмен. Вначале эта структура возникает в связи с воздушной камерой яйца. Позднее протяженность ее увеличивается. Она распространяется по всей внутренней поверхности скорлуповой оболочки, приобретая во всех участках однородное строение. Серозную оболочку можно рассматривать как одну гигантского размера легочную альвеолу или структуру одной стороны значительной протяженности жаберного лепестка. Одним из важных

факторов гистогенеза этой эпителиальной структуры является наличие окружающей воздушной среды. Значение последней настолько велико, что в случае утраты непосредственного контакта с ней участка серозной оболочки строение его значительно изменяется (Ю. К. Хилова, 1966). Свойственные дышащей структуре отношения между эпителием и кровеносными капиллярами теряются. Эпителиальный пласт утолщается и становится равномерным, утрачивая тесную связь с кровеносными капиллярами.

Эпителий серозной оболочки представляет тонкий пласт, в котором отчетливо выражена гетерополярность. Этот признак пограничной ткани проявляется не только в наличии физиологической оси, но и в многослойном строении пласта. В его гистогенезе следует различать начальный этап, когда клеточный материал его непосредственно продолжается в зачаток эпителия амниона. Далее следует зачатковый этап — после того как он обособляется от амниотического в связи с образованием замкнутой амниотической плоскости. Когда корреляция его с подлежащей мезенхимой и с возникновением в ней кровеносных сосудов устанавливается, наступит тканевый этап.

Другой разновидностью эпителия трофической функции у высших позвоночных животных является хорнальный эпителий. Он свойствен млекопитающим животным и человеку. Эта ткань имеет некоторые особенности строения, соответствующие чему ее деятельность значительно шире, чем только трофическая: она осуществляет также защитную, выделительную и дыхательную функцию. Учитывая наружное положение хорнального эпителия в составе зародыша, а также его дыхательную функцию, принято сопоставлять его с эпителием серозной оболочки яйцекладущих.

Этого взгляда ранее придерживались и мы при описании хорнального эпителия. В настоящее время есть основания пересмотреть эту точку зрения под углом начальной, основной определяющей его функции. Несмотря на многогранность деятельности хорнального эпителия, обуславливающей его функцией все же является трофическая. Поэтому хорнальный эпителий следует сопоставлять с желточным эпителием. В пользу этого также свидетельствует наличие у некоторых позвоночных животных трофической структуры, которая вначале проявляет свойства желточного, а позднее хорнального эпителия. Подобная структура трофической функции имеет место в эмбриогенезе сумчатых животных. Их яйцевая клетка содержит небольшое количество желтка, который уже после деления зиготы переходит во внеклеточное положение. После разделения зиготы дальнейшие деления всех клеток осуществляются в тех же направлениях. В результате зародыш представлен скоплением клеток, лежащих своим основанием на желтке. Последний резорбируется клетками и используется как питательный материал. Далее происходит одновременное

деление всех клеток в горизонтальной плоскости. Возникает два ряда клеток. Клетки одного ряда основаниями лежат на желтке, другой ряд непосредственно с желтком не связан. Первый ряд представляет собой обособившуюся провизорную клеточную структуру, выполняющую трофическую функцию. Он интенсивно разрастается, окружая снаружи все остальные клетки зародыша, лишённые непосредственного контакта с желтком. Провизорную структуру называют трофобластом, который по типу желточного эпителия резорбирует желток и окружающий зародыш слой белка. После их использования он извлекает питательные материалы из тканей материнского организма. В ходе развития трофобласт становится хориальным эпителием. Следовательно, в гистогенезе рассматриваемой структуры можно различать вначале период деятельности по типу желточного эпителия, когда происходит резорбция желтка и слоя белка, и далее период деятельности по типу хориального эпителия, когда питательные материалы усваиваются непосредственно из тканей материнского организма. Поэтому гистогенез хориального эпителия сумчатых занимает как бы промежуточное положение между гистогенезами желточного эпителия птиц и хориальным эпителием плацентарных млекопитающих животных и человека. Это обстоятельство, а также то, что трофическая функция в ходе развития зародыша является начальной и основной, позволяют объединить в одну группу провизорных трофических тканей желточный и хориальный эпителий.

У плацентарных млекопитающих, в яйцевой клетке которых отсутствует желток и в окружности ее нет слоя белка, питательный материал с самого начала эмбриогенеза поступает из материнского организма и усваивается хориальным эпителием. Если иметь в виду развитие этой ткани у широко изученных групп животных, какими являются хищники, грызуны, приматы, а также человек, то, как известно, оно начинается сразу после деления зиготы. В гистогенезе хориального эпителия можно различать два периода. В первом — доимплантационном — периоде эта структура достигает уровня развития трофобласта. Во втором периоде, начинающемся с момента имплантации, трофобласт развивается далее и очень скоро превращается в полностью сформированный хориальный эпителий, который и функционирует до конца эмбриогенеза.

Развитие трофобласта значительно опережает развитие эмбриобласта и занимает в составе зародыша поверхностное положение. Находясь на разделе с внешней средой, он извлекает из нее необходимые для развития зародыша материалы и обуславливает барьерную, пограничную функцию. Этим обстоятельством и определяется ее ранняя дифференцировка.

В процессе движения по яйцеводу в сторону матки зародыш достигает стадии пузыря. В строении трофобласта при этом каких-либо морфологических признаков дифференцировки не выяв-

ляется, если не считать изменения формы клеток в его однослойном пласте. По мере образования и роста пузырька клетки трофобласта уплощаются и становятся тонкими пластинками, края которых плотно смыкаются. Площадь поверхности клеток значительно увеличивается. Подобное строение трофобласта наблюдается у зародыша приматов и человека, находящегося в полости матки перед имплантацией. На всем протяжении клетки трофобласта имеют сходное строение, однако уровень их дифференцировки различен. Как известно, клетки трофобласта образуют ферменты и, выделяя их, тем самым локально разрушают эпителий и подлежащую соединительную ткань слизистой оболочки матки.

Подобная ферментативная активность проявляется лишь тем участком трофобласта, который находится в связи с эмбриобластом. Остальная часть трофобласта, хотя также прилегает к поверхности слизистой оболочки матки, литического действия на нее не оказывает, поэтому в слизистой оболочке отсутствуют признаки распада. Указанный факт позволяет считать, что однородная дифференцировка клеток трофобласта в доимплантационный период является лишь кажущейся. В действительности участок трофобласта, связанный с эмбриобластом, является более дифференцированным, так как способен продуцировать ферменты, необходимые в процессе имплантации. Активность указанного участка трофобласта в процессе имплантации нарастает. Это выражается в его сильном разрастании. Он становится толстым пластом и приобретает строение симпласта. В это время остальная большая часть трофобласта, обращенная в полость матки, не принимает непосредственного участия в имплантации и поэтому сохраняет прежнее строение. Симпластическое строение активно действующего участка трофобласта свидетельствует об очень глубокой интеграции его клеток. Фактором, вызвавшим возникновение симпласта, является быстро прогрессирующее продуцирование протеолитических ферментов, необходимых в процессе имплантации. В свою очередь, это возможно при интенсивно протекающем синтезе в клетках нуклеиновых кислот и белков. В морфологическом отношении это приводит к многочисленным amitotическим делениям ядер и увеличению объема цитоплазмы, а также нарастанию количества находящихся в ней органелл.

В ходе имплантации зародыша остальная часть трофобласта по мере погружения и установления контакта с соединительной тканью слизистой оболочки матки приобретает ферментативную активность, разрастается и превращается в симпласт. После полной имплантации зародыша и восстановления поверхностной части слизистой оболочки матки зародыш оказывается окруженным реактивно измененной соединительной тканью, в которой имеются многочисленные кровонезлияния на месте распада капилляров. К этому времени трофобласт на всем протяжении представлен толстым симпластом. Отходящие от него разрастания, называемые первичными ворсинками, находятся в непосред-

ственном контакте с кровью матки. В подобном виде трофобласт является уже в значительной степени развитым хориальным эпителием гемохориальной плаценты, который непосредственно связан с кровью материнского организма. В дальнейшем из состава симпласта вычлняется базальный ряд клеток с ясно выступающими межклеточными границами. Он лежит в непосредственной связи с подлежащей зародышевой мезенхимой. Высокая пролиферация клеток этого слоя и вызвана необходимостью раздельноклеточной структуры базальной части хориального эпителия.

В сильно развитом хорпоне указанный эпителий имеет значительную протяженность, которая определяется большой сложностью строения вторичных ворсинок. Каждая вторичная ворсинка ввиду ее многократного разветвления дает большое число боковых ветвей, которые, в свою очередь, многократно делятся и завершаются множеством весьма мелких конечных ветвей. В составе этой сложной структуры вторичной ворсинки на разделе с окружающей ее материнской кровью и находится хориальный эпигелий. Капилляры зародыша проходят вблизи хориального эпителия в подлежащем соединительнотканном остоге ворсинки, сопровождая эпителий на всем протяжении. Хориальный эпителий представляет единственную пограничную ткань зародыша, с помощью которой осуществляются обменные процессы, обуславливающие все стороны его жизнедеятельности.

В составе симпласта имеются различного размера ядра — от гигантских полиплоидных до небольших обычного размера диплоидных ядер. В клеточных территориях симпласта отсутствуют митозы. Вместе с этим имеют место многочисленные перешпуровывания ядер. Наличие амитоза является показателем высокой дифференцировки клеточных территорий симпласта. Одновременно это свидетельствует и об их неперывной синтетической и специфической деятельности, проявленнем которой служит их ферментативная активность, связанная с расщеплением белков и последующим всасыванием необходимых для зародыша продуктов расщепления. Апикальная поверхность симпласта лишена каких-либо видимых признаков дифференцировки. Толщина симпластической части хориального эпителия на протяжении пласта неодинакова. Встречаются участки, где она тонкая и ядра лежат в один ряд. Иногда симпластическая часть настолько тонкая, что на срезах едва заметна. В местах, где симпласт является толстым, ядра расположены на двух и более уровнях. В базальной части хориального эпителия границы между клетками и с симпластической частью пласта на всем протяжении хорошо выражены.

Назначение хориального эпителия состоит не только в переработке и извлечении материалов, необходимых для синтетической деятельности клеток зародыша, но и в осуществлении зародышем дыхательной, выделительной и защитной функций. Диф-

дифференцировать участки хорнального эпителия, ответственные за выполнение той или иной из перечисленных функций, пока не представляется возможным.

В эмбриологии эпителий хорнона принято сопоставлять с эпителием серозной оболочки эмбрионов рептилий и птиц. Поводом для этого служат формальные признаки: во-первых, наиболее наружное положение названных видов эпителия и, во-вторых, их многослойное строение. Однако оба указанных обстоятельства не характеризуют их сущности. Хорнальный эпителий возникает очень рано и проявляет себя прежде всего как трофическая структура, обуславливающая развитие зародыша почти с самого начала его формирования. Сходным с ним по основной функции и по происхождению является ранее рассмотренный желточный эпителий рыб и птиц, который принято в эмбриологии рассматривать как провизорную разновидность энтодермы. Эта ткань возникает несколько позднее хорнального эпителия ввиду наличия в цитоплазме всех клеток зародышевой рыб и птиц некоторого количества желтка. Поэтому необходимость развития провизорной структуры, резорбирующей внеклеточную желточную массу, возникает позднее. Однако это происходит значительно раньше, чем возникнут в definitivoном клеточном материале презумптивные зачатки и, в частности, энтодерма. Следовательно, желточный эпителий, так же как и хорнальный, образуется из индифференцированного клеточного материала зародыша задолго до того, как в последнем выявятся эмбриональные зачатки. Гистогенез желточного и хорнального эпителия протекает в связи с источником питания: в первом случае — с желтком, во втором — с белковым секретом, тканевой жидкостью и плазмой крови. Общим трофическим тканям свойственна выработка ферментов, с помощью которых осуществляется резорбция питательных веществ. Вместе с этим нельзя не видеть большого различия в их дифференцировке и специализации. У желточного эпителия внешний трофический фактор, каким является желток, имеет строго однородный характер, и соответственно этому проявляется барьерная трофическая деятельность желточного эпителия. Что касается общей защитной, дыхательной и выделительной функций, то они осуществляются другими провизорными структурами.

В деятельности хорнального эпителия основная функция — трофическая. Позднее проявляются дыхательная и выделительная функции. Их можно рассматривать как результат субституции (замещения) в строго определенных условиях функций, свойственных другим структурам, какими являются серозная оболочка и аллантоис яйцекладущих. Словом, в жизнедеятельности хорнального эпителия сосредоточиваются все названные выше функции. Общая барьерная, защитная функция является наиболее сложной. Хорнальный эпителий несет эту функцию, находясь в сущности между двумя внутренними средами: собственной внутренней средой зародыша и внутренней средой материнского организма. Каждой среде свойствен свой особый гомеостаз. Находясь в системе развивающегося зародыша, хорнальный эпителий благодаря барьерной функции обуславливает свойственное внутренней среде зародыша постоянство, при этом противодействует многообразным внешним для него влияниям различных ингредиентов плазмы крови матери, например гормонов и др. Это обстоятельство позволяет считать хорнальный эпителий по сравнению с желточным эпителием более высоко дифференцированной трофической структурой.

Особый тип провизорных тканей составляют эпителии, имеющие прямое отношение к внешней среде, окружающей тело зародыша. По сравнению с ранее рассмотренными разновидностями эпителия трофической функции эта группа тканей возникает позднее. У яйцекладущих животных одна разновидность этого эпителия выстилает полость амниона и обуславливает на протяжении эмбриогенеза постоянство водной среды, в которой пребывает тело зародыша. Другая разновидность эпителия находится за пределами амниона, желточного мешка и аллантоиса. Она входит в состав серозной оболочки, находящейся в непосредственной связи с внешней средой, осуществляя общую, защитную и дыхательную функции. У плацентарных животных существует лишь первая разновидность — амниотический эпителий. Вторая же разновидность эпителия отсутствует ввиду того, что зародыш на значительном протяжении эмбриогенеза лишен прямого контакта с внешней средой. Будучи имплантированным, он развивается в условиях постоянства внутренней среды материнского организма, который служит для него источником питания, а также предохраняет зародыш от непосредственного влияния внешней среды.

Прежде чем рассматривать особенности дифференцировки клеток амниотического эпителия, необходимо указать на роль амниона. Этот орган наблюдается в эмбриогенезе не только в определенной группе позвоночных животных (амниот), но также и среди некоторых беспозвоночных, которые развиваются на суше. Поэтому принято считать, что амнион в некотором роде субституирует ту естественную водную среду, в которой протекает эмбриогенез менее организованных животных. В действительности значение создаваемой амнионом водной среды для развивающегося зародыша более сложное. Регулируемое зародышем постоянство водной среды является определенным выражением общей защитной реакции организма, под охраной которой формируются definitive структуры и их взаимоотношения в теле зародыша. К этим структурам прежде всего относятся ткани кожного покрова, который в целом представляет весьма сложную рефлексогенную зону, входящую в состав многочисленных функциональных систем. В этом аспекте значение амниона исследовано крайне недостаточно. Ниже, в главе, посвященной тканям кожного покрова, будут рассмотрены некоторые данные, связанные с затронутой проблемой.

Переходя к рассмотрению особенностей дифференцировки амниотического эпителия и его корреляций с другими тканями в составе стенки этого органа, следует отметить неодинаковый тканевый состав ее у яйцекладущих и плацентарных. Стенка амниона у яйцекладущих содержит, помимо эпителия и подлежащей соединительной ткани с кровеносными сосудами, собственный сократимый аппарат в виде хорошо развитого слоя гладкой мышечной ткани. Поскольку развитие зародыша у плацентарных животных

протекает в половых путях материнского организма (в матке), имеющих сократимый аппарат, стенка амниона лишена хорошо развитого собственного мышечного слоя. Поэтому давление амниотической жидкости в значительной степени определяется тоном мышечной оболочки матки.

Эпителий амниона развивается в непосредственной связи с эпителием кожного покрова тела зародыша, причем его гистогенез у приматов и человека, как было указано выше, начинается еще тогда, когда в дефинитивном материале отсутствуют достаточно выраженные презумптивные зачатки.

В гистогенезе амниотического эпителия человека можно различать следующие этапы. Начальный, когда клеточный материал на значительном протяжении ограничивает полость амниотического пузырька, впервые выявляющегося у зародыша $7\frac{1}{2}$ дня; зачатковый, когда эта клеточная структура у зародыша $11\frac{1}{2}$ дня приобретает кроющие особенности, отличающие ее от окружающей мезенхимы; тканевый, когда рассматриваемая клеточная структура достигает уровня развития кроющей эпителиальной ткани. Последний этап впервые отмечается у зародыша 13—15 дней во время выявления в составе зародыша осевого комплекса зачатков. Поскольку гистогенез провизорных тканей протекает ускоренно, постольку переход в развитии клеточного материала амниотического эпителия от одного этапа к другому проследить с достаточной ясностью не удастся. Это объясняется также тем, что указанная структура рассматривается лишь на срезах, дающих о ней самое общее представление. Что касается метода пленочных препаратов, который является более точным и адекватным приемом изучения подобных кроющих структур, то он может быть применен лишь при изучении выстилки амниона на сомитной стадии развития зародыша.

В развитии амниотического эпителия различимы две стадии: однослойная и многослойная. Возникновение многослойной стадии обуславливается непосредственной связью с развивающимся эпителием кожи. Благодаря этому со стороны последнего в амниотическом эпителии образуется путем миграции клеток и их развития базальный слой. Поэтому на какой-то средней стадии развития в строении амниотического эпителия наблюдается одновременно обе стадии.

Наиболее удаленный от тела зародыша участок его представлен однослойным эпителием, а участок, расположенный ближе к зародышу и непосредственно переходящий в области основания пупочного канатика в эпителий кожи, представлен многослойным эпителием. В дальнейшем многослойное строение приобретает весь эпителиальный пласт амниона. В составе его резко выявляется гетерополярность. Клетки поверхностного слоя являются более плоскими по сравнению с клетками базального слоя. Эпителиальный пласт имеет опорный аппарат, представленный тонкофибриллами. Последние переходят из одной клетки в другую че-

рез межклеточные мостики. Признаки ороговения поверхностных клеток отсутствуют. Нет также и признаков секреции. Однако бесспорно, что через рассматриваемый эпителиальный пласт в полость амниона проникает определенного состава жидкость. Выделение ее, по-видимому, происходит не только через цитоплазму клеток, но и через межклеточные щели. Последние хорошо выражены и пересекаются межклеточными мостиками.

На стадии однослойного пласта клетки делятся путем как митоза, так и амитоза. Делящиеся клетки расположены мозаично. Нередко в составе пласта встречаются многоядерные клетки, преимущественно двоядерные. По-видимому, эти элементы можно рассматривать как результат амитоза, цитотомия которого еще не совершилась. На стадии многослойного пласта митозы наблюдаются преимущественно в базальном слое, тогда как амитозы наблюдаются чаще в поверхностном слое. По мере роста эмбриона амниотический эпителий все чаще и чаще подвергается механическому раздражению. Иногда повреждение бывает весьма значительным. В этих участках наблюдается репаративная регенерация. Подобное реактивное состояние амниотического эпителия рассматривалось ранее (С. И. Щелкунов, 1958). Указанная выше гетерополярность в многослойном амниотическом эпителии и различное расположение в нем митозов и амитозов служат показателями неодинаковой дифференцировки клеток эпителиального пласта. Это различие особенно отчетливо наблюдается между поверхностными и базальными клетками. Характерным признаком амниотического эпителия является его кроющая, защитная функция, а специфической особенностью его деятельности — способность пропускать тканевую жидкость в полость амниона и поддерживать определенный ее состав. Эта особенность отличает его от связанного с ним definitivoго кожного эпителия зародыша, помимо другого особого признака, — отсутствие каких-либо дериватов. Развивающиеся гетерохронно обе эпителиальные ткани пребывают в контакте с водной средой, что позволяет считать условия их развития идентичными. Водная среда амниона, хотя и является для зародыша внешним фактором, все же по своим действиям ближе стоит к внутренней среде организма, во всяком случае она обладает определенным постоянством. Однако межтканевые отношения в том и другом органе имеют кардинальные различия. В коже развитие дериватов является выражением межтканевых отношений, они проявляются также в возникновении различных функциональных систем и, в частности, тех, которые осуществляют терморегуляцию и выделение продуктов обмена. Поэтому межтканевые отношения в коже не ограничиваются корреляцией с подлежащей соединительной тканью, а имеют более широкий диапазон, захватывая ткани нервной, эндокринной и других систем организма.

В заключение представленного выше краткого обзора развития основных принципов дифференцировки клеточного материала

некоторых провизорных тканей следует подчеркнуть присущие этому процессу особенности. Во-первых, необходимо отметить ускоренное развитие и дифференцировку провизорных тканей, вследствие чего начальные и зачатковые этапы выступают неотчетливо. Во-вторых, одним из важных стимулирующих моментов гистогенеза является наличие непосредственного контакта с тем или иным внешним адекватным будущей структуре фактором. Для трофических тканей такими факторами являются в одних случаях желток и белок яйцевой клетки, в других — секрет желез, тканевая жидкость и кровь материнского организма, для дыхательного органа — наличие воздушной среды. Для выстилки амниона влияющим фактором служит тело зародыша. Из сказанного следует, что гистогенезу провизорных структур чужда преждевременная дифференцировка. Они дифференцируются по мере того, как возникает функциональная необходимость. Это и понятно, так как провизорные органы являются структурами, непосредственно отражающими адаптацию зародыша к условиям развития. Преждевременная дифференцировка свойственна лишь гистогенезу дефинитивных структур, причем у разных тканей она выражена в различной степени.

ТКАНИ ДЕФИНИТИВНЫХ ОРГАНОВ

Ткани кожного покрова

Взаимодействие животного организма с внешней средой в значительной степени осуществляется через кожный покров. Поэтому в строении последнего находят отражение различные формы обменных реакций, свойственные организму. У подавляющего большинства животных кожный покров образован двумя основными тканями. Одной из них является кожный эпителий (эпидермис), представляющий одну из главных разновидностей системы пограничных тканей; другой тканью служит подлежащая волокнистая соединительная ткань, являющаяся разновидностью системы тканей внутренней среды. Степень развития и характер дифференцировки этих двух тканей у представителей разных типов животных весьма разнообразны. Наибольшие изменения в ходе эволюции претерпевает эпителий. Он находится в непосредственном контакте с внешней средой и принимает на себя воздействия ее различных факторов. Вследствие этого его многогранная функция в широком биологическом понимании является пограничной (А. А. Заварзин).

Соединительная ткань кожного покрова воспринимает действие внешней среды через эпителий и опосредованно через организм в целом. По ходу эволюционной эволюции она принимает в пределах ткани внутренней среды различные формы строения и обладает не только трофической, но и механической функцией, придавая прочность коже.

У низкоорганизованных животных, составляющих тип кишечнополостных, соединительная ткань как таковая не выражена, а представлена мезоглией, образующей так называемую опорную пластинку (Н. А. Ливанов, 1955).

Кожный покров играет роль как защитной, так и опорной структуры, при этом степень участия в той или иной функции образующих его тканей у животных различных типов весьма варьирует. Ткани кожного покрова содержат в большом числе разнообразные чувствительные нервные элементы, в результате чего система кожи является одной из главных рефлексогенных зон организма.

Основным положением сравнительной анатомии и сравнительной гистологии до настоящего времени является признание общности плана строения всех многоклеточных животных на раннем этапе индивидуального развития, а именно — наличие у них двух зародышевых листков. В соответствии с этим планом наружную структуру кожного покрова со времени И. И. Мечникова принято называть кишобластом, т. е. эктодермой, способной проявлять локомоторную функцию. Внутреннюю структуру, представленную аморфной мезенхимой, считают частью фагоцитобласта (И. И. Мечников). Кожный покров, представленный названными ингредиентами, выполняет также дыхательную и выделительную функции. В литературе отсутствует классификация кожного эпителия, которая бы отражала все разнообразие его у многоклеточных животных. В. Н. Беклемишев (1964) различает следующие виды эпителия: погружной, немертинный, нормальный и многослойный. Однако подобное разделение не отражает ни строения, ни развития указанной ткани. Отсутствие должной классификации объясняется слабой изученностью этой ткани у беспозвоночных животных.

Рассмотрим дифференцировку клеток кожного покрова у кишечнополостных на примере пресноводной гидры (*Pelmatohydra oligactis*) и гидрондной медузы (*Tiaropsis multicirrata*). Кожа гидры, которую обычно называют эктодермой, была многократно исследована на вертикальных срезах. В составе ее различают следующие элементы: кроющие, стрекательные, эпителиально-мышечные, нервные и интерстициальные. В соответствии с этим кожный покров гидры считают мультифункциональной структурой, выполняющей защитную, дыхательную, выделительную функции. Кроме того, эта структура содержит чувствительные нервные клетки и диффузное нервное сплетение, вследствие чего является нервночувствительной зоной (Н. А. Ливанов, 1955). Все клетки, за исключением интерстициальных, в той или иной степени являются специализированными. Перечисленные клетки соединяются путем прямого контакта. Однако выявить характер строения и взаимоотношения клеток на срезах не представляется возможным.

Более детально клеточное строение кожи гидры можно изучить лишь на пленочных препаратах. Один из них со стороны ба-

зальной поверхности был представлен на рис. 2. Полиморфизм клеток на подобных препаратах выступает наиболее отчетливо. Основными элементами на препарате являются эпителиальные кроющие клетки. Их размер по сравнению с величиной других связанных с ним элементов наиболее значительный. Поскольку на приведенном препарате большая часть интерстициальных и эпителиально-мышечных клеток удалена, удастся видеть кроющие клетки. В тех же местах, где осталось большое число интерстициальных и эпителиально-мышечных клеток, они маскируют кроющие клетки. Получить пленочный препарат, на котором остались бы лишь одни кроющие и стрекательные клетки, удастся не часто. Одно из таких мест препарата изображено на рис. 3. Эпителиальные клетки, выполняющие кроющие функции, имеют неправильные полигональные очертания, при этом отдельные из них слегка вытянуты. Клеточные границы выступают резко в виде неравномерной толщины полосок. Ядра округлой формы, в каждом из них содержится по 1—2 ядрышка. У большинства клеток ядра расположены эксцентрично, в соседстве с краем клетки. Возможно, эта особенность строения двух соседних клеток свидетельствует о том, что они являются результатом недавно прошедшего деления.

В разных местах эпителия прободают стрекательные клетки. Они незначительного размера и при рассмотривании с поверхности имеют овальные очертания. Ядра бобовидной формы и расположены, как правило, у края клетки. Эпителиально-мышечные клетки не входят в состав эпителиального пласта и, так же как интерстициальные клетки, находятся под его прикрытием. Поэтому прямого контакта с внешней средой эти клетки не имеют.

Отмечается численное преобладание интерстициальных клеток. Они мелкие (составляют примерно десятую часть величины ядра кроющей эпителиальной клетки), собраны в большие группы и лежат между эпителиально-мышечными клетками. В них часто встречаются митозы.

Эпителиально-мышечные клетки располагаются равномерно, образуя чаще всего пересекающиеся ряды. В разных рядах эпителиально-мышечных клеток продольная ось мышечных волокон лежит различно. Однако в каждом ряду клеток мышечные волокна, почти как правило, располагаются в одном направлении. Между эпителиально-мышечными, стрекательными, кроющими клетками, с одной стороны, и интерстициальными — с другой стороны, имеются переходные формы. Это указывает на то, что источником развития всех дифференцированных клеток служат интерстициальные клетки.

Таким образом, клеточное строение «эктодермы» гидры является сложной системой. В составе ее выявляется структура явно эпителиальной природы, образованная кроющими и частично стрекательными клетками, вместе с выполняющими защитную, пограничную функции. Эта структура и составляет

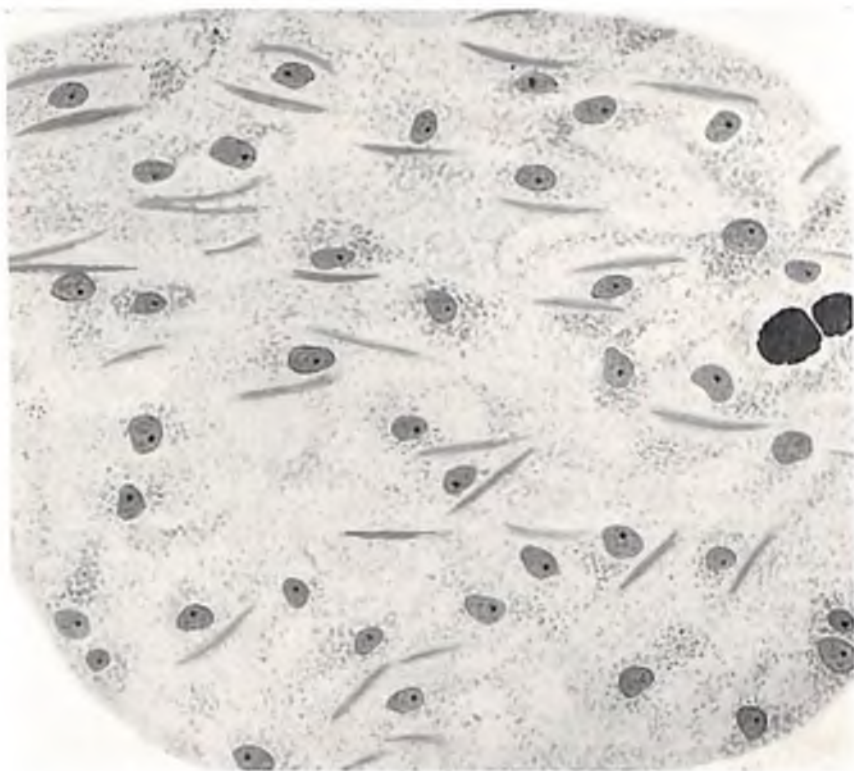


Рис. 19. Кожный покров *Tiaropsis multicirrata* ближе к центру колокола с базальной стороны. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

кожный эпителий. Ядросодержащая часть мышечных элементов прилегает к базальной поверхности кроющих эпителиальных клеток и в состав эпителиального пласта не входит. Поэтому их было бы правильнее называть мышечными, а не эпителиально-мышечными.

Что касается нервных клеток, то поскольку не были применены необходимые для этого элективные методы, их определить на представленных препаратах не удастся. Общим камнем при развитии различно дифференцированных тканевых клеток (эпителиальных, мышечных, нервных и мезоглии) являются интерстициальные клетки. Они же являются и источником развития половых клеток. Из всего вышесказанного следует, что истинный кожный покров тела гидры представлен покровными и стрекательными клетками, образующими вместе кожный эпителий.

Иную структуру имеет кожный покров у гидроидной медузы— *Tiaropsis multicirrata*. На пленочном препарате (рис. 19) представлен участок стенки колокола, взятый ближе к его центру. Он является эпителием, образованным одним рядом плоских клеток. Базальная часть некоторых из них представлена мышечным во-

локном, другие клетки лишены мышечных структур. Размер мышечных клеток колеблется от едва заметного до хорошо выраженного, достигающего в длину размера клетки. Подобная структура свидетельствует о том, что в эпителиальном пласте развиваются мышечные элементы. Примечательно то, что в области центра колокола этот процесс отсутствует, тогда как с приближением к краю колокола он нарастает. В результате этого клетки края имеют наиболее развитые мышечные волокна. Направление последних у всех клеток одинаковое. Вследствие этого при сокращении их происходит некоторое сближение центра колокола с его краем. Кроме эпителиальной мускулатуры, в стенке медузы имеется хорошо развитая циркулярная мускулатура. Она лежит под эпителиальным пластом и представлена крупными веретенообразными клетками, идущими параллельно краю. Некоторые из них на концах разветвляются. Происхождение этой мускулатуры не эпителиальное. Она лишь прилегает к базальной поверхности эпителия и относится к производным мезодермы.

Рассмотренные два вида кожного покрова различны. У гидры он представлен эпителиальной тканью, лишенной признаков митотической дифференцировки. У *Tiaropsis multicirrata* покровный эпителий проявляет способность к митогенезу. На значительном протяжении он образован эпителиально-мышечными клетками. С эпителием находится в связи подлежащая мезоглия, которая остается мало изученной. Приведем для примера пленочный препарат мезоглии трахимедузы (рис. 20).

В ходе эволюции животных эпителий кожного покрова адаптируется к условиям внешней среды. Это проявляется в весьма разнообразных формах. Условия жизни в морской и пресной воде существенно отличаются от условий жизни на суше. Между этими условиями существуют переходные, когда животные обитают в почве и других влажных насыщенных парами местах. Они представляют промежуточные среды между водосомом и сушей. Фактором, защищающим кожный покров от высыхания, является его секреторная деятельность. По мере перехода животных к жизни на суше в составе кожного эпителия возникает кутикула, обуславливающая его защитную функцию. Так, у аннелид кутикулярный эпителий находится на всей поверхности тела и только эпителий, входящий в состав дыхательных структур, осуществляющих газовый обмен, лишен кутикулы. Поверхность этого эпителия постоянно увлажняется водой, проникающей через него из организма. Поэтому поверхность эпителия дышащей части не подвергается высыханию.

Наиболее приспособленной к наземному образу жизни формой кожного эпителия является структура с прочной хитиновой кутикулой. В связи с хитинизацией кутикулы кожный эпителий у артропод, помимо защитной, приобретает опорную функцию. Особую прочность хитиновая кутикула как опорный аппарат приобретает у ракообразных благодаря отложению в ней извест-

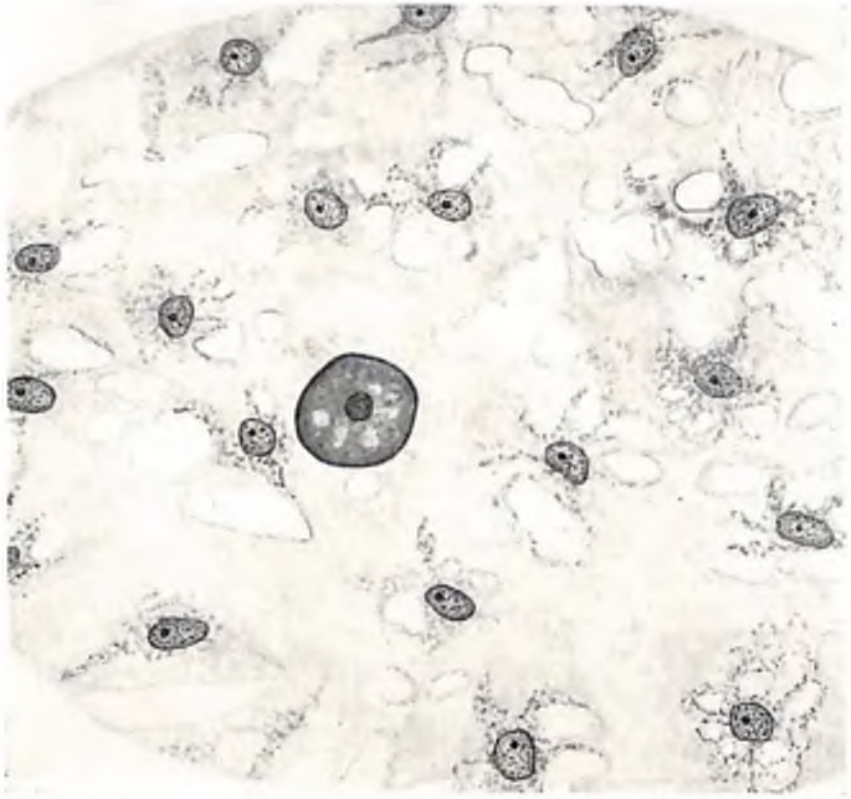


Рис. 20. Мезоглея трахимедузы. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

ковых солей. Под покровом старой кутикулы клетки кожного эпителия образуют новую кутикулу, при этом старая отделяется и сбрасывается. Этот процесс, называемый линькой, происходит периодически. Одним из проявлений опорной функции кожного эпителия, имеющего хитиновую кутикулу, служит его связь с мускулатурой. К базальной поверхности эпителия прикрепляются с помощью волокнистой соединительной ткани мышечные пучки, а в составе клеток эпителия в этих местах развивается мощный опорный аппарат в виде тонофибрилл.

У моллюсков защитную функцию выполняет кутикулярный эпителий спинного отдела, в кутикуле которого откладываются известковые соли, благодаря чему и образуется раковина.

У иглокожих защитная роль в кожной покрове в основном становится уделом подлежащей соединительной ткани. В составе основного вещества этой ткани откладываются известковые соли, в результате чего образуется сетчатый известковый остов, в котором располагаются клеточные формы. Этот скелет образован тангенциальными пластинками, несущими, кроме защитной функ-

ции, и скелетную. Что касается кожного эпителия, то он занимает в кожном покрове поверхностное положение и находится под непосредственным воздействием факторов внешней среды.

Таким образом, у разных типов животных строение кожного типа эпителия чрезвычайно разнообразно. Следует заметить, что глубокому гистологическому анализу с применением разнообразных методов эта ткань еще не подвергалась. Описание ее носит самый общий, поверхностный характер. Наиболее подробно эпителиальная ткань кожного покрова исследовалась у позвоночных животных и, в частности, у высших позвоночных как в нормальных условиях, так и в эксперименте. В коже позвоночных эпителий имеет многослойное строение, и его дифференцировка идет в двух направлениях — образования секреторных и роговых структур.

Рассмотрим особенности дифференцировки тканей кожного покрова у представителей различных классов позвоночных животных. Этот процесс изучался рядом исследователей, при этом он не ставился в какую-либо связь с общими показателями организации животного. Последовательность хода процесса гистогенеза описывалась на основе данных изучения какого-либо одного участка кожного покрова. Признается, что на всем протяжении тела из однослойной структуры зачатка путем митотического деления возникает многослойный эпителий. В каждом отдельном участке кожи образование многослойного эпителия происходит независимо от соседних участков. Подобное представление о течении гистогенеза не отражает реальной действительности. Это было весьма убедительно показано исследованиями Т. Ф. Гренберг (1956), изучавшей гистогенез кожного эпителия у представителей различных классов позвоночных животных и человека. Изучая топографические особенности развития названной структуры, автор установил, что в разных местах тела зародыша этот процесс взаимосвязан и протекает неодинаково. Наиболее интенсивно развитие идет на боковых частях туловища и лицевом отделе головы. Здесь однослойный зачаток кожной эктодермы впервые приобретает многослойную структуру. От боковых полюсов туловища он растет как в вентральном, так и в дорсальном направлении. По ходу роста он становится однослойным, при этом клетки по мере приближения к средней линии становятся все более и более плоскими и вместе с этим более дифференцированными. На значительном протяжении дорсальной и вентральной поверхностей эпителий образован одним слоем плоских клеток. Подобная картина строения эпителия кожи имеет место и в области головы. Здесь зона роста эпителия, лежащая на лицевом отделе головы и представленная многослойной структурой, разрастается в сторону мозгового отдела, где эпителий является однослойным плоским. В дальнейшем ходе развития эпителий боковой поверхности туловища резко дифференцируется на один ряд поверхностных клеток, представляющих начальную провизорную генерацию

эпителия и остальную подлежащую большую часть пласта, представляющую источник развития окончательного эпителия. Последний разрастается в дорсальном и вентральном направлениях под кроющим провизорным слоем, образуя базальный слой эпителия. Подобное строение приобретает эпителий вентральной и дорсальной поверхности туловища. В последующий период эмбриогенеза definitivoная структура дает многослойный пласт на всем протяжении туловища, при этом провизорная структура эпителия полностью ороговевает и утрачивается. Параллельно с дифференцировкой клеток эпителия развивается и подлежащая мезенхима, которая дает соединительнотканную часть кожи.

В дальнейшем дифференцировка клеток эпителия и подлежащей соединительной ткани углубляется, и они приобретают основные свойственные им признаки. Таким образом, наименее дифференцированные участки, по мнению Т. Ф. Гренберг, являются зонами интенсивного роста, образуя своего рода *matrix*. Позднее в составе эпителия более резко выявляются две генерации. Одна — наружная, являющаяся провизорной; другая — внутренняя, представленная камбием. Провизорная структура ороговевает и в дальнейшем исчезает. Камбий под прикрытием провизорной структуры развивается и дает definitivoный эпителий и его дериваты (волосы, железы и другие образования). В дальнейшем, к концу эмбриогенеза, эпителий кожи и его дериваты достигают полного развития. Несмотря на возникшую многослойность, эпителий кожного покрова не следует все же считать одинаково дифференцированным на всем протяжении. Его развитие и далее идет неравномерно. Гетерохрония гистогенеза эпителия проявляется не только на протяжении эмбриогенеза, но и в постэмбриональном периоде, при этом изменяются формы ее проявления. Переход из постоянных условий внутриутробного развития в условия постэмбрионального периода значительно сказывается на дальнейшем развитии тканей кожного покрова. Это связано с осуществлением ими общей защитной функции, а также многих других жизненно важных проявлений. Кроме того, кожа благодаря наличию в ней чувствительных нервных окончаний является значительным рефлексогенным полем. Морфологические проявления указанных функций в каждом покрове изучены недостаточно. Имеющиеся сведения не позволяют последовательно изложить развитие приспособительных реакций тканей кожи на протяжении постнатального периода жизни организма.

Представленная выше картина неравномерного развития кожного эпителия не является выражением чего-то имманентного и зависящего исключительно от особенностей самого эпителия. На развитие эпителия большое влияние оказывает рост тела зародыша. Особенно заметно он сказывается на раннем этапе онтогенеза у куриного эмбриона 4—6 дней инкубации, а у человека — на 4—6-й неделе эмбриогенеза. В указанные сроки развития

быстро растет масса тела зародыша, причем значительно увеличивается объем туловища и головы. Это определенным образом отражается на эпителиальном покрове кожи. На вентральной и дорсальной поверхностях туловища он растягивается больше, чем в других местах, и в течение некоторого времени представлен одним рядом сильно уплощенных клеток. По середине вдоль боковых поверхностей туловища он образован 2—3 слоями клеток, имеющих как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении равный размер. В этом участке эпителия, вполне естественно, и количество митотически делящихся клеток будет больше, чем в других.

Т. Ф. Гребберг считает этот участок зоной более интенсивного роста. На вентральной и дорсальной поверхностях ввиду растянутости эпителия митозы встречаются значительно реже. Позднее в эпителии боковой поверхности туловища клетки поверхностного ряда становятся плоскими. Этот ряд продолжается в однослойный плоский эпителий вентральной и дорсальной поверхностей туловища. В целом непрерывный слой плоских клеток выполняет кроющую, защитную функцию. Под этим слоем и происходит рост в горизонтальном направлении клеток глубоких слоев эпителия боковых поверхностей. Он, как уже указывалось, идет в вентральном и дорсальном направлениях. Вследствие этого эпителиальный пласт на всей поверхности туловища становится многослойным. Вместе с этим подобный рост свидетельствует о целостности эпителиального пласта.

Принцип строения и развития эпителия кожного типа можно наиболее глубоко понять лишь в том случае, если рассматривать процесс его репаративной регенерации при неповрежденной подлежащей соединительной ткани. Вначале удобнее взять такую разновидность его, которая лишена дерматов (волос и желез) и не способна к ороговению. Подобная разновидность входит в состав роговицы глаза. Указанные особенности эпителия роговицы, как было показано В. А. Васильевой, сохраняются благодаря его корреляции посредством нервной системы с мышцами век и слезной железой. В указанных условиях репаративная регенерация эпителия роговицы была изучена С. И. Щелкуновым (1953) и В. А. Васильевой (1953).

Деструктивные изменения на месте повреждения наступают весьма быстро и отмечаются уже через 5—10 мин. Вначале они проявляются в деформации ядер, а через 2 ч наступает их распад на различной величины глыбки. Цитоплазма теряет способность окрашиваться. Реактивные изменения в клетках базального слоя проявляются в массовом перешнуровывании их ядер. В области края раны это приводит к тому, что под прикрытием распадающихся поверхностно лежащих клеток в базальном слое возникают различного размера многоядерные клетки и симпласты. Некоторые из симпластов имеют гигантский размер и содержат сотни ядер (рис. 21). В некоторых местах раны одиночные симпласты оказываются лежащими обособленно и на некотором расстоянии от края эпителия. В этом случае они теряют жизнеспособность и подвергаются распаду.

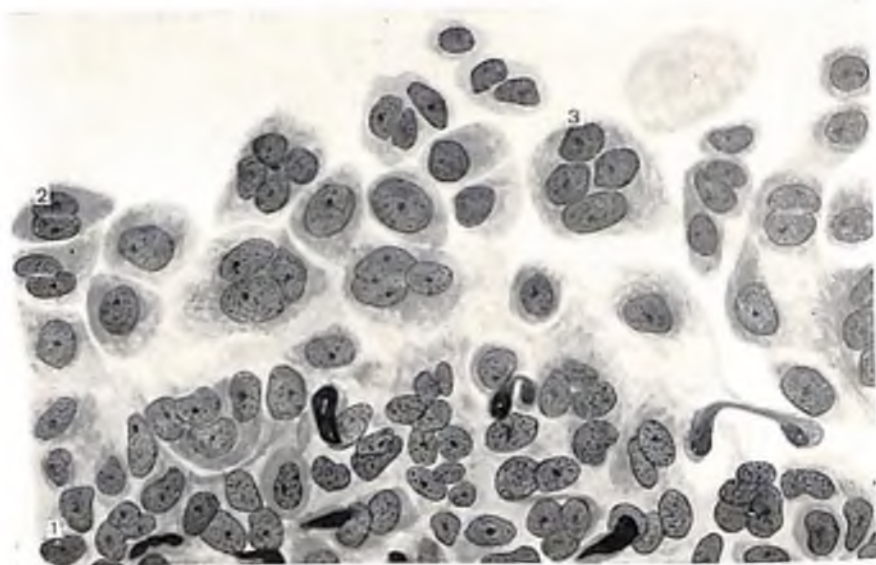


Рис. 21. Край регенерирующего эпителия роговицы из опыта продолжительностью 24 ч. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

1 — многослойный участок; 2 — амитоз; 3 — многоядерные клетки, возникшие путем амитоза.

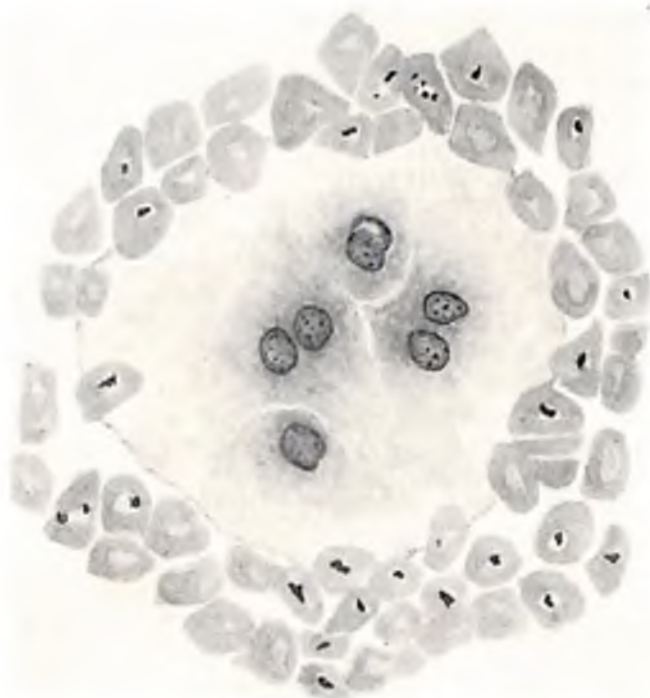


Рис. 22. Рост изолированной клетки эпителия роговицы, оставшейся в связи с базальной мембраной. Срок опыта 10 ч. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 5, об. 90.

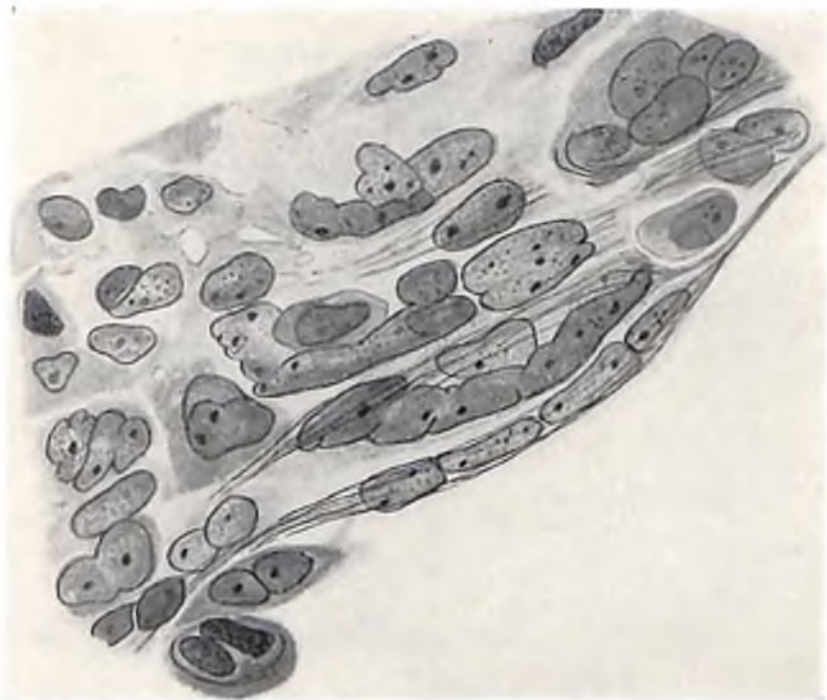


Рис. 23. Край эпителиального регенерата роговицы. Срок опыта 24 ч. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

Через сутки в симпластах, находящихся в области края эпителиального пласта, выявляются в цитоплазме тонофибриллы (рис. 22, 23). Они образуют пучки, лежащие в периферической части симпластов, и являются общим опорным аппаратом для всех клеточных территорий. В дальнейшем, через 3 сут, наблюдается значительное нарастание эпителия на раневую поверхность, причем крупные симпласты расчленяются на более мелкие многоядерные клетки, содержащие 2—3 ядра, или сразу на одноядерные клетки. Рост края эпителиального пласта приводит к полному перекрытию раневой поверхности, и структура его в конечном счете приобретает строение, характерное для эпителия роговицы.

Таким образом, в условиях подобных опытов, когда повреждается лишь один эпителий, эпителизация раны происходит очень быстро, что объясняется отсутствием реактивного состояния подлежащей соединительной ткани. Эпителиальный регенерат разрастается в значительной мере по неповрежденной базальной мембране. В клетках базального слоя, сохранивших жизнеспособность под прикрытием поверхностно лежащих гибнущих клеток, интенсивно протекает процесс синтеза нуклеиновых кислот и бел-

ков. Вследствие этого наблюдаются значительный рост ядер и их многократно повторяющиеся перешнуровывание. Цитотомии при этом не происходит. В результате образуются многоядерные клетки и симпласты. Однако и те, и другие являются временными образованиями, которые в ходе эпителизации раны расчленяются на одноядерные клетки. Поэтому их следует рассматривать как многоклеточные структуры, образованные клеточными территориями. Данные приведенных опытов показывают взаимозависимость развития клеток поверхностных и глубоких слоев эпителиального пласта.

В других опытах, когда в центре роговицы оставляли островок неповрежденного эпителия, удалось выявить динамику роста пласта. Эпителиальный регенерат, растущий со стороны островка, по мере его образования удаляли острым инструментом. Вследствие этого размер островка восстанавливался в первоначальном виде. В этих условиях потенция развития эпителия островка постепенно уменьшалась и через некоторое время полностью исчезала. Динамика изменения эпителия островка на протяжении 3 сут была такова, что вначале базальный слой его становился рыхлым. Рыхлость объясняется тем, что в нем имеются два вида клеток. Одни сохраняют связь с базальной мембраной и клетками, лежащими более поверхностно, другие — являются полностью обособленными. Особый интерес представляют свободные, лишённые связей клетки. Они мигрируют в сторону края и являются источником развития эпителиального регенерата. По мере приближения к краю регенерата количество клеток нарастает. Среди них временно появляются дву- или трехядерные клетки. В дальнейшем они подвергаются цитотомии и образуются одноядерные клетки, входящие в состав края эпителиального регенерата. Поскольку время от времени эпителиальный регенерат удалялся, потенция эпителия островка постепенно исчезала и он полностью исчезал (рис. 24).

Наиболее раннюю стадию изменения центральной части эпителиального островка выражает модель, представленная на рис. 25. Камбиальные клетки вывелись в сторону края. В глубоком слое оставшиеся клетки располагаются на расстоянии друг от друга. Пространства между ними составляют сложную систему ходов. Пощка оставшихся клеток тонкая. При переходе в базальную мембрану она расширяется. Апоикальная часть этих клеток нацкана. Таким образом, оставшиеся в базальном слое клетки поддерживают поверхностные слои клеток наподобие столбов. В их цитоплазме находятся пучки тонофибрилл. Порядок расположения клеток, образующих столбы, определяется относительно базальной мембраны. На поверхности последней отчетливо выступают места связи с клетками столбов (рис. 26). Эти места расположены на расстоянии друг от друга и имеют округлые очертания. В более поздних опытах в поверхностных слоях островка количество клеток заметно уменьшается и они становятся сильно уплощенными (см. рис. 24, б). В дальнейшем эпителий островка еще более истончается, при этом число клеток, образующих столбы,

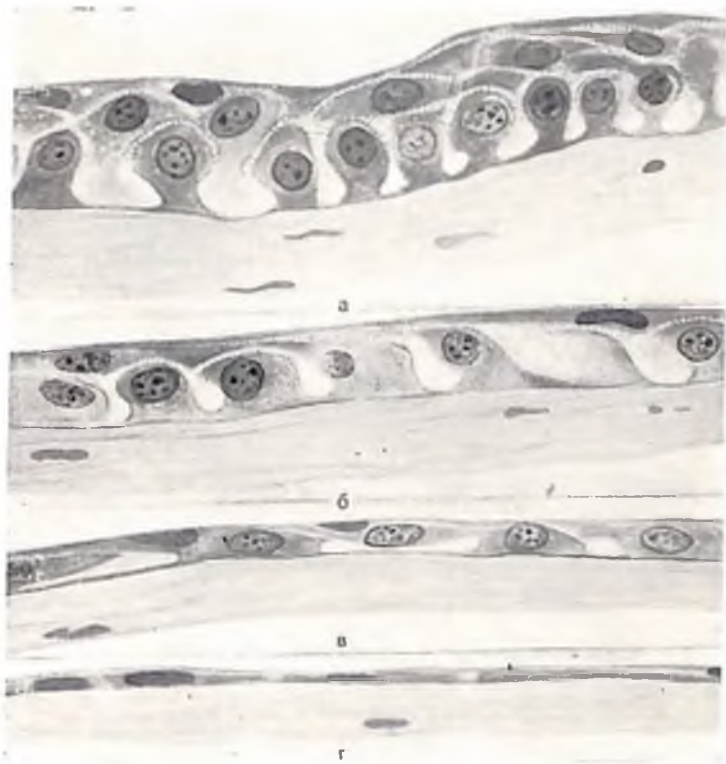


Рис. 24. Четыре стадии (а—г) изменения центрального участка эпителия островка. Ж. гем. Ок. 8, об. 90.

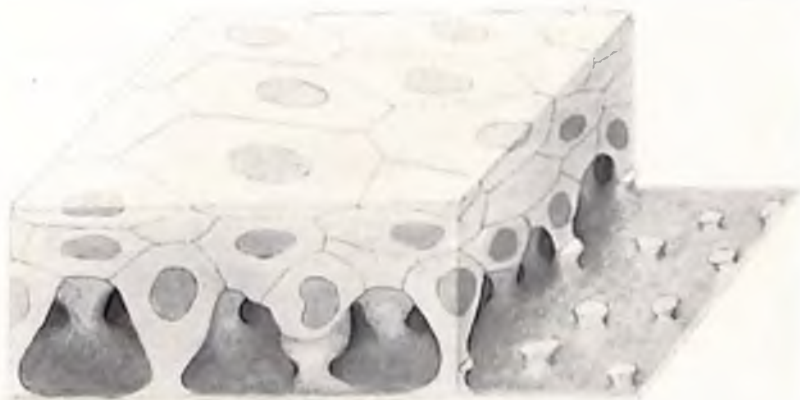


Рис. 25. Базальная мембрана со стороны эпителия. На ней видны места отрыва опорных клеток. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

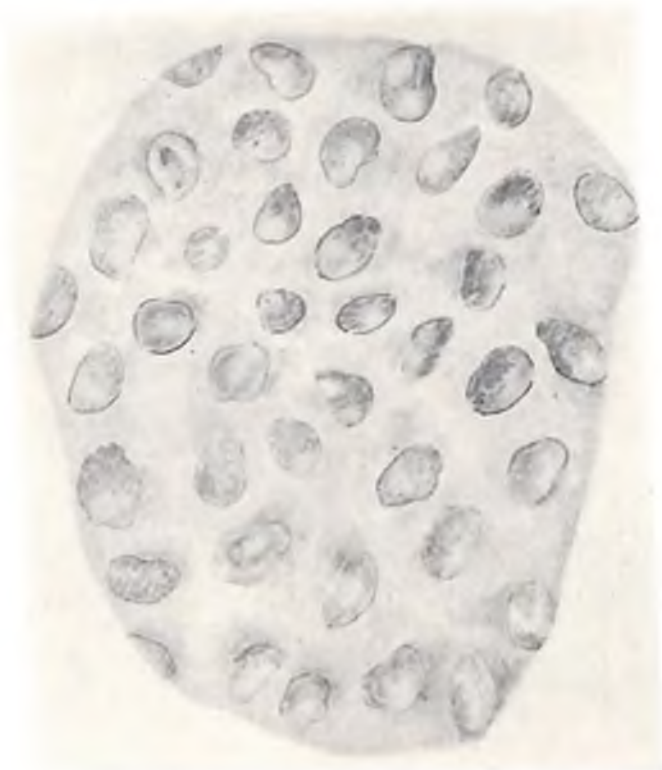


Рис. 26. Модель структуры эпителия роговицы после вычленения из базального слоя камбиальных клеток и их миграции к месту образования регенерата. Поддерживающие клетки, связанные с базальной мембраной и с кроющими клетками среднего и наружного слоев. На небольшом протяжении часть эпителия удалена.

уменьшается, а ходы между ними принимают вид щелей (рис. 24, в). В конечном виде эпителий островка состоит из одного ряда черепицеобразно расположенных, сильно уплощенных клеток, гибель которых знаменует собой полное истончение эпителиального пласта (см. рис. 24, г).

Край эпителиального островка может иметь различное строение. Это зависит от того, в каком состоянии находятся соединительная ткань и связанная с ней базальная мембрана. Если они остаются неповрежденными, то самые краевые клетки эпителия с ними находятся в непосредственной органической связи. В тех местах, где повреждена базальная мембрана и затронута соединительная ткань, край островка на некотором протяжении свободно нависает над поверхностью соединительной ткани. Клетки поверхностного слоя эпителия перекрывают нависший край. В этом случае органическая связь с подлежащей тканью возникает отступя от края регенерата и осуществляется самой краевой

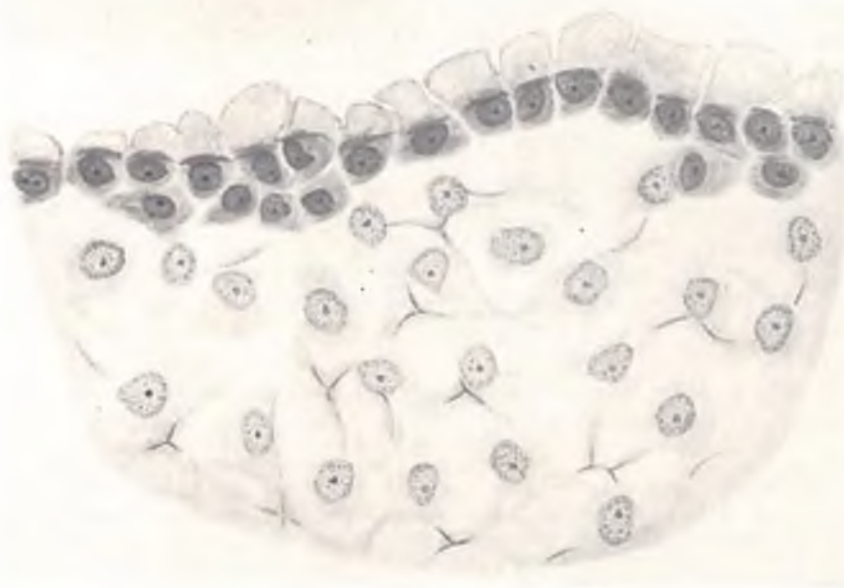


Рис. 27. Поверхностный слой и краевые клетки эпителиального регенерата с базальной поверхности. Ж. гем. Ок. 5, об. 8.

клеткой поверхностного слоя. В опытах с эпителиальным островком второй вариант строения края эпителия встречался крайне редко, так как повреждался на значительном протяжении только эпителиальный пласт.

Для того чтобы понять динамику развития эпителиального регенерата, его нарастание на обнаженную поверхность, необходимо проследить поведение наиболее близко лежащих к краю свободных клеток (рис. 27). Они тесно прилегают друг к другу и образуют ряд. Одной своей частью, имеющей вид длинного широкого на конце отростка, они выступают из-под края эпителиального конуса и входят в органический контакт с базальной мембраной. Вследствие того что ядросодержащая часть перемещается в область отростка, клетка входит в состав поверхностного слоя эпителия и становится краевой клеткой. Подобные изменения претерпевают все клетки указанного ряда. Поэтому регенерат удлиняется, продвигаясь на раневую поверхность.

Из сказанного следует, что нарастание эпителиального пласта на раневую поверхность обусловлено миграцией в область края клеток глубокого слоя, которые становятся свободными. Одновременно с ростом эпителиального пласта происходит и специализация клеточного материала. Этот процесс характеризуется тем, что клетки базального слоя через ряд поколений постепенно превращаются в краевые кроющие клетки поверхностного слоя. Последние следует рассматривать как наиболее поздно вошедшие в состав регенерата эпителиальные клетки глубокого слоя.

Развитие органической связи между отростком краевой клетки и подлежащей соединительной тканью, как правило, начинается непосредственно от эпителлизированной поверхности. Эту связь следует рассматривать как один из моментов установления определенной соподчиненности между эпителиальным регенератом и соединительной тканью. Морфологически это находит свое выражение в определенном строении отростков краевых клеток, образующих на стыке с подлежащей соединительной тканью замыкающую полосу, которую следует рассматривать как новообразованную базальную мембрану. Подобную стадию дифференцировки в определенной последовательности проходят все мигрирующие в область края эпителиальные клетки.

Последующая стадия дифференцировки краевых клеток состоит в том, что их свободная, ядродержащая часть перемещается в фиксированный на подлежащей структуре отросток. Форма клеток при этом изменяется, а их отростки исчезают. Апоикальная часть клетки находится в составе поверхностной части регенерата, а базальная часть органически связана с базальной мембраной. Между основаниями этих клеток проникают в сторону раны отростки примыкающего к ним ряда мигрировавших клеток, которые вследствие этого становятся краевыми. Они прорезывают аналогичную предыдущим клеткам дифференцировку. Благодаря этому краевые клетки уже перестают быть таковыми, так как они расположены несколько отступив от края и испытывают дальнейшую дифференцировку. Каждая из них делится в тангенциальной плоскости и дает поверхностную, кроющую клетку и клетку, лежащую в основании пласта.

Таким образом, до момента полного перекрытия раны дифференцировка эпителиальных клеток совершается через стадию краевой клетки. Последние устанавливают органическую связь с подлежащей соединительной тканью и закладывают начало образования базальной мембраны. Они являются источником развития как поверхностных кроющих клеток, так и клеток, их поддерживающих. После полного перекрытия раны дифференцировка клеток идет в вертикальном направлении по тому типу, по которому осуществляется физиологическая регенерация.

Представленные данные позволяют полностью отвергнуть разделяемую многими исследователями точку зрения, согласно которой развитие регенерата кожного типа эпителия происходит в виде многослойного пласта индифферентных молодых клеток, беспорядочно надвигающихся на раневую поверхность. Толстый край эпителиального регенерата является выражением медленного роста эпителия, что связано с сильной травмой подлежащей соединительной ткани. Однако какую бы форму край растущего эпителия ни имел, удлинение эпителиального пласта происходит всегда только указанным выше образом. Принцип миграции клеток в область края и их последующая дифференцировка являются общей закономерностью роста эпителия. Темп продвижения эпителиального пласта связан с деструктивными и пролиферативными процессами, имеющими место в соединительной ткани.

Описанные выше основные принципы клеточной дифференцировки, свойственные эпителию роговицы при репаративной регенерации, имеют место и в эпидермисе кожи. Так, в аналогичных условиях опыта из состава пласта камбиальные клетки мигрируют в область края, при этом клетки вычлениаются не только из базального, но и из среднего слоя. Благодаря этому в средней части эпителиальный пласт в течение некоторого времени является пористым (рис. 28). При развитии эпителиального регенерата мигрировавшие клетки проходят стадию краевой клетки и далее развиваются так же, как и в эпителии роговицы. В процессе их дифференцировки возникает органический контакт с соединительной тканью и вместе с этим образуется многослойность эпителиального пласта. В том случае, когда эпидермис имеет дериваты (железы, волосы), в образовании эпителиального регенерата принимает участие также и их эпителий. Последний может полностью входить в состав регенерата (рис. 29).

Главными особенностями эпителия кожного типа у млекопитающих животных и человека являются более развитые и разнообразные дериваты и весьма мощный источник развития (камбиальность). Несмотря на различную в деталях дифференцировку эпителия желез (протоки, концевые отделы), а также волос (различный уровень эпителия корневого влагалища), он проявляет способность участвовать в эпителизации раневой поверхности. Это показывает, что основным выражением жизнедеятельности эпителиальных клеток, несмотря на их различную специализацию, служит образование кроющей структуры.

Указанные выше модели опытов, проведенные на роговице амфибий, были поставлены В. А. Васильевой на млекопитающих и дали исключительно сходные результаты. При репаративной регенерации эпителиального пласта, если подлежащая соединительная ткань не нарушается, весьма демонстративно выступают поток свободных мигрирующих к краю камбиальных клеток и их последующая дифференцировка. Все мигрирующие клетки проходят стадию краевой клетки, благодаря чему эпителиальный регенерат разрастается по раневой поверхности. До полного перекрытия раны дифференцировка клеток протекает подобным образом.

При аутотрансплантации роговицы в полость тела, как показывают опыты В. А. Васильевой, эпителий разрастается по окружающей соединительной ткани. При этом также наблюдается расчленение эпителия на камбиальные и поддерживающие клетки. Дифференцировка эпителиальных клеток проходит те же основные этапы, что и в роговице, находящейся *in situ*.

Сходно протекает процесс клеточной дифференцировки в эпидермисе при его репаративной регенерации, вызванной в разных областях кожного покрова млекопитающих животных и у человека (Л. И. Смирнова). Этот процесс детально прослежен Л. Г. Будзиловской (1953) в коже наружного слухового прохода животных. Автор установил расчлененность эпидермального пласта на мигрирующие и опорные клетки. Если первые в процессе диффе-

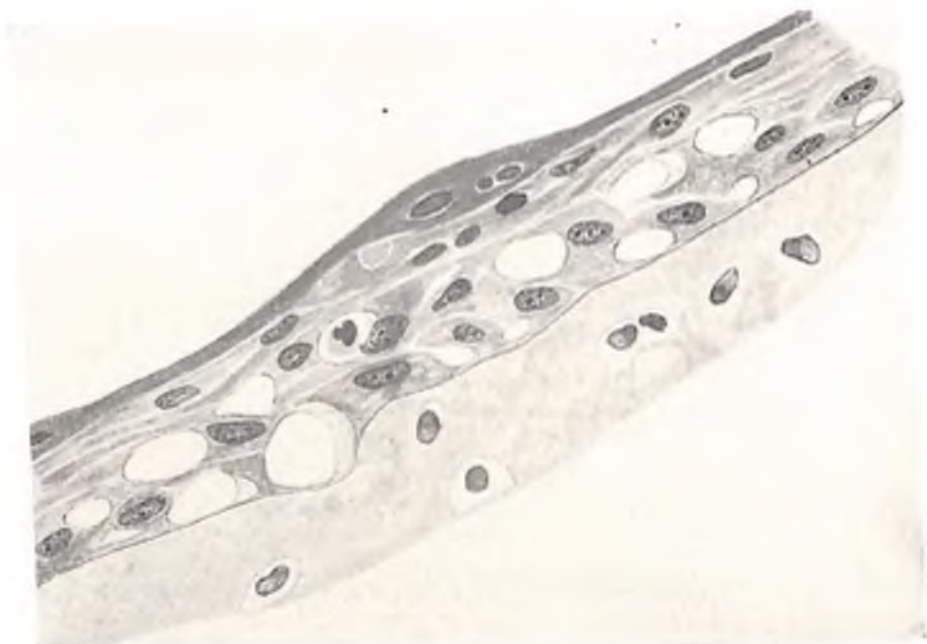


Рис. 28. Изменение среднего участка островка эпидермиса. Пустоты, оставшиеся на месте клеток, мигрировавших в область края. Ж. гем. Ок. 5, об. 90.

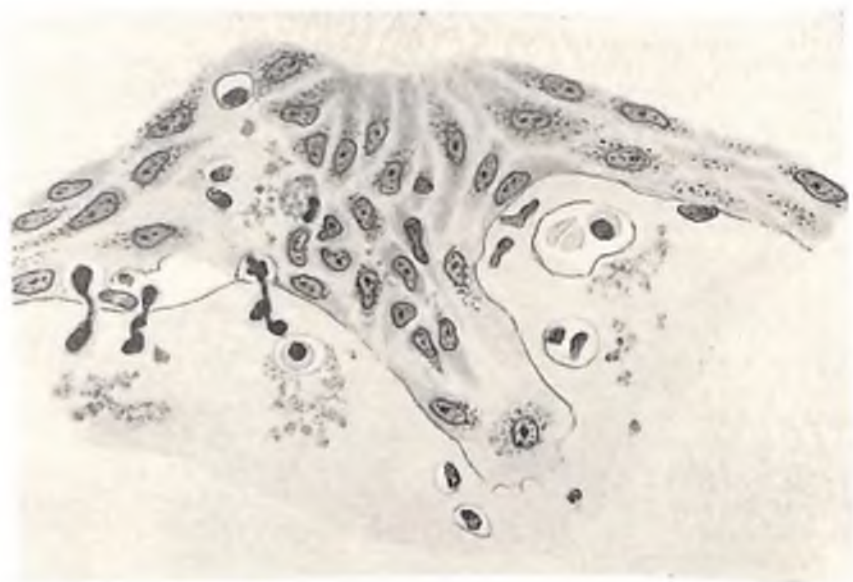


Рис. 29. Регенерат эпидермиса, возникший из эпителия железы. Срок опыта 10 сут. Ж. гем. Ок. 5, об. 8.

ренцировки обуславливают рост и продвижение эпителиального регенерата, то часть вторых в случае необходимости дедифференцируется. В результате они становятся свободными и, мигрируя в сторону края, участвуют также в развитии эпителиального регенерата. Рассматриваемый эпидермис богат дериватами (железы и волосы), эпителий которых также служит источником развития нового эпителия.

Эпидермис кожи туловища человека на месте обильного смазывания настоеккой йода погибает, при этом подлежащая соединительная ткань остается жизнеспособной. В этих условиях, как показали исследования Л. И. Смирновой (1953), эпидермис регенерирует и растет по жизнеспособной соединительной ткани, отделяя от нее отмерший эпителиальный пласт. Наличие неотделившегося от раневой поверхности детрита значительно тормозит рост эпителиального регенерата. Вследствие этого в эпителиальном пласте в соседстве с краем отчетливо выраженные признаки миграции камбиальных клеток отсутствуют.

При значительной травме кожного покрова, например при ожоге, вместе с эпидермисом гибнет и часть дермы. В этих условиях восстановление протекает медленно. Причиной этого является воспалительный процесс соединительной ткани, при этом элементы деструкции тормозят процесс пролиферации. Однако и в этом случае дифференцировка эпителиальных клеток в ходе образования эпителиального регенерата осуществляется по ранее рассмотренному принципу.

Таким образом, в каждом типе эпителия у рассмотренных представителей низших и высших позвоночных животных и человека процесс дифференцировки эпителиальных клеток при репаративной регенерации происходит относительно. Он осуществляется в ходе миграции клеток в область края. В дальнейшем происходит дифференцировка краевой клетки, которая обуславливает возникновение органической связи с соединительной тканью. Она же приводит к образованию многослойного пласта. Этот процесс дифференцировки, протекающей до полной эпителизации раны, сменяется процессом дифференцировки, свойственным физиологической регенерации. Важной стороной дифференцировки клеток является их репродукция. На ранних стадиях дифференцировки клеток происходит митоз, тогда как на поздних — осуществляют-ся амитозы.

Важное место в каждом покрове занимает ткань дермы. У позвоночных животных и человека она представлена сильно развитой волокнистой соединительной тканью, в которой содержание промежуточного вещества на разной глубине колеблется. Основную часть дермы составляет фиброзная соединительная ткань, придающая значительную прочность кожному покрову. Непосредственно связанный с эпителием слой соединительной ткани менее богат промежуточным веществом, но содержит все разнообразие клеточных элементов, свойственных соединитель-



Рис. 30. Базальная мембрана кожи кошки. Пленочный препарат. Окраска по Футу. Ок. 10, об. 90.

ной ткани. На стыке этой ткани с эпителием имеется постоянно существующая базальная, пограничная мембрана (рис. 30). Последняя служит прежде всего прочной механической связью этих двух различных по природе тканей и вместе с этим является структурой, обуславливающей всю сложность обменных реакций между ними. В архитектонике базальной мембраны отражены две различные формы опорных структур, собственные указанные тканям: с одной стороны, находящаяся в цитоплазме эпителиальных клеток система тонофибрилл, с другой — промежуточное, межтканевое вещество соединительной ткани. Поэтому ее происхождение и положение на разделе двух систем тканей отвечает тем сложным взаимоотношениям, которые складываются в ходе гистогенеза в процессе дифференцировок их клеток.

Развитие и строение соединительной ткани достаточно широко изучены как в нормальных физиологических условиях, так и при реактивности в условиях воспаления. Весьма существенный вклад в учение о соединительной ткани внесли работы А. А. Максимова (1927). Позднее данные изучения соединительной ткани, накопленные в отечественной и мировой литературе, получили глубокий анализ в аспекте теории тканевой эволюции А. А. Заварзина. Трактовка этой ткани внутренней среды и ее эволюционная динамика даны в последней его монографии (1946), поэтому нет необходимости на этом останавливаться.

Следует коротко сказать об особенностях дифференцировки клеток, выполняющих защитную функцию, примером которых служат макрофаги, и клеток, выполняющих механическую, опорную функцию, как, например, клетки фибробластического ряда.

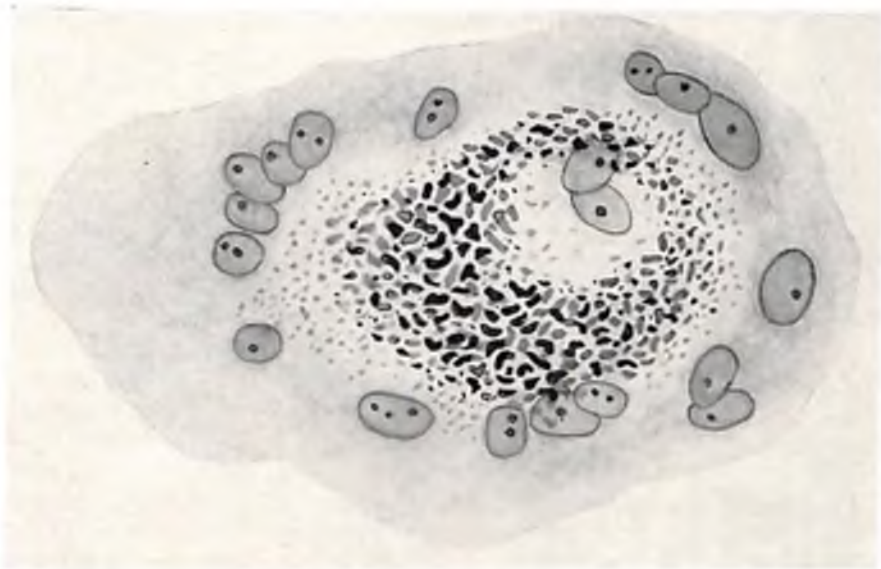


Рис. 31. Многоядерный макрофаг. Гипертрофия пластничатого комплекса. Ок. 10, об. 90.

Согласно общепринятому взгляду, источником развития макрофагов во взрослом организме служат некоторые клетки крови (лимфоциты и моноциты) и клетки соединительной ткани (гистиоциты, ретикулярные и адвентициальные клетки). Для изучения процесса дифференцировки макрофагов К. Б. Ильина (1970) использовала удачную модель опыта. Белым мышам в полость брюшины или под кожу спины в стерильных условиях помещали стеклянные или целлофановые пластинки. На поверхности пластинок оседали клетки крови и свободные клетки соединительной ткани, причем многие из этих клеток погибали. Однако лимфоциты, моноциты и гистиоциты сохраняли жизнеспособность и превращались в макрофаги.

Этот процесс дифференцировки проходит определенные этапы. На раннем этапе макрофаги являются одноядерными. В них значительно увеличивается количество цитоплазмы, при этом она обогащается РНК и является резко базофильной. Количественный показатель ядерно-цитоплазматического отношения существенно уменьшается по сравнению с исходными клетками. Пластинчатый комплекс сильно разрастается. Вторым этапом дифференцировки макрофагов является образование из одноядерного макрофага многоклеточной структуры, которая выступает в форме или многоядерной клетки, или синпласта (рис. 31). Этот переход осуществляется путем многих следующих друг за другом перешнуровываний интенсивно растущей массы ядра без последующей цитотомии. Одновременно с этим увеличивается объем цитоплазмы

и ее органелл, а особенно значительно увеличивается размер пластинчатого комплекса, который является нерасчлененным, общим для всех клеточных территорий, входящих в состав данной многоядерной клетки или симпласта. Многоклеточные макрофагальные структуры могут достигать гигантских размеров и содержать десятки и сотни ядер. Примечательно то, что клеточные территории в них делятся исключительно путем незавершившегося цитотомией амитоза. Митозы встречаются крайне редко и лишь на начальном этапе дифференцировки макрофагов. Данные исследования К. Б. Ильиной показывают, что объединяющим и интегрирующим фактором в многоклеточных макрофагальных системах служит их общая деятельность, связанная с выработкой и выделением протеолитических ферментов. Этим, по-видимому, объясняется и то, что пластинчатый комплекс, активирующий и выделяющий эти ферменты, являются у них общим.

Тот факт, что указанные макрофагальные системы представляют собой многоклеточные структуры, установлен в опытах К. Б. Ильиной с пересадкой их в условия тканевых культур. При этом одна часть этих образований гибнет под влиянием собственных ферментов. Это можно объяснить тем, что в новых условиях изменяется их метаболизм и понижается стойкость к действию собственных ферментов. Другая часть этих образований сохраняет жизнеспособность. Они расчленяются на одноядерные клетки, имеющие фибробластоподобный вид. Указанные опыты являются удобными моделями, позволяющими проследить ход дифференцировки макрофагов. В сущности во всяком воспалительном процессе, вызванном непосредственным воздействием внешних факторов, указанный процесс дифференцировки имеет место, хотя он и не всегда доходит до образования столь значительных по размеру многоклеточных структур.

Иной характер дифференцировки наблюдается при развитии фибробластов в той фазе воспалительного процесса, которую называют пролиферацией. На протяжении ее образуется утраченная структура соединительной ткани. Фибробласты находятся на разных стадиях развития, начиная с малодифференцированной камбиальной клетки, расположенной по ходу капилляров. Ее чаще называют адвентициальной клеткой. Наиболее дифференцированные фибробласты находятся в составе волокнистой соединительной ткани в связи с большим количеством промежуточного вещества. Процесс дифференцировки фибробластов проявляется в образовании различного характера промежуточного вещества. Характер его строения определяется условиями развития. Этот процесс дифференцировки излагается в работах многих авторов. Анализ этих данных в свете теории тканевой эволюции произведен А. А. Заварзинным.

Источником развития клеток фибробластического ряда являются малодифференцированные адвентициальные и ретикулярные клетки. Этот источник является основным. Наряду с этим фи-



Рис. 32. Регенерат собственного вещества роговицы.

1 — кератобласт; 2 — лимфоцит; 3 — различные стадии превращения лимфоцитов в фибробласты; 4 — фибробласт; 5 — нервно волокно. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

бробласты могут возникать и из клеток крови — лимфоцитов. Этот процесс в свое время был прослежен С. П. Алфесовой (1927), позднее наблюдался и другими исследователями. Однако достоверность его оспаривалась некоторыми авторами. Очевидно, было необходимо найти такую модель опыта, которая являлась бы более убедительной. На наш взгляд, такой удобной моделью является репаративная регенерация бессосудистой ткани собственного слоя роговицы. В составе этой ткани находятся лишь фибробласты (кератобласты). Они имеют строго определенную форму и тесно связаны с промежуточным веществом. Повреждение этой ткани в средней части роговицы вызывает миграцию свободных клеток из кровеносных сосудов, лежащих в лимбе. Среди них находят и лимфоциты. Удаётся проследить, с одной стороны, их развитие в макрофаги, осуществляющие фагоцитоз продуктов клеточного распада, и, с другой стороны, дифференцировку части лимфоцитов в кератобласты (рис. 32). Этот процесс выступает весьма отчетливо и протекает на фоне чрезвычайно медленно проявляющегося пролиферативного изменения в системе кератобластов.

Другой, не менее удобной моделью опыта является образование в асептических условиях соединительнотканного регенерата на месте слабо поврежденной части парнетального листка брюшины. На плоскостных препаратах можно видеть осевшие на поверхности раны клеточные элементы, ранее находившиеся в серозной жидкости. Среди этих клеток находятся в значительном числе и лимфоциты. Последние служат источником образования фибробластов (А. А. Максимов, 1947; А. А. Заварзин, 1946). Этот процесс дифференцировки можно проследить только на пленочных препаратах, полученных в различные сроки опытов.

В последнее время установлено, что гематогенный источник дает гистиоциты и не участвует в образовании фибробластов (А. Я. Фриденштейн, 1974). Без достаточных оснований высказывается точка зрения о том, что гистиоциты и макрофаги имеют лишь гематогенное происхождение, тогда как фибробласты происходят только из себе подобных клеток. Для аргументации этой точки зрения приводятся весьма противоречивые положения. А. Я. Фриденштейн признает идентичность генома всех соматических клеток и тем самым возможность их взаимного превращения. Вместе с тем он пытается показать разные источники развития гистиоцитов и фибробластов, отрицая тем самым общий источник развития клеток в составе соединительной ткани. Утверждая, что все клетки соединительной ткани составляют одну общую популяцию клеток, он в то же время говорит о разных источниках их развития. Подобная попытка ревизии существующих взглядов на развитие соединительной ткани в сущности игнорирует огромный фактический материал, характеризующий гистогенез соединительной ткани как системы, имеющей общую детерминацию.

Ткани переднего отдела пищеварительного тракта

В комплексе тканевых структур, возникших в процессе кефализации, эпителиальная выстилка переднего отдела пищеварительного тракта является наиболее древней (см. рис. 14). Она была обнаружена в эволюции животных еще задолго до начала формирования головного конца тела. Впервые ее появление отмечено у кишечнополостных животных, у которых она выступает как ткань эктодермальной природы, переходящая в эпителий энтодермального кишечника. У сколецид (турбеллярии, немуртины) эта тканевая структура в связи с развитием головного конца тела значительно усложняется, причем дифференцировка ее клеток идет в различных направлениях. Важным направлением дифференцировки служит образование железистых и механических структур, осуществляющих захват и предварительную обработку пищевых материалов. Еще более разнообразной становится дифференцировка клеток названного эпителия у представителей аннелид и других типов животных.

В кратком очерке нет возможности подробно разобрать особенности дифференцировки клеток в многочисленных производных выстилки переднего отдела кишечника у животных всех типов. Ниже будут изложены лишь некоторые основные направ-

ления ее развития, определяющие кроющую и секреторную деятельность у позвоночных животных и человека. Прежде всего необходимо коснуться происхождения этой выстилки у позвоночных животных. До настоящего времени в сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии бытует мнение, что значительная часть выстилки переднего отдела пищеварительного тракта, находящаяся за глоточной мембраной, имеет энтодермальное происхождение. И только выстилка ротовой бухты, находящаяся снаружи от мембраны, считается структурой эктодермальной природы.

Подобное утверждение опирается исключительно на то, что глоточная мембрана принимается за пограничную структуру, лежащую на разделе производных энто- и эктодермы.

Данные эволюционной гистологии показывают, что эпителий глотки и пищевода, так же как и полости рта, имеет кожный тип строения. В соответствии с этим данные экспериментальной эмбриологии отрицают энтодермальную природу указанной выстилки и убедительно показывают, что источником ее развития является зачаток прехордальной пластинки. Однако происхождение этого зачатка в филогенезе остается невыясненным. Логично допустить, что развитие материала этого зачатка в ходе органической эволюции выступает как непрерывно усложняющийся постоянный ингредиент формирующегося головного конца тела животного. У позвоночных, являющихся вторичноротыми, развитие материала этого зачатка находится на наиболее высоком уровне. Поскольку рот возникает вторично, путем разрыва на противоположном от бластопора конце тела, постольку головной конец тела, а вместе с этим и передний отдел пищеварительного тракта формируются на месте этого разрыва. В соответствии с этим в ходе неравномерного развития презумптивных зачатков материал прехордальной пластинки оказывается на своем окончательном месте в составе осевого комплекса зачатков. Он находится в непосредственной связи с зачатком кишечной энтодермы и лишен прямого перехода в зачаток кожной эктодермы. Таким образом, наличие кожного типа эпителия в глотке и пищеводе находит себе определенное объяснение.

Развитие эпителия переднего отдела пищеварительного тракта и связанных с ним желез у позвоночных животных в нормальных и экспериментальных условиях изучалось многими исследователями (Ф. Г. Искра, 1938; М. А. Величко, 1939; Н. А. Шевченко, 1941; З. М. Мякина, 1949; Е. Ш. Герловин, 1951, 1961; Ю. П. Семченко, 1971; З. С. Хлыстова, А. Н. Бажанов, 1971; Г. Я. Графова, 1975, и др.). Полученные данные показывают, что названный эпителий по своим морфологическим признакам наиболее близок к эпидермису. В ряде случаев он способен к ороговению. Производный этой выстилки эпителий желез в условиях репаративной регенерации дает многослойный регенерат, свойственный всем разновидностям кожного типа эпителия.

Наиболее полные сведения о клеточной дифференцировке удается получить при рассмотрении образования эпителиального регенерата на месте механического повреждения эпителиального пласта. Такого рода данные имеются в работах Е. Ш. Герловина. Им исследовались как нормальное строение, так и репаративная регенерация эпителия слизистой оболочки рта и эпителия пищевода у представителей разных классов позвоночных (речная минога, вьюн, черепаха, кура и белая крыса). При сопоставлении нормального эпителия у перечисленных животных выявился один общий существенный признак дифференцировки его клеток — образование кроющих и секреторных клеток. Отмечается также постепенная концентрация секреторных клеток в пласте, что завершается образованием внеэпителиального пласта, но в непосредственной связи с ним крупных слюнных желез. В эпителии слизистой оболочки миноги секреторные клетки располагаются мозаично и более или менее равномерно. Они резко отличаются от кроющих, которые также в определенной степени могут проявлять секреторную деятельность. Поэтому по потенции весь эпителий можно считать секреторным. В слизистой оболочке пищевода от эпителиального пласта крипты, образованные целиком из секреторных клеток. Это свидетельствует о том, что в отдельных участках эпителия пищевода наблюдается интенсификация секреторной деятельности, что и выражается в образовании секреторных крипт. Более резко разделяются процессы дифференцировки кроющих и секреторных клеток в эпителии рыб. Здесь кроющие клетки сколько-нибудь заметной секреторной деятельности не проявляют. Секреторной функцией в пласте обладают лишь бокаловидные клетки.

Наши исследования эпителия переднего отдела кишечника у лягушки показывают, что концентрация железистых элементов у них выражена в сравнении с рыбами более резко. Это проявляется в развитии внеэпителиальных желез.

Кроющие клетки в составе рассматриваемого эпителия некоторых позвоночных проявляют способность к ороговению, в результате чего он может в отдельных участках образовывать рог (кура) или давать на значительном протяжении роговой слой (белая крыса).

Данные Е. Ш. Герловина (1951) показывают, что многослойный эпителий слизистой оболочки полости рта и пищевода у кур полностью утрачивает в своем составе секреторные клетки. Дифференцировка его клеток связана исключительно с образованием кроющей структуры, способной к ороговению. Секреторные элементы находятся лишь в составе внеэпителиальных желез, связанных с пластом своими протоками.

Наиболее высокая степень расчлененности в дифференцировке кроющих и секреторных клеток наблюдается в эпителии млекопитающих животных и человека. Поверхностный пласт эпителия достигает значительной толщины и представлен исключительно

кроющими клетками. Железистый аппарат находится только во внеэпителиальных железах, при этом у них впервые наблюдается развитие больших слюнных желез.

Представленные выше сведения о характере дифференцировки клеток эпителия в нормальных физиологических условиях еще не раскрывают полностью имеющиеся у них потенции к развитию. Более широко эта потенция выявляется при реактивности ткани в условиях репаративной регенерации. Е. Ш. Герлович, исследовавший регенерацию эпителия слизистой оболочки полости рта и пищевода многи и вьюна на месте механического повреждения, установил большую способность его к восстановлению. В начале процесса клетки дифференцируются в кроющие элементы, поэтому регенерат лишен секреторных клеток. В зависимости от глубины повреждения слизистой оболочки, в частности от степени повреждения ее соединительной ткани и величины травмированного участка, строение эпителиального регенерата и скорость эпителизации раны различны. Строение регенерата может быть однослойным и многослойным. В первом случае соединительная ткань повреждается весьма незначительно и эпителизация осуществляется быстро. Многослойный регенерат образуется при значительном повреждении соединительной ткани, при этом перекрытие эпителием раны происходит медленно. Дифференцировка секреторных клеток в составе регенерата происходит позднее. Репродукция клеток в первое время развития регенерата осуществляется путем amitоза. На поздних стадиях в эпителиальном регенерате наблюдаются митозы.

У амфибий (травяная лягушка) регенерация рассматриваемого эпителия, как показывают наши исследования, происходит в общих чертах сходно. Вместе с этим имеются и некоторые отличия. В наших опытах, когда на некотором протяжении слизистой оболочки пищевода механическим путем удаляли только эпителий (не повреждая соединительную ткань), отмечено быстрое его разрастание по раневой поверхности. Новообразованный эпителий на значительном протяжении от края имел однослойное строение, далее от края он становился многослойным. В других опытах, в которых одновременно с эпителием повреждали на некоторую глубину подлежащую соединительную ткань, рост эпителия осуществлялся медленно, причем в области края он был многослойным.

Приведенные на рис. 33 три различных участка одного эпителиального регенерата характеризуют дифференцировку клеток в первой группе опытов. Однослойный эпителий образуется на краю регенерата и на некотором протяжении соседнего с ним участка. Он представлен одним рядом плоских клеток. Далее от края он становится двухслойным. Совсем далеко от края эпителиальный регенерат имеет наибольшую толщину, он образован несколькими слоями клеток. Превращение однослойного пласта в многослойный происходит таким образом, что под однослойный эпителий подрастает генерация мигрирующих клеток, которые составляют базальный слой. Деление этих клеток приводит к образованию средних слоев в эпителиальном пласте. В подобных

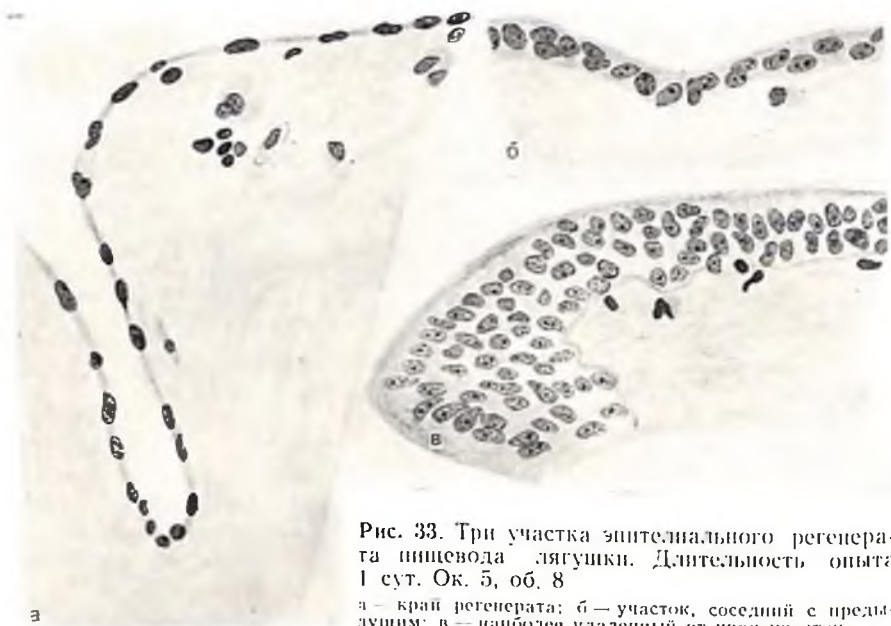


Рис. 33. Три участка эпителиального регенерата пищевода лягушки. Длительность опыта 1 сут. Ок. 5, об. 8

а — край регенерата; б — участок, соседний с предыдущим; в — наиболее удаленный от края участок.

опытах удастся проследить динамику роста эпителиального регенерата и дифференцировку его клеток. Эти жизненные проявления осуществляются в принципе сходно с тем, что наблюдается в процессе развития эпителиального регенерата в роговице и коже. Отличием является лишь то, что в эпителии пищевода край регенерата может быть на значительном протяжении однослойным. По-видимому, подобная картина строения эпителия не только связана с особенностями эпителия, но и определяется иными условиями в пищеводе, в которых формируется регенерат.

Далее, представляет интерес выявить потенцию к росту специализированного (секреторного) эпителия, образующего концевые отделы железы. В нормальных физиологических условиях все клетки своими основаниями находятся в связи с базальной мембраной и многие имеют признаки секреторной деятельности. В тех опытах, в которых на значительном протяжении механическим путем удаляли эпителиальный пласт, оставляя неповрежденной подлежащую соединительную ткань, создавались оптимальные условия для быстрой эпителизации раневой поверхности. Если в сфере раны находились железы, то их эпителий принимал участие в образовании регенерата. Вначале в этом процессе проявлял себя эпителий протоков. Вслед за этим в процесс включался секреторный эпителий концевых отделов. Происходящие изменения в эпителии железы в принципе сходны с изменениями, наблюдаемыми в наружном поверхностном пласте. В нем выявляются опорно-секреторные клетки, сохраняющие целостность пласта, и клетки дедифференцирующиеся, вычлениющиеся в составе пласта и мигрирующие в сторону образующегося на по-

верхности раны эпителиального регенерата. Фактором, побудившим подобные изменения, является, бесспорно, непосредственное действие внешней среды. Он мог проявиться лишь в отсутствие поверхностного эпителия. Реактивные изменения эпителия желез есть ответная реакция на действие указанного фактора. Она выражается в дифференцировке секреторных клеток в ином направлении, чем им свойственно обычно. В результате образуются клетки кроющей структуры, эпителизирующей раневую поверхность. Подобное превращение секреторного эпителия характеризует первый период его реактивного состояния. Общий вид эпителия концевых отделов желез в этот период весьма примечателен. Эпителий утратил из своего состава клетки, мигрировавшие в эпителиальный регенерат. Их число соответствует числу оставшихся клеток, так как они с ними чередуются. На их месте в эпителиальном пласте еще сохранились светлые пространства неопределенного очертания и различного размера.

Оставшиеся в пласте секреторные клетки являются вместе с этим и опорными, поддерживающими целостность пласта (рис. 34). Их форма после вычленения и миграции ранее связанных с ними клеток несколько изменяется. Они имеют расширенные основания, лежащие на базальной мембране, и в меньшей степени расширенные апикальные части, смыкающиеся друг с другом и ограничивающие просвет железы. По-видимому, во многих местах смыкание апикальных частей оставшихся клеток произошло вторично, а кое-где апикальные части клеток при обособлении отторгались. Во всяком случае подобная структура эпителия желез является временной, скоропреходящей. Позднее оставшиеся клетки становятся более низкими и широкими. Они также постепенно в определенном порядке мигрируют и участвуют в образовании эпителиального регенерата. На месте концевых отделов остаются пространства, ограниченные клетками окружающей соединительной ткани (рис. 35). Таким образом, эпителий железы, несмотря на свою специализацию, в определенных условиях дедифференцируется и проявляет основную кроющую функцию. После полной эпителизации раны новообразованный эпителий служит источником развития новых желез. При их образовании могут быть использованы сохранившиеся в соединительной ткани ложи ранее существовавших желез.

Что касается регенерации эпителия слизистой оболочки ротовой полости и пищевода у высших позвоночных, то, по данным Е. Ш. Герловина, она имеет существенные отличия в сравнении с только что рассмотренным процессом. Однако эти особенности не имеют принципиального характера. Дифференцировка всех эпителиальных клеток, несмотря на их различную специализацию, направлена при развитии регенератов на образование прежде всего кроющей структуры. Отличием является то, что не все секреторные клетки эпителия желез способны давать кроющие клетки. Некоторые, наиболее дифференцированные из них на



Рис. 34. Эпителий концевых отделов железы пищевода лягушки после вычлечения промежуточных клеток и их миграции в сторону регенерата. Оставшиеся клетки временно сохраняют целостность эпителиального пласта. Ж. гем. Ок. 8, об. нмм.

действие внешних факторов отвечают чрезвычайно интенсивной секреторной деятельностью, что приводит их к гибели. Другие секреторные клетки, менее дифференцированные, участвуют в образовании регенерата, причем они сохраняют способность к секреции. Поэтому, находясь в составе эпителиального регенерата и выполняя кроющую функцию, эти клетки одновременно обнаруживают и признаки секреции. Подобное поведение железистого эпителия наблюдается у всех рассмотренных представителей высших позвоночных и отличается лишь в количественном отношении. Оно выражает более глубокую дифференцировку секре-

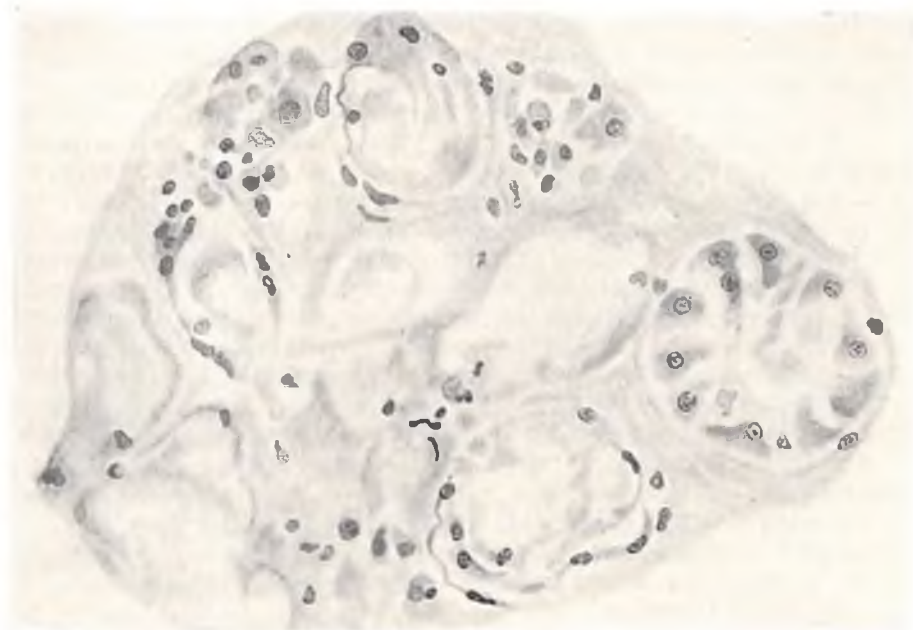


Рис. 35. Концевые отделы желез после полной миграции клеток в развивающийся эпителиальный регенерат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

торных клеток. Вследствие этого некоторая часть их теряет возможность дифференцироваться и участвовать в образовании эпителиального регенерата.

Данные изучения развития указанного выше эпителия в эмбриогенезе человека, а также сопоставление их с результатами исследования эпителия кожи и эпителия кишечного типа нашли отражение в монографии коллектива авторов (А. Н. Бажанов, Е. П. Володина, П. В. Дунаев, Ю. П. Семченко, З. С. Хлыстова и др.) под общей редакцией З. С. Хлыстовой (1971). В ней рассматриваются морфологические и гистохимические изменения, наблюдаемые в развивающемся эпителии органов головной кишки и, в частности, слизистой оболочки глотки и пищевода. Исходным зачатком является однослойная выстилка. В дальнейшем в ее клетках появляются гликоген и РНК, а эпителий в глотке и пищеводе приобретает признаки многоядного мерцательного эпителия. Позднее наблюдается неравномерное расположение в разных участках пласта кислых и нейтральных мукополисахаридов. Этот признак авторы связывают с дифференциацией выстилки соответственно принадлежности ее к разным органам. Реснички и многоядность расположения ядер сохраняются лишь в развивающемся эпителии слизистой оболочки дыхательных путей. В глотке, а затем и в пищеводе он становится многослойным.

При возникновении многослойного эпителия исчезает гликоген и появляются мукополисахариды. Последние в среднем ряду пласта располагаются в периферической части и способствуют обмену веществ между клетками. В процессе гистогенеза имеется определенная зависимость между накоплением и распределением гликогена, мукополисахаридов и РНК, с одной стороны, и морфологическими изменениями — с другой.

В целях выяснения потенции к развитию рассматриваемого эпителия и его особенностей, отличающих его от эпителия кожи и эпителия среднего отдела пищеварительного тракта, в названной выше монографии излагаются результаты опытов, поставленных по методу Ф. М. Лазаренко. В этих условиях указанный эпителий проявляет в процессе роста полиморфизм от плоского, кубического до многорядного и многослойного. Гистохимические изменения, наблюдаемые в процессе гистогенеза, имеют место и в условиях эксперимента. По мнению авторов, указанные особенности отличают разные типы эпителия. На основании этого они считают, что зачаток прехордальной пластинки, из которого образуется эпителий переднего отдела пищеварительного тракта, по своей природе отличается от зачатков кожной эктодермы и кишечной энтодермы.

Соматическая мышечная ткань

В данном разделе будут рассмотрены особенности клеточной дифференцировки соматической мышечной ткани. К ней мы относим ту элементарную, жизненно важную, сократимую тканевую систему, которая во взаимозависимости с другими жизненно важными тканевыми системами (пограничной, внутренней среды, нервной) обуславливает в ходе эволюции органическую целостность животного и его взаимодействие со средой (А. А. Заварзин, 1941). Как известно, способность к сокращению проявляют также и клетки других систем тканей. Так, в системе пограничных тканей некоторые разновидности кожного типа эпителия имеют миепителиальные элементы, которые развиваются из общего источника вместе с другими эпителиальными клетками, а при реактивности дают кроющие эпителиальные элементы. Разновидностью, которой свойственна сократительная способность, является гладкая мышечная ткань. Ее клетки, помимо сокращения, проявляют свойства фибробластов, так как развиваются из общего с ними источника и в ходе своего развития образуют межклеточные структуры (аморфное вещество, коллагеновые и эластические волокна). В системе нервной ткани имеется специализированная разновидность глии, способная к сокращению. Ею являются миевральные образования радужины. Все названные структуры, способные к сокращению, в составе других систем тканей не могут быть отнесены к рассматриваемой системе мышечных тканей, так как по своей

природе и потенции они различны. Способность этих структур к сокращению служит проявлением специализации, которая при дедифференцировке ими утрачивается. В ходе дальнейшего их развития выявляются основные признаки, характеризующие их истинную тканевую принадлежность.

Происхождение соматической мышечной ткани относится к малонизученным вопросам эволюционной гистологии. Весьма вероятно, что она возникла одновременно и в органической связи с нервной системой. Обе системы тканей (мышечная и нервная) и их функции (сокращение и возбудимость) являются неразрывными, так как сокращение мускулатуры есть реакция на раздражение, воспринимаемое нервной системой.

Современный животный мир не дает примеров начального этапа развития этих двух систем. Поэтому по данному вопросу высказываются лишь теоретические соображения, основанные отчасти на данных строения и развития этих структур у наиболее примитивных ныне существующих организмов, отчасти (и в большей степени) на догадках и предположениях. Исходя из единства этих двух систем у ныне существующих животных, следует полагать, что и первое возникновение их у многоклеточных организмов, существовавших на заре их эволюции, произошло в тесной взаимной связи. В тот период клеточное строение этих примитивных организмов имело уже характер тканей, причем ткань первичной кожи, находясь в прямом постоянном контакте с внешней средой, проявляла разнообразные адаптивные реакции, к числу которых относились осуществляемые в весьма примитивной форме функции сокращения и возбудимости. На дальнейшем этапе эволюции обе функции стали концентрироваться и связываться с деятельностью не всех, а относительно немногих клеток первичной кожи. Это привело к дифференцировке ткани, в составе которой выявились новые, особые, не встречающиеся функции возбудимости и сокращения.

Существуют две теории, объясняющие возникновение мышечных и нервных клеток. Согласно одной, высказанной О. Hertwig и R. Hertwig (1880), свойства мышечных и нервных элементов не сочетаются в одной клетке, а принадлежат двум различным клеткам. Одни клетки возникают только как мышечные (их пример авторы видели у кишечнополостных в форме миеоэпителиальных элементов), другие являются только нервными (их прообраз они видели у тех же животных в чувствительной нервной клетке, лежащей в основе эпителия кожи). Между этими различно дифференцированными мышечными и нервными клетками устанавливается связь, вследствие чего образуется первичный мышечно-нервный аппарат.

Другая теория принадлежит Kleinenberg (1872). Основываясь на тех же по существу фактах, он высказывал принципиальную теорию. По его мнению, свойства мышечной и нервной клеток на начальном этапе их развития сочетались в одной клетке, подобной миеоэпителиальной клетке современных кишечнополостных. В этом гипотетическом нервно-мышечном элементе ядро-содержащая часть, лежащая в эпителии, выполняла роль нервного возбудимого звена, тогда как остальная часть этого элемента являлась мышечным, эффекторным звеном. Теория Кляйненберга в наибольшей степени отвечает тем отношениям, которые имеются между нервной и мышечной системой

у ныне живущих организмов. Однако эта теория, так же как и теория Гертвигов, не имеет подтверждающих фактов. Поэтому наиболее ранний период развития как нервной, так и мышечной систем остается пока в области гипотетических умозаключений.

Нервная система у ныне существующих кишечнополостных значительно более сложная, чем она представлялась в то время авторам обеих теорий. В то же время мышечная система представлена наиболее примитивными мнгоэпителиальными клетками, которые приближаются к гипотетической нервно-мышечной клетке, когда-то существовавшей, согласно теории Кляйнеберга. Получается значительное несоответствие в развитии этих двух взаимосвязанных структур — нервной и мышечной — у современных кишечнополостных.

Изложение особенностей клеточной дифференцировки соматической мышечной ткани начнем с рассмотрения ее у кишечнополостных. Представителями последних являются пресноводная гидра (*Pelmato-hydra*) и две гидроидные медузы (*Tiaropsis multicirrata*, *Aglantha digitale*). Эти животные обладают различного строения соматической мускулатурой — от наиболее примитивной до самой сложной. Мускулатура гидры исследовалась рядом авторов (Schneider, 1890; И. Г. Роскин, 1918, и др.) на гистологических срезах. Ее образуют мнгоэпителиальные клетки, лежащие в эпителии кишки и кожи. Согласно существующим описаниям, ядродержащие части клеток лежат в эпителии и поэтому выполняют роль кроющих эпителиальных клеток. Сократимые ее части находятся непосредственно под эпителием. Однако рассмотреть в деталях межклеточные отношения на срезах не удастся. Поэтому имеющееся в литературе описание не отражает его в полной мере. Сказанное относится прежде всего к связи между истинно эпителиальными и эпителиально-мышечными клетками. Более детально проследить эту связь удастся лишь на пленочных препаратах. Метод их приготовления нами был впервые использован при изучении данного объекта. Полученные результаты показывают, что мнгоэпителиальные элементы гидры не входят в состав эпителиального пласта, а находятся под ним, примыкая к базальной поверхности эпителия. Эти элементы гидры представляются уже не настолько примитивными, как это описывается в литературе. Их было бы правильнее называть мышечными, а не эпителиально-мышечными клетками. Выражением примитивности в клеточном развитии гидры является то, что у взрослой особи источник образования дифференцированных клеток разных тканей общий — это интерстициальные клетки.

Более сложной является мускулатура у *Tiaropsis multicirrata*. Этот представитель гидроидных медуз имеет сильно уплощенный колокол, по краю которого отходит большое число тонких щупалец. Мускулатура находится в стенке колокола и распределена неравномерно. Имеются две ее разновидности. Одна представлена истинно эпителиально-мышечными клетками, идущими радиально и связанными непосредственно с эпителием наружной поверхности колокола. Другая разновидность образует самостоятельный циркулярный слой мышечных клеток. Он лежит у края

колокола и простирается на некотором протяжении по направлению к центру. Общую картину строения мускулатуры показывает приведенный на рис. 36 плоскостной препарат, представляющий наружный участок стенки колокола, взятый недалеко от края. Основным фоном является эпителий наружной поверхности колокола. С ним в тесной связи находятся эпителиально-мышечные клетки, все волокна которых расположены радиально. Со стороны мезоглии к ним примыкает рыхлый слой циркулярной мускулатуры. Величина ее клеток по сравнению с эпителиально-мышечными более значительна; они имеют вид неправильных веретен, разделенных на концах. Обе указанные разновидности функционально связаны между собой и обеспечивают все двигательные акты у данного животного.

Примечательно то, что эпителиально-мышечные клетки в эпителии наружного слоя располагаются неравномерно, причем степень их развития различна. В центре колокола они отсутствуют. Далее, по направлению к краю, в цитоплазме отдельных эпителиальных клеток появляются незначительного размера мышечные волокна; с приближением к краю размер этих волокон увеличивается. Вместе с тем ядродержащая часть их несколько отличается от остальных эпителиальных клеток, лишенных мышечных волокон. У края колокола мышечные волокна достигают наибольшего размера (рис. 37). Их ядродержащая часть наиболее резко отличается от окружающих клеток, лишенных мышечного волокна. По-видимому, отдельные эпителиально-мышечные клетки подобного уровня дифференцировки могут вычлениваться из состава эпителиального пласта.

Циркулярная мускулатура находится в мезоглии в виде полосы, идущей вдоль края колокола (рис. 38). Ее клетки по сравнению с эпителиально-мышечными являются более дифференцированными. Это подтверждается их обособленностью от эпителия и более крупными размерами. Вместе с этим форма их неправильная. Кое-где мышечные клетки утолщаются; в некоторых клетках это связано с положением ядра. Форма и размер ядер сходны с аналогичными параметрами ядер эпителиально-мышечных клеток, лежащих в крае колокола. Все сказанное позволяет предполагать, что в крае происходит переход одного вида мускулатуры в другой. Очевидно, радиальную и циркулярную мускулатуру правильнее рассматривать не как разные виды, а как разные уровни дифференцировки мышечных клеток. Таким образом, все отмеченные мышечные элементы представляют единую общую генерацию мышечной ткани, в которой клетки находятся на разных уровнях дифференцировки.

Наиболее сложная мускулатура имеется у широко распространенного в Арктике представителя гидромедуз — *Aglantha digitale*. Мускулатура у этого животного располагается под эпителием циркулярно в виде общего пласта. Он прерывается лишь на месте прохождения радиальных каналов. Здесь он связывается

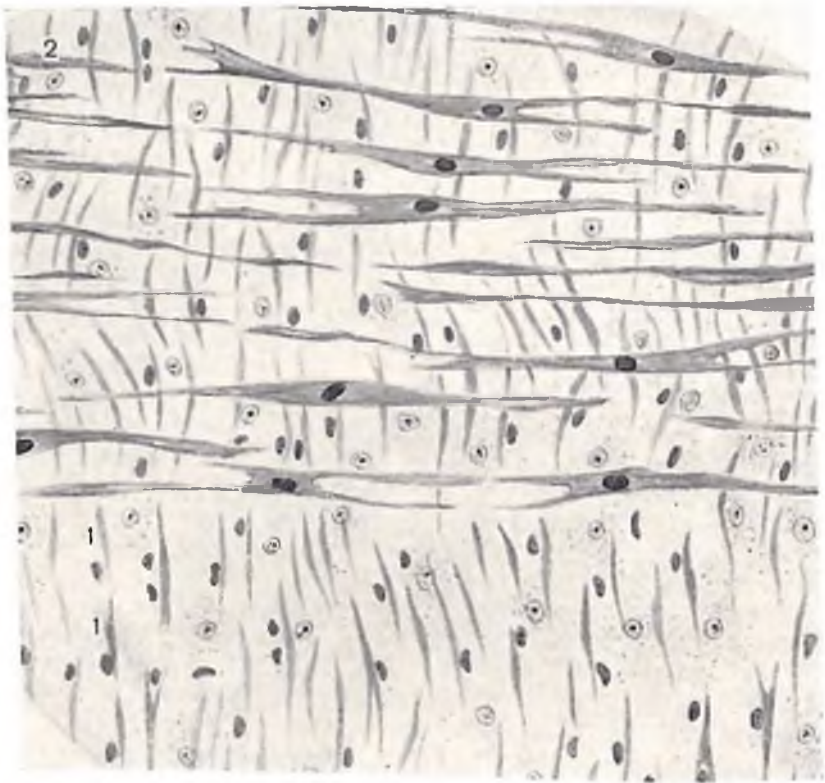


Рис. 36. Кожа *Tiaropsis multicirrata* с базальной стороны вместе с прилегающей циркулярной мускулатурой. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 6.
1 — эпителиально-мышечные клетки; 2 — циркулярно лежащие мышечные клетки.

с фибриллярной структурой более уплотненной мезоглии, окружающей канал. Мускулатура имеет характер симпласта. В состав последнего входят балки различной толщины, идущие в циркулярном направлении. По ходу они разделяются и снова соединяются, образуя новые балки. В целом мышечный слой напоминает сильно вытянутую в одном направлении сеть, просветы петель в которой представлены узкими щелями (рис. 39). Каждая из балок, представляющая собой часть общего симпласта, образована цитоплазмой и лежащими в ней в большом количестве миофибриллами. Ядросодержащая часть симпласта является поверхностной и обращена в сторону эпителия. Ядра имеют значительный размер и неправильноовальную форму, они вытянуты вдоль балок симпластов. Миофибриллы, расположенные параллельно, образованы из чередующихся между собой светлых и темных дисков. Однотипные диски во всех миофибриллах лежат на одном уровне поперечного сечения балки, вследствие чего все балки имеют резко выраженную поперечную исчерчен-

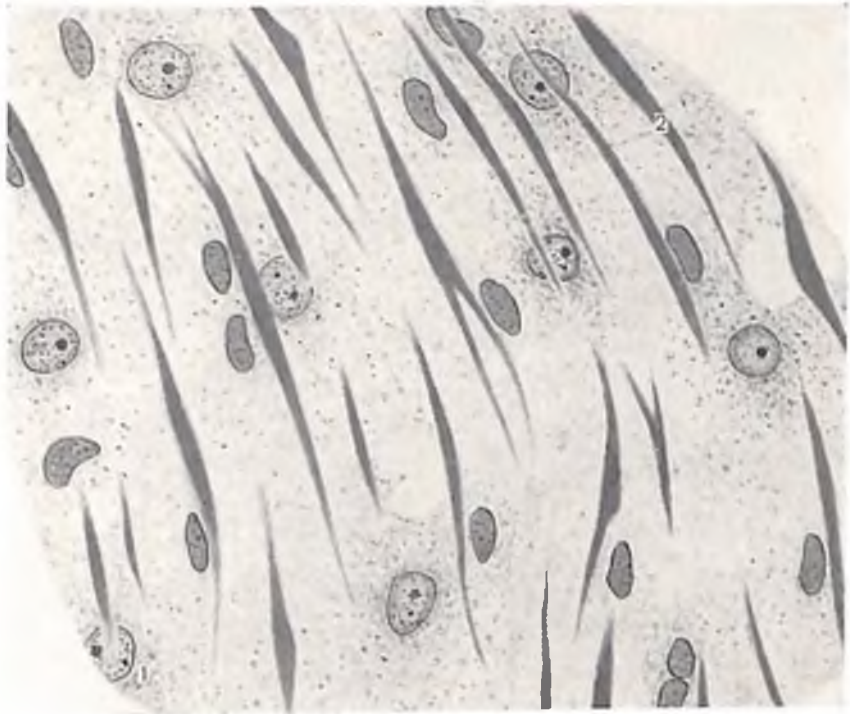


Рис. 37. Кожа *Tiaropsis multieirrata* с базальной стороны ближе к краю колокола. Ок. 8, об. нмм.

1 — эпителиальная, кроющая клетка; 2 — эпителиально-мышечная клетка.

ность, подобно скелетной мускулатуре более высокоорганизованных животных, например насекомых или даже позвоночных животных. Снаружи симпласта мезоглия образует более плотную фибриллярную структуру, напоминающую сарколемму.

Приведенные выше данные о строении мускулатуры различных представителей кишечнополостных показывают, что у животных этого типа мускулатура тела может иметь различную сложность строения. Здесь можно видеть возникновение мускулатуры из эпителиального пласта, т. е. начальный этап, где она представлена мноэпителиальными клетками. Далее, удастся наблюдать различные стадии развития мускулатуры тела, когда она становится независимой от эпителиального пласта. Наиболее высокой ступенью развития является симпластическая поперечнополосатая мускулатура, образующая мощный пласт, лежащий под эпителием в связи с мезоглией. Подобный ряд форм соматической мышечной ткани с различно дифференцированными клетками наблюдается и у представителей других типов животных



Рис 38. Циркулярная мускулатура *Tiaropsis multicirrata* по краю колокола. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.
1 — клетки эпителия; 2 — мышечные клетки.

с той лишь разницей, что у них отсутствуют некоторые формы указанного ряда, преимущественно начальные. Это является убедительной иллюстрацией достоверности сформулированного А. А. Заварзиным закона параллельных рядов тканевой эволюции: «Те же самые причины, которые приводят к увеличению числа видов, к их многообразию и совершенной приспособленности, обуславливают и сходное, конвергентное, развитие тканей, и притом в рамках основных четырех тканевых систем»¹. Этот закон, отображающий общее направление тканевой эволюции, не затрагивает особенностей клеточной дифференцировки, приводящей в ходе филогенеза к возникновению новых разновидностей тканей, которые выходят за пределы данной тканевой системы. Пример подобной клеточной дифференцировки будет представлен несколько ниже при рассмотрении различия муску-

¹ Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы.— В кн.: Избранные труды. Т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950, с. 16.



Рис. 39. Поперечнополосатая мускулатура *Aglantha digitale*.

1 — балки саркомера; 2 — ядро мышечного саркомера. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. нм. 100.

латуры у других, более высокоорганизованных первичнополостных животных.

Резюмируя сказанное о клеточной дифференцировке мускулатуры кишечнополостных, необходимо отметить следующие ее формы.

Во-первых, во взрослом организме (*Tiaropsis multicirrata*) имеет место такое направление в дифференцировке клеток кожного покрова, которое приводит к образованию обособленных мышечных клеток, независимых от кроющих клеток эпителия. Это позволяет считать эпителий кожного покрова матриксом, имеющим широкую потенцию к развитию, выходящую за пределы одной тканевой системы. Очевидно, подобную клеточную дифференцировку мышц следует рассматривать как наиболее примитивную. Во-вторых, существует более высокая форма, когда диф-

ференцировка мышечных клеток во взрослом организме (пресноводная гидра) происходит из источника развития, общего с остальными системами тканей. Этой камбиальностью служат интерстициальные клетки. В-третьих, высшей формой дифференцировки мышечных клеток является образование поперечнополосатой мышечной ткани (*Aglantha digitale*). Эта структура симпластическая, отражающая наиболее глубокую интеграцию клеточных элементов. Интегрирующим фактором является их общий сократимый аппарат — поперечнополосатые миофибриллы, обуславливающие наиболее интенсивную и длительную мышечную деятельность. Однако остаются пока не выясненными источник ее развития и характер клеточной дифференцировки.

Наблюдаемый у кишечнополостных животных ряд различных морфологических форм мускулатуры — от самой примитивной до наиболее сложной — позволяет признать ее исключительную потенцию к развитию. По-видимому, в ходе органической эволюции у предка, давшего начало развитию сколецид, развитие соматической мускулатуры сыграло существенную роль в общем морфогенезе, особенно в процессе кефализации. Еще у ктенофор наблюдается концентрация мускулатуры вокруг рта и в стенке глотки, что способствует захватыванию пищи. В связи с дальнейшим развитием этой функции у сколецид наблюдается дифференцировка мускулатуры в области головы и, в частности, в связи с образованием такого важного органа у немертин, каким является хобот. В последнем при наличии влагалища и при сокращении его мышечной стенки возникает явление ригидности, механического напряжения, вследствие чего хобот выбрасывается и захватывает пищу; последняя прилипает к его поверхности, покрытой липким секретом. В процессе клеточной дифференцировки мышц стенки влагалища в ходе эволюции сколецид появляется эпителиальная выстилка полости влагалища немертин. Об этом подробно сказано ниже в разделе, посвященном тканям целома.

У аннелид дифференцировка клеток соматической мускулатуры менее разнообразна. Здесь отсутствуют как начальные, простые, так и более сложные поперечнополосатые мышцы. Источником развития мышечных волокон в начальном онтогенезе служит мезодерма, а во взрослом организме — малодифференцированные клетки мезодермальной природы — необласты (рис. 40). Последние Weitzmann (1927) называет также регенераторными клетками, так как, по его мнению, они возникают в раздраженных участках мускулатуры. А. А. Заварзин называл эти клетки миообластами. Он наблюдал у дождевого червя их отделение от мышечных волокон. Пользуясь методом срезов, он не мог наблюдать необласты в нормальных физиологических условиях. Полностью отрицая их наличие, А. А. Заварзин трактовал развитие мышечных волокон только из миообластов, высвободившихся из ранее существовавших мышечных волокон. Он

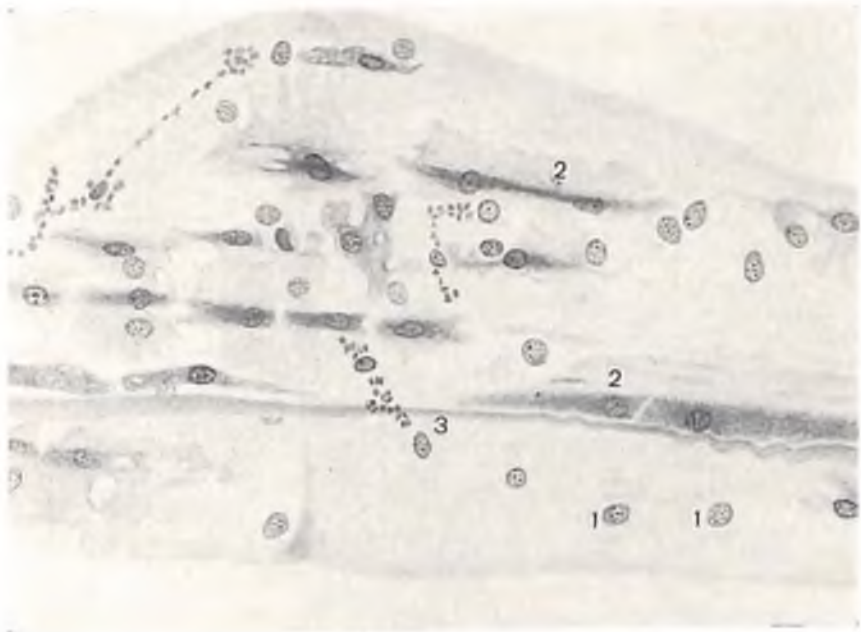


Рис. 40. Мезотелий дождевого червя вместе с прилегающими к нему необластами и мышечными волокнами. Плоскочный препарат. Ок. 10, об. 40.

1 — мезотелий; 2 — необласты; 3 — мышечное волокно.

считал возникновение мнобластов фактом универсального значения. Это подтверждается данными ряда авторов: например, Nussbaum и Охпер (1910), исследовавших регенерацию мышц у иглокожих; Л. Н. Жинкина (1938), изучавшего реактивность мышц у членистоногих, и многих других.

Наши исследования мускулатуры у дождевого червя были проведены с использованием метода плоскочных препаратов, позволившего более детально проследить дифференцировку клеток. Полученные данные показывают, что необласты имеют место и в нормальных условиях. Они наблюдаются непосредственно под мезотелием среди соединительнотканых клеток. Обычно необласты имеют неправильную звездчатую форму с толстыми и короткими отростками. Иногда клетки вытягиваются вдоль мышечных волокон. Некоторые из них имеют промежуточную форму между типичными необластами и мышечными клетками. Их, по-видимому, следует принимать за различные стадии развития новых мышечных волокон.

При механическом повреждении мышечных волокон они распадаются на отдельные волокна, имеющие различную форму и величину. В дальнейшем они подвергаются медленному рассасыванию. Высвобождающиеся мнобласты служат источником развития новых мышечных волокон. Этот процесс в свое время был

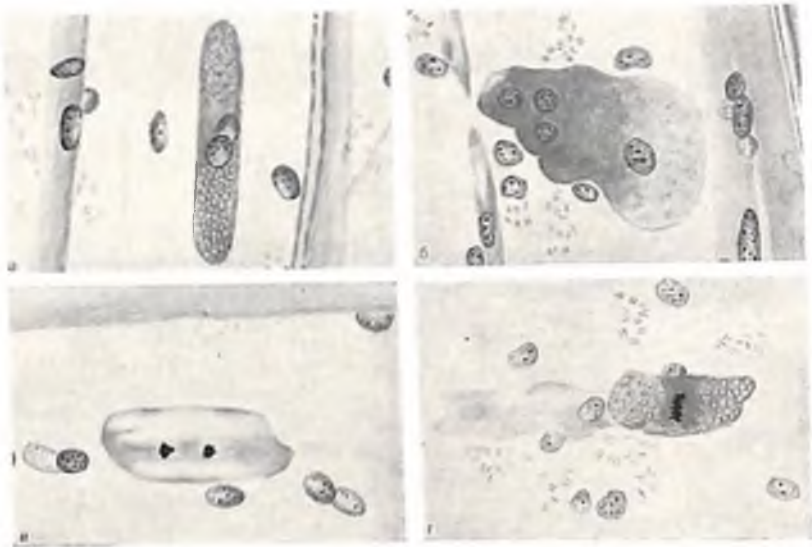


Рис. 41. Регенерация мышечной ткани. Пленочный препарат. Ж. гем.
Ок. 8, об. 8.

а — сегмент мышечного волокна с двумя ядрами; б — миосимпласт; в, г — митозы в сегментах мышечных волокон.

подробно изучен А. А. Заварзиным. Следует заметить, что и в участках мышечной ткани, которые непосредственно не были повреждены и лежат на некотором расстоянии от места травмы, мышечные волокна находятся в реактивном состоянии. Это состояние наблюдается только в мышечных волокнах и необластах и отсутствует в находящемся с ними в соседстве мезотелии. Часть мышечных волокон может расчлениваться на отдельные вытянутые вдоль мышечных волокон сегменты, содержащие ядра. Подобное разделение мышечных волокон происходит без отделения миобластов от сократимых в нем структур, как это обычно наблюдается при распаде поврежденных мышечных волокон. Указанные сегменты жизнеспособны и служат источником развития мышечных волокон. По-видимому, находящиеся в них миофибриллы подвергаются лишь частичному, а в некоторых случаях и полному литическому действию. Ядра во многих сегментах делятся путем амитоза. В результате этого образуются двухъядерные сегменты (рис. 41). Очевидно, в тех сегментах, в которых миофибриллы полностью рассасываются, перешнурование ядер приводит к образованию многоядерных симпластов. Симпласты, возможно, возникают и непосредственно из миобластов, отделившихся от мышечных волокон. На эту возможность указывали А. А. Заварзин и другие исследователи. Они называли их сползшими миобластами. Не во всех указанных сегментах мышечных волокон проявление жизнедеятельности происходит идентично. В некото-

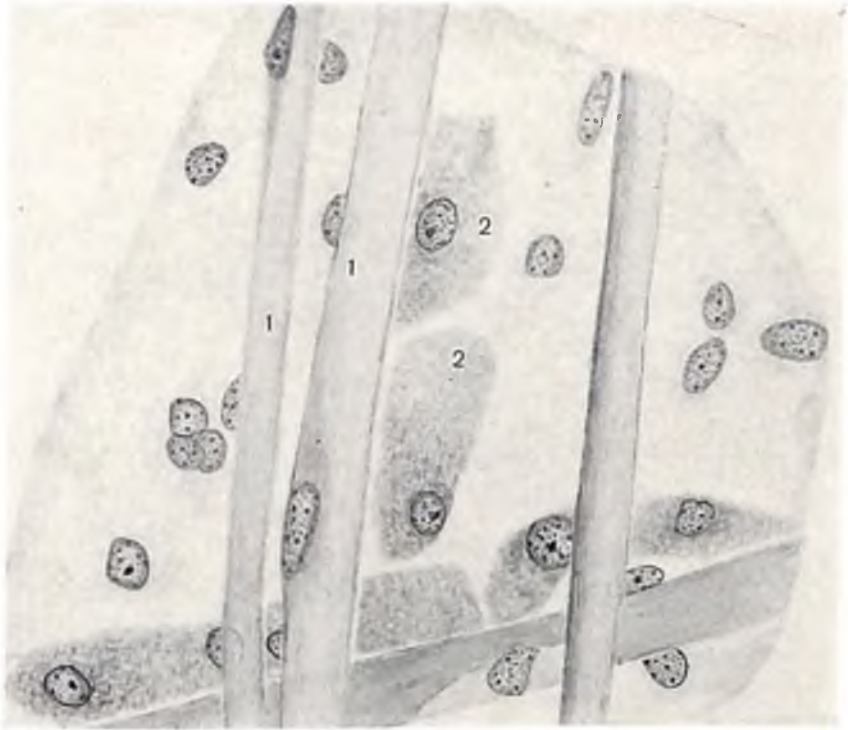


Рис. 42. Реактивное состояние мышечных волокон и необластов. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.
 1 — мышечные волокна; 2 — необласты.

рых сегментах клеточная репродукция осуществляется путем митоза. Две разные фазы этого деления имеются на препарате, представленном на рис. 41, в, г.

Наиболее слабым выражением реактивности мышечной ткани является ее состояние, при котором сохраняется целостность мышечных волокон и происходит некоторая их гипертрофия. При этом активизируются необласты (рис. 42). Последние теряют свою отростчатую форму. Их цитоплазма концентрируется и интенсивно окрашивается. Они увеличиваются в размере, вытягиваются и располагаются вдоль мышечных волокон. Далее они приобретают строение, близкое к мышечным волокнам. Таким образом, в указанных условиях необласты дифференцируются лишь в определенном направлении, являясь источником развития новых мышечных волокон. Представленные данные показывают разные направления клеточной дифференцировки соматической мышечной ткани аннелид, что находится в зависимости от тех условий, в которых протекает этот процесс.

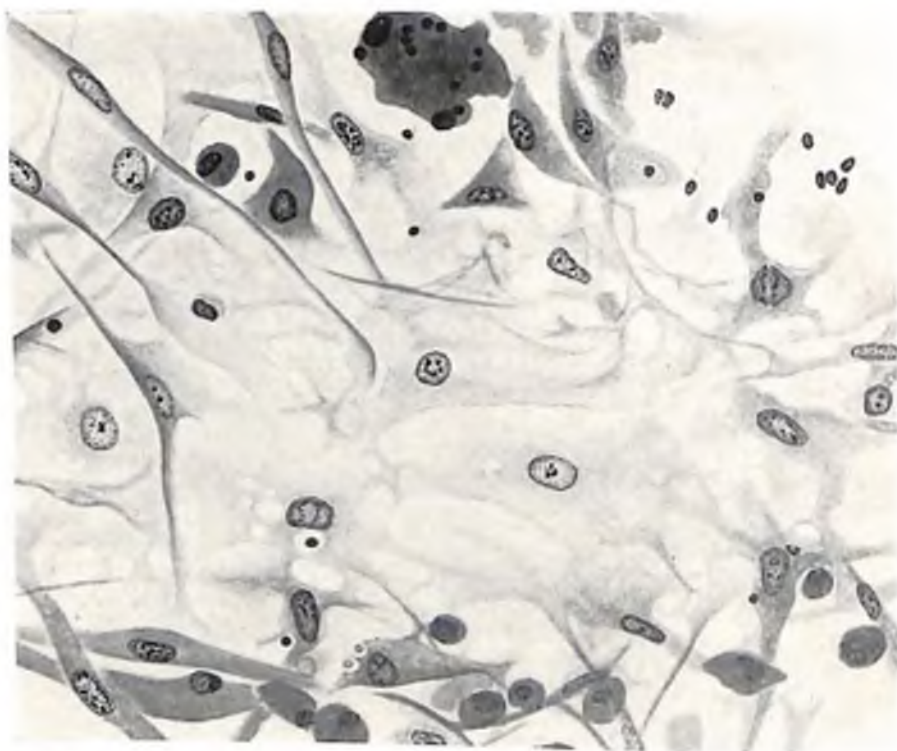


Рис. 43. Регенерат, возникший на месте повреждения мезотелия и подлежащих мышечных волокон и необластов. Плоскостной препарат, Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

Имеются три направления клеточной дифференцировки. В-первых, в нормальных и определенных экспериментальных условиях мышечные волокна развиваются из необластов. Во-вторых, они могут развиваться из сегментов реактивно измененных мышечных волокон. В-третьих, из мнгобластов, возникших при распаде мышечных волокон. Потенция к развитию необластов, по-видимому, значительно шире, чем только в качестве источника развития мышц. Об этом свидетельствуют данные экспериментального исследования, проведенного на *Arenicola marginum*. На месте травмы серозной оболочки и подлежащей части мускулатуры наблюдается развитие регенерата (рис. 43). Источником служат мезотелий, соединительная ткань, высвободившиеся мнгобласты и необласты. Несмотря на это, клетки регенерата представляют однородную группу. Они имеют отростчатую форму и расположены без особого порядка. В ходе дальнейшей дифференцировки на месте регенерата образуется новый мезотелий, а под ним — мышечные и соединительнотканые клетки. Очевидно, необласты следует принимать за камбиальность, дающую

возможность клеточной дифференцировке протекать в различных направлениях. Этот вопрос был выше рассмотрен в связи с изложением эволюции гистогенеза.

Наиболее широко исследовалась клеточная дифференцировка соматической мускулатуры позвоночных животных. Она представлена исключительно поперечнополосатыми мышечными волокнами, имеющими симпластическое строение. Большинство исследователей, основываясь только на формальном признаке — отсутствии межклеточных границ, обычно относят их к неклеточным структурам. Нет необходимости оспаривать это ошибочное формальное понимание. Эволюционная гистология рассматривает все структуры через призму их развития и поэтому трактует симпласты как образования многоклеточные, в которых взаимозависимость клеток, называемых клеточными территориями, выражена наиболее глубоко. Она обусловлена совместным образованием всеми клеточными территориями мышечного волокна единого, общего комплекса миофибрилл и дальнейшим его развитием. Для характеристики мышечного волокна А. А. Заварзин считал очень важным наблюдаемое в ходе его развития чередование митоза и амитоза. В то время это явление в других тканях еще не было с достаточной четкостью обнаружено. Учитывая эту особенность мышечного волокна, А. А. Заварзин допускал возможным называть его в некотором роде неклеточной структурой.

Рассмотрим некоторые стороны развития мышечных волокон, понимание которых имеет принципиальное значение. К ним относятся особенности дифференцировки миобласти при образовании мышечного волокна: возникает ли волокно в результате дифференцировки одного миобласти или при этом происходит слияние нескольких дифференцирующихся миобластов. Другой важной стороной развития служит физиологическая регенерация мышечных волокон во взрослом организме: наблюдается ли, как об этом пишет ряд исследователей, сползание из состава существующих мышечных волокон отдельных миобластов, их последующая дифференцировка в новые, дочерние мышечные волокна или этого сползания не происходит, а физиологическая регенерация волокна осуществляется лишь в результате его продольного расщепления.

В настоящее время можно считать общепризнанным положение о том, что у позвоночных животных источником развития новых мышечных волокон на месте травмы служат миобласты. Они высвобождаются из ранее существующих мышечных волокон, сократимый аппарат которых подвергается распаду. Однако способ образования мышечных волокон (одно- и многоклеточный) в течение длительного времени служил предметом споров (З. С. Кацнельсон, 1936; Maurer, 1906; Weitzmann, 1927; Häggquist, 1931, и др.). По мнению А. А. Заварзина, способ происхождения мышечных волокон для понимания его морфологической динамики не имеет принципиального значения. Он рас-

считывает мышечное волокно и возникающие из него миобласты как неклеточную систему, результирующуюся всегда в виде мышечных волокон с его особыми регулятивными свойствами. Нам представляется, что более обоснованно исходить не из результирующей структуры — поперечнополосатого мышечного волокна, а из принципа его клеточного строения. В соответствии в этом развитие мышечного волокна необходимо рассматривать с позиции дифференцировки клетки. Последняя представляет органически целое, характеризующееся отношением ядра и цитоплазмы, определяющим ее метаболизм. Содержанием этого отношения является обуславливающий наследственную информацию матричный синтез нуклеиновых кислот и белков. В указанном аспекте слияние клеточных индивидуальностей, какими являются неравномерно развивающиеся миобласты, представляется маловероятным. Очевидно, наиболее удобным объектом для изучения этого вопроса является ранний онтогенез, на протяжении которого происходит клеточная дифференцировка миотомов, приводящая к образованию мышечных волокон.

В этом плане А. А. Клишов (1960) изучал в эмбриогенезе человека развитие соматической мускулатуры в разных отделах тела. В процессе развития мышечных волокон отмечаются четыре стадии: миобластов, миосимпластов, мышечных трубок и мышечных волокон (одиночные миобласты или их слияние), необходимо детально проследить процесс на первых двух стадиях. У 4—6-недельного зародыша человека миобласты митотически делятся, в результате чего количество их весьма увеличивается. Важно установить, как они достигают миосимпластической стадии. Данные А. А. Клишова показывают, что в процессе дифференцировки миобластов в связи с их эктоплазмой начинает образовываться сарколемма, а в саркоплазме возникают первые миофибриллы. Вместе с этим в миобластах происходят многократные перешнуровывания ядер и нарастает количество цитоплазмы. Наличие даже слабо выраженной сарколеммы на поверхности миобластов препятствует их слиянию. Последнее если и осуществляется, то только до начала образования у них оболочки. В таком случае возникшие миосимпласты еще не должны иметь сарколеммы. Однако симпластов такого рода не наблюдается. Из сказанного следует, что признаки, указывающие на возможность слияния миобластов, отсутствуют. Поэтому имеются все основания считать, что дифференцировка каждого миобласта приводит к возникновению миосимпласта, который позднее достигает стадии мышечной трубки. Завершающей, результирующей стадией дифференцировки является развитое мышечное волокно.

Потенция к развитию каждого миобласта огромна. Она лишь незначительно реализуется в его дифференцировке, дающей многоклеточную симпластическую структуру мышечного волокна. Как показывают экспериментальные данные, во взрослом орга-

лизме при реактивности мышечного волокна мюфбриллы распадаются с высвобождением отдельных мюбластов. Последние, разумеется, нельзя считать полностью идентичными мюбластам эмбрионального периода. Тем не менее они служат источником развития на месте травмы новых мышечных волокон.

Цикл развития мюбласт — мышечное волокно, наблюдаемый при репаративной регенерации, как показывают обстоятельные исследования А. А. Заварзина (1938), характеризуется чередованием митоза и амитоза. По этому поводу он пишет: «...на основании тех фактов, которые мне удалось установить... видно, что мюбласты происходят из ядерных саркоплазматических участков разрушившегося или раздраженного волокна, затем они делятся митозом на одноядерные же мюбласты, эти последние прodelьывают амитотическую стадию, давая многоядерные мюбласты и симпласты, из которых образуются новые мышечные волокна, которые также обладают способностью к регенерации, такой же, как и те волокна, из которых они произошли. А если это так, то ядра этого нового волокна, возникшие в результате многократных амитозов, войдя в состав мюбластов, прodelьывают митотическую фазу»¹. Перечисленные здесь факты не требуют каких-либо дополнительных проверок. Они известны каждому, кто глубоко изучал процесс репаративной регенерации мышц. Разумеется, эта проблема, как всякая другая научная проблема, требует дальнейшей разработки. Факт чередования митоза и амитоза, установленный А. А. Заварзиным, является бесспорным. В настоящее время показано, что он имеет место и в других системах тканей. Об этом свидетельствует наличие в их клетках анэуплондии.

За последние 15 лет реактивное состояние соматической мышечной ткани подверглось широкому исследованию (Г. М. Литвер, 1956; Т. В. Видик, 1958; А. Н. Студитский, 1959; З. Ф. Шавлаев, 1959; Р. П. Женеvская, 1961; А. А. Клишов, 1965, и многие другие). Выявлены наиболее оптимальные условия для восстановительного процесса мышечной ткани. Изучены ее реактивные изменения в самых различных условиях.

Переходя к рассмотрению данных, характеризующих физиологическую регенерацию соматической мышечной ткани, необходимо заметить слабую изученность этого вопроса. Остается невыясненной динамика развития мышечного волокна в нормальных условиях. Не установлено, происходит ли гибель в составе волокна отдельных клеточных территорий и какие из них являются генеративными, т. е. служат источником возникновения новых клеточных территорий. Наиболее выяснен процесс расщепления мышечных волокон (Т. В. Видик, 1958; А. Н. Студитский, 1959, и др.). Как показывают исследования Т. В. Видика, процесс

¹ Заварзин А. А. О регенерации соматических мышц у рыб.—«Арх анат.», 1938, т. 19, вып. 3, с. 371.

расщепления мышечных волокон особенно отчетливо проявляется при повышенной длительной функциональной нагрузке. Этому процессу предшествует некоторая гипертрофия мышечного волокна. В дальнейшем это волокно претерпевает продольное расщепление на два равных, а часто и неравных по толщине волокна. Иногда расщепление идет сразу на три волокна. Оно начинается с того, что со стороны сарколеммы в саркоплазме между двумя скоплениями миофибрилл образуется перегородка. Природа ее такая же, как и внутренней части сарколеммы. Нередко подобные перегородки возникают на противоположных сторонах мышечного волокна и растут навстречу друг другу. Их стык означает полное разделение мышечного волокна. Позднее эта перегородка расщепляется и разрастающаяся соединительная ткань проникает в капилляры. Очевидно, подобным образом и происходит численное увеличение волокон при гипертрофии мышц.

Жизнедеятельность соматической мускулатуры протекает в тесной связи с системой тканей внутренней среды, особенно с нервной системой, эффекторным аппаратом которой она является. Формы клеточной дифференцировки той и другой систем, а также признаки, отражающие их взаимозависимость, широко изучены в индивидуальном и историческом развитии. Эти данные нашли освещение в литературе. Одним из источников подобной информации служит монография А. А. Заварзина (1941), посвященная эволюционной гистологии нервной системы. Менее исследовано многогранное влияние на клеточную дифференцировку тканей внутренней среды. В деятельности соматической мускулатуры исключительное значение имеют разновидности соединительной ткани, выполняющие трофическую и опорную функции. В свою очередь мышечная деятельность в значительной степени моделирует опорные структуры организма и во многих случаях определяет их существование. Все так называемые вспомогательные образования соматической мускулатуры (слизистые сумки и синовиальная оболочка) являются результатом влияния мышечной деятельности на клеточную дифференцировку соединительной ткани. Эта дифференцировка весьма пластична, изменчива и исключительно зависит от двигательной деятельности мускулатуры. Примером такой пластичной деятельности мускулатуры является синовиальная оболочка (рис. 44). Поверхностный слой этой оболочки представлен клетками фибробластического ряда, принимающими эпителиоидную форму. Они распластаны и имеют вид пластинок, а иногда представляют один ряд отростчатых клеток (рис. 45). В том и другом случае они переходят в подлежащие элементы, имеющие ту же природу и дифференцировку. Эти клетки в ходе развития способны давать промежуточное вещество и интенсивно делаются путем amitоза. Последний не всегда завершается и поэтому среди одноядерных клеток встречаются и

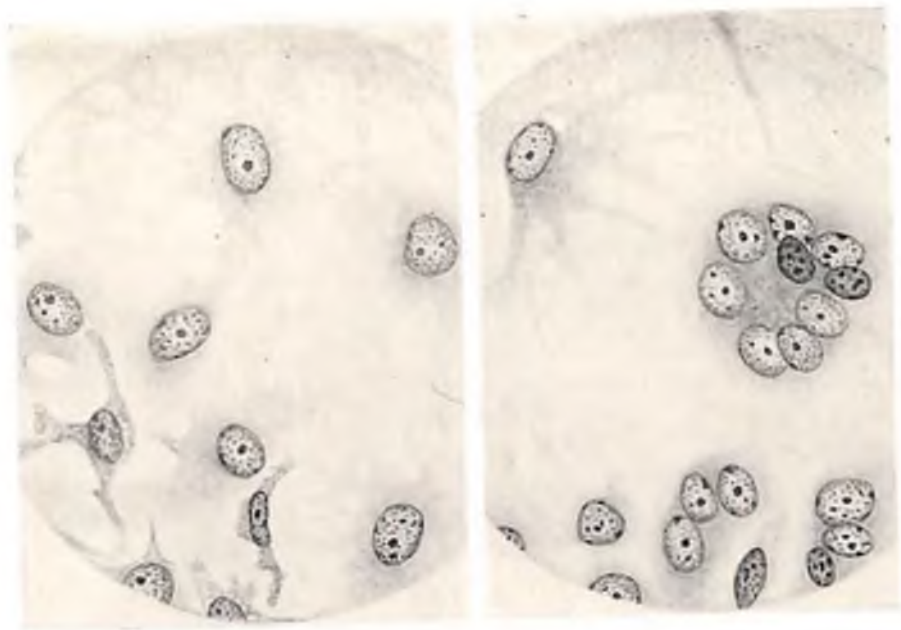


Рис. 44. Выстилка синовиальной оболочки коленного сустава кошки. Эпителиоидные фибробласты. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

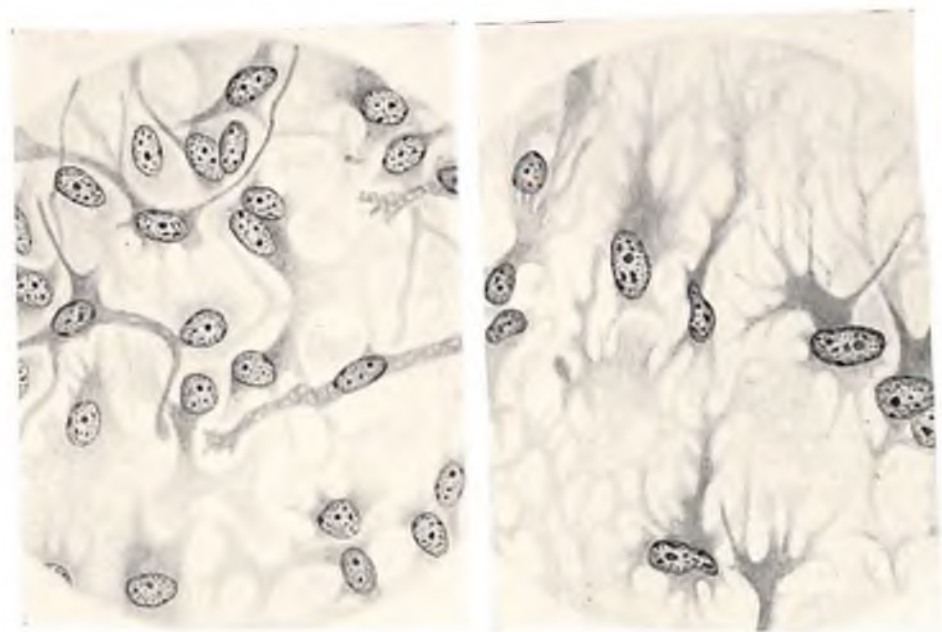


Рис. 45. Выстилка синовиальной оболочки коленного сустава кошки с базальной поверхности. Отростчатые фибробласты. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

многоядерные. Выстилка синовиальной оболочки находится в постоянном реактивном состоянии. Ее клетки способны к фагоцитозу. При иммобилизации конечности эти клетки, входящие в состав синовиальной оболочки коленного сустава, служат источником развития волокнистой соединительной ткани, которая полностью выполняет полость сустава. Таким образом, форма клеточной дифференцировки, свойственная синовиальной оболочке, возможна лишь при деятельном состоянии мышц.

Многочисленное влияние сказывается и на дифференцировке клеточных элементов нервной системы, в частности на глиии. Некоторые формы последней будут рассмотрены ниже в специальном разделе.

Ткани целома

Одной из важных тканевых структур, возникших в процессе кефализации, является мезотелий. Он выстилает вторичную полость тела (целом). Вопрос об источнике происхождения мезотелия, его клеточной дифференцировке и деятельности излагается в литературе противоречиво. Это в некоторой степени объясняется тем, что возникновение самого целома и его функции в сравнительной анатомии трактуются различно. Бесспорно, что мезотелий является специфической тканью целома и изучение его эволюции позволит выявить источник происхождения целома как органа. При исследовании этой проблемы необходимо исходить прежде всего из того принципиально нового, что вносит появившийся на определенном этапе эволюции целом в жизнедеятельность организма. Это в свою очередь позволит выявить начальную основную его функцию.

Как известно, впервые целом появляется у аннелид. Его функция представляется весьма многогранной. Ввиду этого были высказаны разные теории происхождения целома. Еще Goette (1884) рассматривал его как производное схизоцеля — щелевидной полости первичнополостных животных (коловоротки, нематоды и др.). Такое понимание происхождения целома и отражает схизоцельная теория.

Hatschek (1878), Bergh (1885) и др. придерживались гоноцельной теории, согласно которой целом произошел из имевших форму мешков половых желез первичнополостных животных, напоминающих современных турбеллярий или немертин. Каждая аннелид, сообщаемому целомодуктом. Ziegler (1898) высказал нефроцельную теорию происхождения целома. Сравнивая метамерно разделенный целом аннелид с нефридиями турбеллярий и других низших червей, он допускал, что концевые части нефридиев сильно расширяются и дают начало расчлененному на сегменты целома.

Наиболее широкую известность получила энтероцельная теория развития целома, выдвинутая О. Hertwig и R. Hertwig (1880). Сопоставляя периферический отдел гастроваскулярной системы актиний с целомом более организованных животных, авторы установили между ними гомологию. Это послужило основанием считать началом вторичной полости тела в филогенезе гастроваскулярную систему предков. Исследования Н. И. Мечникова (1886) показали, что анатомическая форма гастроваскулярной системы гребневиков повторяется в общем виде во взаимосвязи развивающегося кишечника с отходящими от него целомическими мешками у свободно плавающей двубоковой личинки (диплевуры) интелложих и полухордовых (кишечножаберных). Как известно, аналогичная форма взаимосвязи зачатка кишечной энтодермы и мезодермы имеет место и на ранних стадиях эмбриогенеза низших позвоночных животных.

По мнению П. П. Иванова (1937), данные эмбриологии не подтверждают теорию энтероцели. Во-первых, потому, что энтероцельный способ возникновения закладки мезодермы свойствен высокоорганизованным, длительно эволюционировавшим животным, тогда как у низкоорганизованных животных встречается лишь телобластический способ. Во-вторых, развитие полового зачатка, как показывают многие исследования, идет независимо от целомической мезодермы. В-третьих, основанием для сопоставления гастроваскулярной системы кишечнополостных и связанных между собой зачатков энтодермы и мезодермы служат лишь их форма и топография, но не их гистологическая структура и функция.

Касаясь происхождения целома и его выстилки, Н. Г. Хлопин (1946) исходит из энтероцельной и гоноцельной, а точнее — энтерогоноцельной теории в трактовке В. М. Шимкевича (1925), рассматривая мезотелий первично- и вторичноротых как производное энтодермальной выстилки радиальных каналов гастроваскулярной системы кишечнополостных. Исходя из этого, он рассматривает реснитчатые клетки выстилки целома низших позвоночных как примитивную структуру, еще сохранившую признаки выстилки гастроваскулярной системы. Однако природа реснитчатых клеток в составе выстилки целома, как показали наши исследования (1964, 1970), иная по сравнению с истинным мезотелием. Они являются частью выстилки яйцевода, вошедшей в состав мезотелия, что представляет собой явление меторизиса.

Особую позицию в отношении происхождения целома занимает Н. А. Ливанов (1955), сформулировавший миоцельную теорию. В отличие от концепций, основанных главным образом на сходстве внешней формы и топографии, миоцельная теория опирается на функцию. Главной стороной деятельности целома является опорная, тесно связанная с телесной мускулатурой. В эмбриогенезе оба образования развиваются вместе из целомической

мезодермы. В связи с этим П. П. Иванов (1937) отмечает, что основной постоянной структурой, возникающей из целомнических мешков, является мускулатура. Она развивается у животных (личинки асцидий) даже тогда, когда в силу каких-то условий целома не образуется. Этот факт, по его мнению, служит важным основанием предполагать «теорию мускульного происхождения целома».

В филогенезе, как предполагает Н. А. Ливанов, целома возникает лишь как полость в мускульной закладке у немертинтообразных предков. Содержимым ее является жидкость, которая играет роль опорного образования. При сокращении мускулатуры вследствие наличия целома тело кольчатых червей приобретает ригидность.

Об опорной роли целома упоминалось ранее (Lang, 1903, и др.), но авторы рассматривали ее как одну из вспомогательных функций наряду с главными — половой, выделительной, трофической, дыхательной и др.

Несмотря на то что мнощельная теория по сравнению с энтероцельной дает более глубокую трактовку роли целома и в значительной степени согласована с эмбриологическими данными, все же она не нашла широкого признания среди исследователей. До последнего времени большинство разделяют энтероцельную теорию. Это объясняется отчасти тем, что начальный этап возникновения целома мнощельная теория также не освещает.

Таким образом, проблема происхождения целома остается до настоящего времени недостаточно изученной. Успешная разработка ее во многом зависит от изучения источника происхождения мезотелия, а также связанных с ним структур, возникающих из мезодермальной закладки и осуществляющих двигательную, выделительную, половую, трофическую и другие функции.

Многогранная деятельность целома может быть объяснена тем, что, будучи тесно связанным с соматической мускулатурой и отражая в себе в значительной степени общий принцип строения организма (билатеральную симметрию, метамерию и т. д.), он тесно коррелятивно связан со многими органами, что нашло в нем как морфологическое, так и функциональное выражение. Отсюда связь с гонадами вылилась в его половую функцию, с нефридиями — в экскреторную, с кровеносной системой — в трофическую и фагоцитарную, с мускулатурой — в опорную и т. д. Все эти стороны деятельности целома, за исключением опорной, не новы и имеют место у первичнополостных животных. Принципиально новым проявлением в жизнедеятельности организма аннелид служит опорная функция целома, придающая быстро и легко производить значительной силы двигательные реакции и перемещаться даже в твердом грунте. Несомненно, появление целома значительно расширило функциональные возможности соматической мускулатуры и других структур, вследст-

вне чего организм стал более жизнеспособным. Опорную функцию целома, как уже указывалось выше, впервые наиболее убедительно определил Н. А. Ливанов, хотя выдвинутая им многоцельная теория и не была подкреплена гистологическими фактами, свидетельствующими о наличии общего в филогенезе матрикса мускулатуры и выстилки целома. Несмотря на это, наиболее правдоподобным следует считать мнение, что целом возник как орган опоры. Он представлял собой замкнутый мешок, содержащий жидкость и с самого начала тесно связанный с окружающей мускулатурой. Отсюда следует, что при изучении истоков его развития необходимо подметить в строении первичнополостных животных такое образование, которое в той или иной степени выражало бы аналогичные черты строения и функции.

Среди современных первичнополостных подобное образование имеется у немертин, у которых оно представлено хоботным влагаллищем — ринхоцелем. Он, так же как и целом, имеет вид замкнутого мешка, выстланного эпителием, и содержит жидкость. Находясь в окружности хобота, стенка его тесно связана с мышечным слоем. При сокращении окружающей ринхоцель мускулатуры в нем значительно повышается давление, что вызывает выворачивание и выбрасывание хобота наружу. В этих условиях хоботное влагаллище немертин играет опорную роль для мышц и аналогично целому аннелид. Это подтверждается также и тем, что действие, подобное выбрасыванию хобота немертин, совершается также и у некоторых аннелид (*Glyceridae* и др.). У этих вторичнополостных животных в результате сокращения мускулатуры тела повышается давление полостной жидкости, что приводит к выворачиванию и выбрасыванию вперед глотки. Аналогичные действия со стороны целома и связанной с ним соматической мускулатуры наблюдаются также при расправлении, увеличении объема и регидности хобота у приапулид, сипункулид и других имеющих подобный орган животных.

Мы не будем говорить о том, позволяют ли результаты исследования эмбрионального развития немертин и аннелид, в частности путей развития их мезодермы, проводить гомологию между целомом и ринхоцелем или следует ограничиться лишь их аналогией. Известно, что проблема развития мезодермы в связи с возможностью возникновения целома у немертин дебатировалась в сравнительной эмбриологии и зоологии долгое время и вопрос о том, рассматривать ли немертин в качестве вторичнополостных животных с редуцированным целомом или отнести их к первичнополостным, был решен в пользу последнего. Как свидетельствуют данные сравнительной эмбриологии, установление гомологии между органами первичнополостных и вторичнополостных лишь на основании формы и топографии мезодермальных зачатков не может служить достаточным основанием для решения столь сложного вопроса, как возникновение целома. Поэтому, не касаясь старых дебатов о том, насколько данные эмбриогенеза немер-

тии согласуются с развитием целомической мезодермы аннелид или противоречат ему, мы избрали для изучения целомогенеза другую основу, а именно: при установлении соответствия сравниваемых органов мы руководствовались сходством их тканевого строения, которое, естественно, отражает и сходство в функциональном отношении. Поскольку специфическими тканями ринхоцеля и целома являются их эпителиальные выстилки, постольку эти две ткани и необходимо сравнивать между собой в целях установления общих и частных черт в их строении. Но вначале необходимо рассмотреть в отдельности особенности строения выстилки целома аннелид и выстилки ринхоцеля немертин.

Литературные данные, касающиеся выстилки целома аннелид, незначительны и носят весьма общий характер. По мнению Н. А. Ливанова (1955), мезотелий (целотелий) у полихет и олигохет тесно связан с подлежащей соматической мускулатурой и трудно отделим от нее. Это объясняется тем, что обе названные структуры имеют общее происхождение. Мезотелий является односторонним плоским эпителием разносторонней функции, вследствие чего может принимать различное строение. Считают, что в прямой генетической связи с ним, за исключением половых клеток, находятся свободные клетки целомической жидкости. К последним относятся базофильные амебоциты, эозинофильные, неспособные к фагоцитозу лейкоциты, клетки, содержащие экскреторные гранулы, и др. Наиболее мелкими клетками целомической жидкости являются базофильные амебоциты, или лимфоциты. Они возникают в лимфодных органах, которые принимают за производные мезотелия. По данным Н. А. Ливанова (1955), у некоторых видов пиявок мезотелий в результате редукции целома превращается в аморфную ткань (целенхиму), заполняющую собой ретроперитонеальное пространство. Таким образом, мезотелий аннелид принято считать полипотентной структурой, способной выполнять кроющую функцию и давать все разнообразие клеточных форм целомической жидкости, принимающих участие в его фагоцитарной, экскреторной, трофической и других функциях. Этим обстоятельством объясняется его непостоянство строения. В одних местах он превращается в хлорогенную ткань, в других — в ресничный эпителий воронок нефридий, в третьих — образует целотелиально-мышечные клетки и т. д. По мнению В. Д. Зеленского (1915), Н. А. Ливанова (1955), Siénot (1891), Ока (1902), Johansson (1909), у челюстных пиявок (*Gnathobdelle*) редуцированный целом, образующий систему лакун, вытесняет кровеносную систему. Однако не выяснено, остается ли при этом мезотелий и какой характер строения имеет выстилка лакун. В литературе отсутствует детальное описание мезотелия аннелид как ткани и не показан процесс его превращения в ресничный эпителий, в хлорогенную ткань, в целенхимическую жидкость, в целотелиально-мышечные клетки и в различные клетки целомической жидкости. Поэтому генетическая связь перечисленных



Рис. 46. Мезотелий с подлежащими соединительнотканскими клетками, необластами и мышечными волокнами диссепимента дождевого червя. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 6.

образований остается недоказанной и требует дальнейших гистологических исследований.

Нами была исследована выстилка целома аннелид — дождевого червя (*Allolobophora caliginosa*) и пескожила (*Aegicicola marina*). В разных местах целома она имеет неодинаковое строение. В состав выстилки, кроме мезотелия, входят хлорогеновая ткань и эпителий нефридиев и наблюдается стык мезотелия с эпителием целомодуктов. Однако на значительном протяжении выстилка однородна и представлена типичным мезотелием, образованным плоскими клетками, лишенными каких-либо видимых признаков специализации. Подобное строение выстилки и лежащих под ней элементов можно рассмотреть на плоскостном препарате диссепимента. Как показывает рис. 46, мезотелий представляет собой тонкий пласт однородных клеток, расположенных в один ряд. К базальной поверхности мезотелия примыкают отдельные или группами лежащие клетки, посылающие в стороны толстые короткие отростки. По сравнению с мезотелием они более интенсивно окрашиваются, и поэтому контуры их

выступают отчетливо. Эти клетки принято называть необластами, обладающими большой потенцией к развитию. Часть таких клеток располагается по ходу мышечных волокон, проходящих в различных направлениях. Эти клетки были рассмотрены в разделе «Соматическая мышечная ткань» при изложении гистогенеза ее у аннелид.

Более детально строение мезотелия можно рассмотреть на пленках, отдельных от парнетальной и висцеральной стенок целома (рис. 47). Они показывают, что мезотелий, так же как и в составе диссецимента, образован плоскими клетками, имеющими форму полигональных пластинок и содержащими в средней части округлые ядра. Цитоплазма лишена каких-либо специализированных структур и не содержит включений. Если подлежащие соединительнотканые клетки способны к фагоцитозу, то клетки мезотелия лишены этих свойств.

Что касается хлорогенной ткани, расположенной в некоторых отделах целома, то она резко отличается от описанного мезотелия и на стыке с ним имеет резкую границу (рис. 48). Никаких промежуточных клеточных форм между указанными структурами не наблюдается. В условиях регенерации они ведут себя как две клеточные структуры различной природы, не переходящие друг в друга. Хлорогенная ткань, как было нами показано ранее (С. И. Щелкунов, 1964, 1970), является выделительным эпителием, находящимся в определенной связи с кровеносными сосудами, образующими лакуны. В аналогичном отношении к мезотелию находится и эпителий нефридиев. Ресничный эпителий воронок нефридиев также имеет резко выраженный стык с мезотелием, при этом постепенного перехода одной ткани в другую не происходит.

Изучение нормального мезотелия и его реактивных изменений при регенерации показывает, что эта ткань сохраняет свойственное ей строение, не превращается в другие структуры и не образует свободных клеток, свойственных полостной жидкости. Эти данные позволяют считать, что истинной тканью целома является лишь мезотелий. Все другие разновидности выстилки целома принадлежат выделительной системе, присоединившейся к целому вторично. Наличие этой ткани и характеризует существование вторичной полости тела. По-видимому, при поисках у первичнополостных животных органа, являющегося прообразом целома, необходимо сравнивать структуру его выстилки с описанным выше мезотелием.

Как сказано, в функциональном отношении целому аналогичен ринхоцель немертин.

В литературе нет специальных гистологических работ, посвященных выстилке хоботного влагаллица немертин. Эта ткань исследовалась при проведении зоологических работ попутно с изучением строения всего тела животного исключительно на поперечных и продольных срезах. Поэтому имеющееся описание выстилки носит самый общий характер. Она рассматривается как

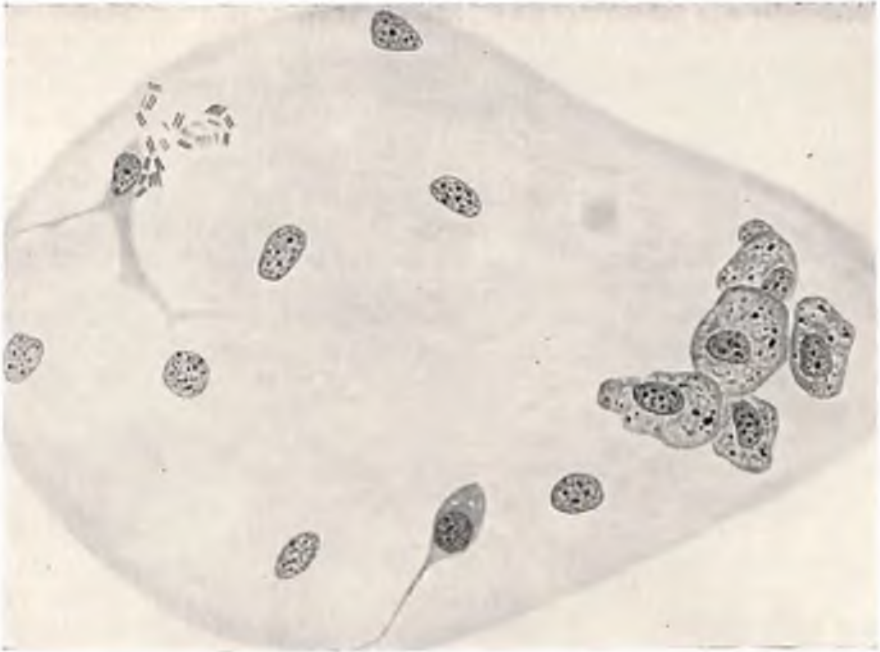


Рис. 47. Мезотелий пристеночного листка серозной оболочки с базальной поверхностью. Сосудистая клетка с бактериями в цитоплазме и группа свободных клеток с экскреторными гранулами. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.



Рис. 48. Стык мезотелия и хлорогенной ткани. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

однослойный плоский эпителий, в строении которого не отмечается каких-либо особенностей. Такого рода данные по существу ничего не дают для понимания специфичности структуры рассматриваемой ткани, степени ее дифференцированности и реактивных свойств. Это обстоятельство заставило провести специальные исследования этой ткани не на срезах, а с помощью метода плоскостных препаратов.

Как известно, у разных представителей типа немертини хоботное влагалище развито в неодинаковой степени. У некоторых видов оно проходит вдоль всего тела, достигая заднего конца, у других кончается значительно раньше. Нами исследовалась выстилка хоботного влагалища в нормальных условиях у *Lineus gesserensis*, *Amphiporus lactifloreus*, *Cephalotrix linearis*. Регенеративная регенерация этой ткани изучалась в опытах на *Amphiporus lactifloreus*.

На поперечных срезах хобота немертини в стенке влагалища хобота мускулатура представлена двумя слоями: продольным (внутренним) и кольцевым (наружным). Со стороны полости влагалища мышечный слой покрыт непосредственно эпителиальной выстилкой, которая составляет пристеночный листок ринхоцеля. Поверхность хобота, находящегося во втянутом состоянии, также покрыта эпителиальной выстилкой, которую можно обозначить внутренним листком ринхоцеля. Под ним в составе хобота находится мускулатура. В ней также различают два слоя: продольный, лежащий под внутренним листком ринхоцельного эпителия, и кольцевой, расположенный внутри от него и прилегающий к кожному железистому эпителию. Таким образом, оба листка эпителия ринхоцеля лежат непосредственно на продольном мышечном слое. Однако рассмотреть структуру эпителия и его отношение к мышцам удается лишь на плоскостных препаратах. Последние показывают, что эпителий ринхоцеля как в парависцеральном, так и в висцеральном листке при фиксации в расправленном состоянии имеет однородный характер. Он представлен одним слоем плоских клеток полигонального очертания, границы которых выступают неотчетливо (рис. 49). Цитоплазма имеет комковатую или зернистую структуру, особенно в средней части клетки. Ядро содержит равномерно расположенные крупные глыбки хроматина и одно или два мелких ядрышка. Эпителиальные клетки на всем протяжении имеют однородное строение. Митотических делений клеток в нем встретить не удается, однако амитозы имеют место.

Заслуживает внимания тесная связь эпителия ринхоцеля с продольным слоем подлежащей мускулатуры. Последняя представлена чрезвычайно длинными волокнами, идущими параллельно и образующими сплошной слой. Толщина их колеблется в незначительных пределах. Концы их конусообразной формы теряются среди соседних с ними мышечных волокон. Заметить какую-либо промежуточную структуру наподобие базальной мембраны между эпителием и сократимыми элементами не удается.

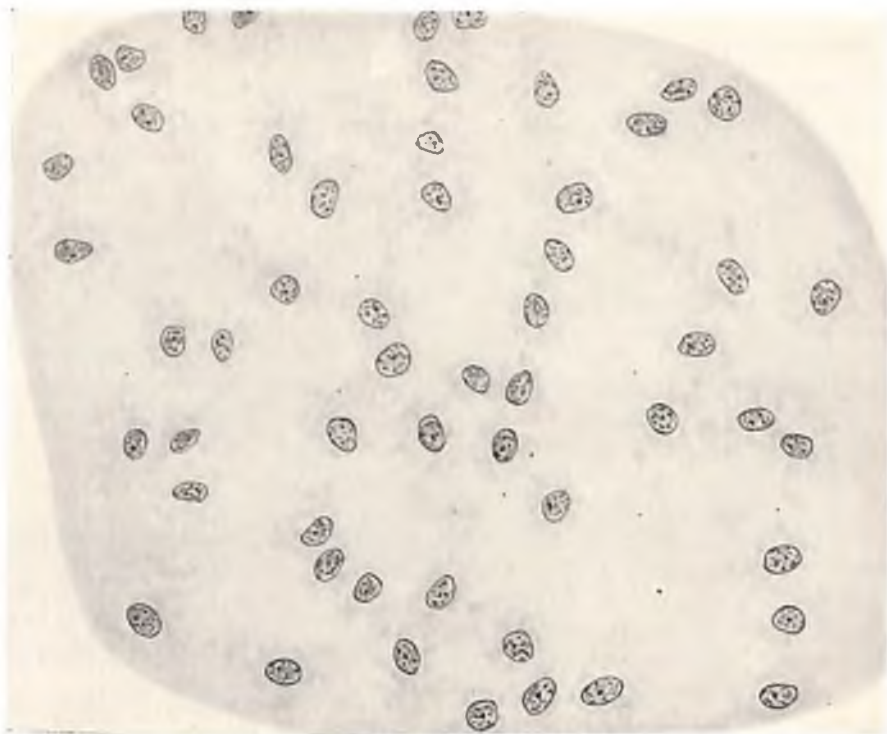


Рис. 49. Выстилка ринхоцеля немертины. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

Несмотря на резкое различие строения эпителия и подлежащих сократимых волокон, обе структуры тесно связаны между собой. Обращает на себя внимание то, что в мышечных волокнах, прилегающих к эпителию, очень редко встречаются ядра, которые с несомненностью можно отнести к мышцам. Они имеют такой же вид, как и клетки эпителия, и располагаются сбоку от волокна в окружении его цитоплазмы. Эти ядра по форме, размеру и структуре почти неотличимы от ядер клеток выстилки ринхоцеля, причем сократимые элементы субстанциально связаны с ее клетками. Все это свидетельствует о том, что между эпителием и мышечным слоем существует чрезвычайно тесная морфологическая связь, которая, очевидно, в какой-то степени отражает и их генетические отношения. Однако на материале нормальной структуры стенки ринхоцеля выявить генетическую взаимосвязь этих структур с достаточной убедительностью не удастся. В этом отношении больше сведений дает изучение их репаративной регенерации.

Опыты ставили, как уже указывалось, на одном виде немертин — *Amphipogus lactiflorens* — на Мурманской биологической

станции. Повреждение наносили путем введения в полость хоботного влагалища очень тонкой, заостренной на конце проволоочки, поверхность которой на некотором протяжении была зубчатой. Скольжением проволоки вдоль влагалища наносили повреждение как париетальному, так и висцеральному листку выстилки ринхоцеля. Одновременно повреждали и подлежащую мускулатуру. Животные легко переносили операции и жили в морской воде в условиях лаборатории. Через различные сроки (от 15 мин до 1 мес) их умерщвляли. Изменение структуры эпителия изучали на пленочных препаратах.

Восстановительный процесс на месте повреждения выстилки протекает крайне медленно. Ввиду того что операцию производили в нестерильных условиях, в ринхоцель в момент повреждения попадали микроорганизмы и другие инородные вещества, однако сохранившийся эпителий обладал защитными реактивными свойствами. Во многих клетках зернистость цитоплазмы следует рассматривать как проявление фагоцитоза.

На месте повреждения распадаются и отпадают клеточные элементы эпителиального пласта; кроме того, распадаются части подлежащих мышечных волокон. В области края раны и в соседстве с ним наблюдается резкое изменение в эпителии. Прежде всего в пласте нарушается обычная связь между клетками, в результате чего он разрыхляется. Клетки из полигональных становятся отростчатыми, различной величины, хотя размер их ядер остается более или менее одинаковым. Некоторые из этих клеток увеличиваются до гигантского размера и интенсивно окрашиваются (рис. 50). В отдельных клетках происходит перешнуровывание ядер.

Представленные выше данные показывают, что выстилка ринхоцеля немелитии обладает чертами эпителиальной ткани, находящейся в тесной связи с мускулатурой. Она имеет характерное для мезотелия аннелид строение, что позволяет отнести ее к мезотелию. На месте повреждения стенки ринхоцеля, когда идет развитие регенерата выстилки и мускулатуры, не удается провести различий в характере образующихся при этом клеток. Регенерат имеет характер синцития, в котором дифференцировать между ними имеются отличия, элементы не удается; возможно, что методами остаются невыявленными. Но несомненно, что между эпителиальными и миеоидными элементами не удается; возможно, что методами остаются невыявленными. Но несомненно, что между эпителием и мышцами и в условиях их регенерации существуют тесные отношения и что клетки эпителиального регенерата и миеоидные имеют между собой большое сходство. Говорит ли это о дифференцировке мускулатуры или развилась самостоятельно, но в тесной связи с ней из общей мезодермальной закладки, пока сказать трудно.

Принимая во внимание то, что выстилка ринхоцеля в обычных условиях хорошо развита и имеет все признаки мезотелия, оче-



Рис. 50. Изменение выстилки и подлежащих мышечных волокон ринхоцеле немертны. Срок опыта 6 сут. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

видно, развитие ее не представляет начальный филогенетический этап, а продвинулось достаточно далеко. Для изучения наиболее раннего этапа ее эволюции необходимо обратиться к нижестоящим по своей организации животным. Для этой цели могут служить скребни. Они, как известно, имеют хобот, который во втянутом состоянии лежит в особом хоботном мышечном влагалище. Последнее представляет замкнутый мешок, образованный мышцами; мешок отходит от основания хоботка и направляется назад в первичную полость тела. При сокращении стенки мышечного влагалища хобота находящаяся в нем жидкость оказывает давление и хобот выворачивается наружу. Таким образом, налицо механизм выбрасывания хобота, аналогичный имеющемуся у немертин. Нами была исследована стенка мышечного мешка хобота у свиного скребня (*Macgacanthorhynchus hirudinaceus*). Однако ввиду незначительного размера мышечного мешка исследовать его было возможно лишь на срезах. Как показывает изображенный на рис. 51 поперечный срез выстилки влагалища хобота, последний образован исключительно мышцами, имеющими характер симпласта. В саркоплазме проходят различной толщины

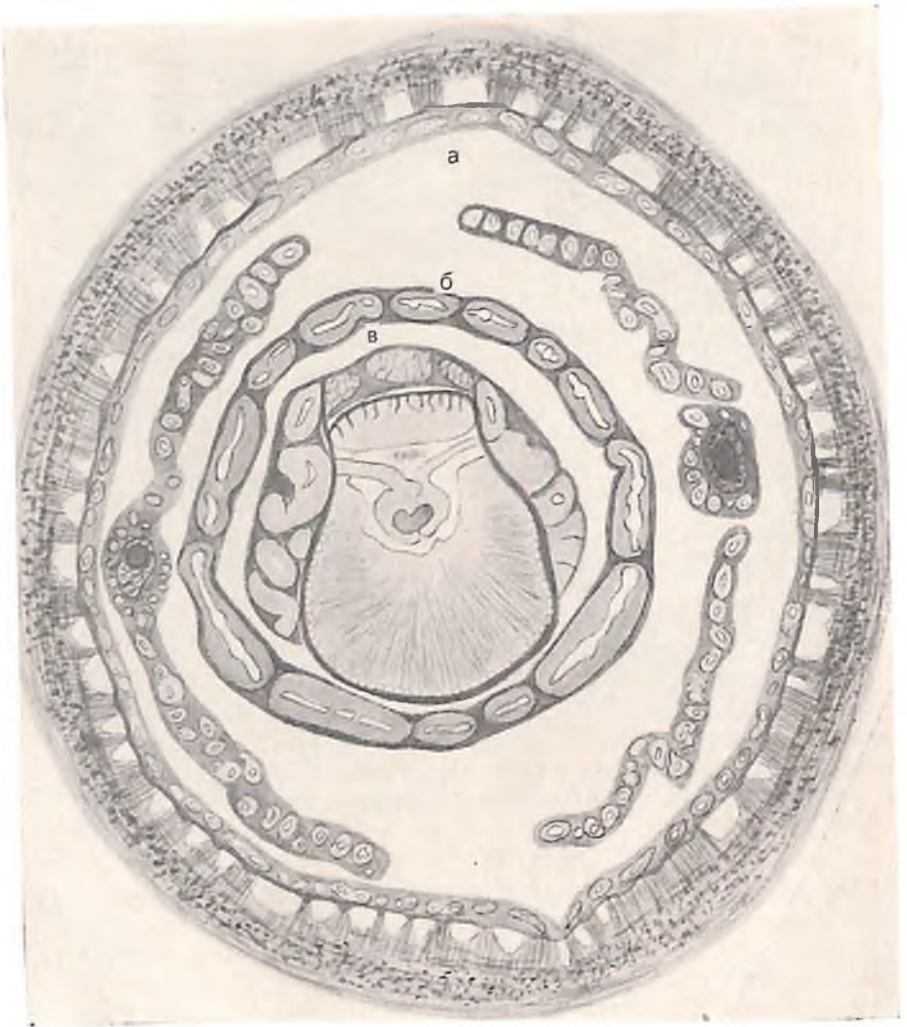


Рис. 51. Поперечный срез свиного скребня на уровне влагалища хобота. Ж. гем. Ок. 2, об. 1.
а — первичная полость тела; б — стенка влагалища хобота; в — полость влагалища.

разделяющиеся и сливающиеся между собой пучки миофибрилл. Ядра крупные, немногочисленные. Со стороны полости влагалища, а также со стороны первичной полости тела саркоплазма мышечного симпласта образует тонкий слой наподобие сарколеммы, который заметным образом не отличается от остальной саркоплазмы, находящейся между пучками миофибрилл, при этом небольшое число ядер находится у дна мышечного мешка. Следовательно, поверхность стенки хоботного влагалища лишена специальной выстилки. Сама мускулатура субституирует эту вы-

стилку. Подобное строение имеет и внутренняя, обращенная в полость влагаллица поверхность хобота, где также отсутствует специальный эпителиальный покров.

Таким образом, хотя у скребня хоботное влагаллице аналогично ринхоцелю немертин, однако стенка его более примитивна и образована лишь одной мускулатурой, одновременно играющей роль выстилки. Сравнивая стенку ринхоцеля немертин, имеющую эпителий, тесно связанный с мускулатурой, со стенкой влагаллица хобота скребня, представленной одними мышцами, следует считать стенку в первом случае более развитой, а во втором — менее развитой. Принимая во внимание, что в стенке ринхоцеля эпителий тесно связан с мускулатурой и что в онтогенезе образование обеих структур происходит в тесной взаимосвязи из общего мезодермального зачатка, а также то, что у более примитивных форм хоботное влагаллице представлено лишь одной мускулатурой, можно предполагать, что и в филогенезе немертин возникновение выстилки ринхоцеля было связано с дифференцировкой мышечной стенки влагаллица хобота.

Поскольку развитие хобота наблюдается у многих представителей *Protostomia*, как у свободно живущих, так и паразитирующих, совершенствование функции этого аппарата связано с эволюцией его мускулатуры, в ходе дифференцировки которой в филогенезе как дериват ее возникает эпителиальная выстилка влагаллица. Эта структура, очевидно, и является начальным этапом развития мезотелия.

Представленные выше материалы характеризуют клеточную дифференцировку мезотелия на первом этапе эволюции целома. Этот процесс начинается с того, что в области головы возникают его придатки — хобот и мышечное влагаллице, ограничивающее связанную с ним полость (ринхоцель). Сокращение влагаллица придает хоботу механическую напряженность и ригидность. В ходе эволюции клеточная дифференцировка мышечной ткани влагаллица приводит к возникновению мезотелиальной выстилки ринхоцеля, который можно рассматривать как начальный целом, ограниченный сферой деятельности хобота. Второй этап эволюции целома характеризуется тем, что ринхоцель приобретает общие черты в организме и становится его вторичной полостью тела. Он связан со всей соматической мускулатурой. Сокращение последней благодаря целому вызывает в теле животного жизненно важное состояние напряжения и ригидности. Эту функцию целома называют также гидростатической. К мезотелию целома присоединяются эпителиальные структуры других функций, например выделительной, половой, что было отмечено выше при описании целома аннелид. У представителей других типов беспозвоночных животных, несмотря на то что в анатомическом отношении развитие целома весьма варьирует, строение мезотелия весьма сходно и имеет типичные тканевые признаки (рис. 52). Это указывает на то, что основная деятельность целома у всех

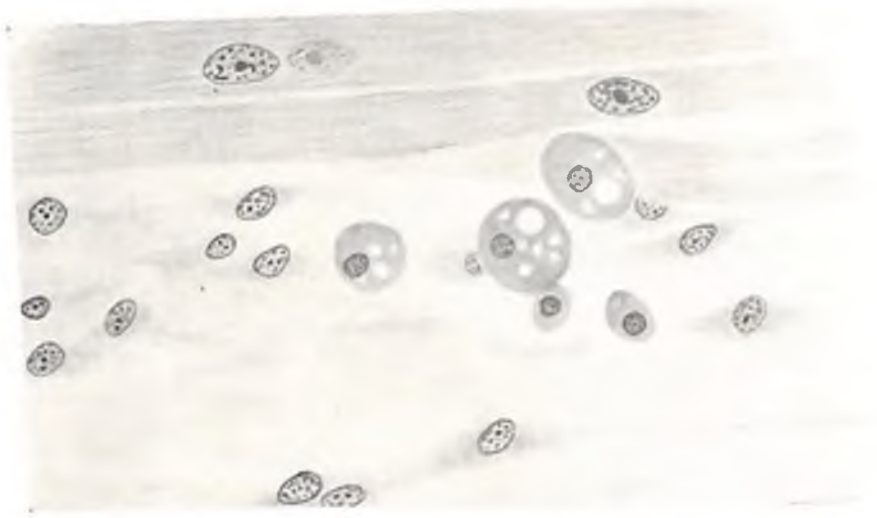


Рис. 52. Пристеночный мезотелий с подлежащими мышечными волокнами и свободными клетками соединительной ткани. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

беспозвоночных является идентичной. Целом возникает как вспомогательный аппарат соматической мускулатуры и поэтому непосредственно связан с ее функцией. Ввиду краткости очерка нет возможности излагать клеточную дифференцировку мезотелия у беспозвоночных разных типов. Перейдем непосредственно к позвоночным и рассмотрим особенности дифференцировки их мезотелия.

Мезотелий у разных групп позвоночных исследовался с различной интенсивностью. Менее всего он изучался у низших позвоночных, больше — у высших и особенно детально — у млекопитающих.

По данным С. Н. Насоновой (1937, 1940), у низших позвоночных мезотелий является кубическим и реснитчатым, причем у разных животных этой группы он имеет некоторые особенности. У многих выстилка целома состоит исключительно из реснитчатых клеток. У амфибий реснитчатые клетки образуют лишь островки среди клеток плоских, лишенных ресничек. На этом основании автор считает мезотелий круглоротых наиболее примитивным. У высших позвоночных выстилка целома совершенно лишена реснитчатых клеток, что позволило автору считать ее более развитой. Н. Г. Хлопин (1946) объясняет происхождение мезотелия с позиции эпитероцельной теории и принимает его за производное кишечного эпителия. Это мнение возникло на основе ошибочного описания строения мезотелия у низших позвоночных.

Нами изучалась на пленочных препаратах выстилка целома у круглоротых и амфибий на всем ее протяжении. В вентральной

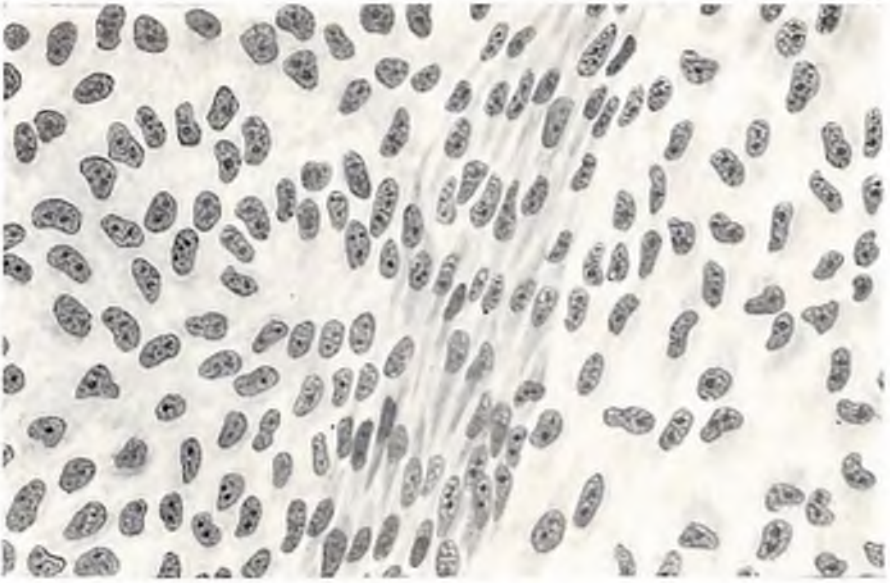


Рис. 53. Стык двух различных по природе эпителиев, образующих выстилку целома мнгоги. Плоскостной препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 6.

и боковых частях парнетального листка серозной оболочки она представлена кубическим реснитчатым эпителием; в дорсальной части парнетального листка и на всем протяжении висцерального листка выстилка образована плоскими клетками, лишенными ресничек, и имеет вид, свойственный мезотелию. При сопоставлении обоих видов выстилки целома мнгоги нельзя не отметить резкого различия, что дает право считать их двумя различными эпителиальными тканями (рис. 53). Одна из них, находящаяся в составе висцеральной и дорсальной части парнетальных листов, является типичным мезотелием, сходным с одноименной тканью ранее рассмотренных животных. Другая находится лишь на вентральной и боковых поверхностях целома и представлена кубическим реснитчатым эпителием, структура которого несвойственна мезотелию беспозвоночных. Совершенно очевидно, что эта ткань имеет иное происхождение и обладает иными функциями. Присутствие ее в составе выстилки целома можно объяснить следующим образом.

Известно, что у мнгоги отсутствуют специальные пути, выводящие половые продукты. Последние непосредственно из гонад постунают в полость тела и далее — через находящуюся в каудальной части брюшной стенки абдоминальную пору — выходят во внешнюю среду. Находящиеся в полости тела мнгоги половые клетки входят в контакт прежде всего с реснитчатым эпителием вентральной и боковых поверхностей полости тела и благодаря

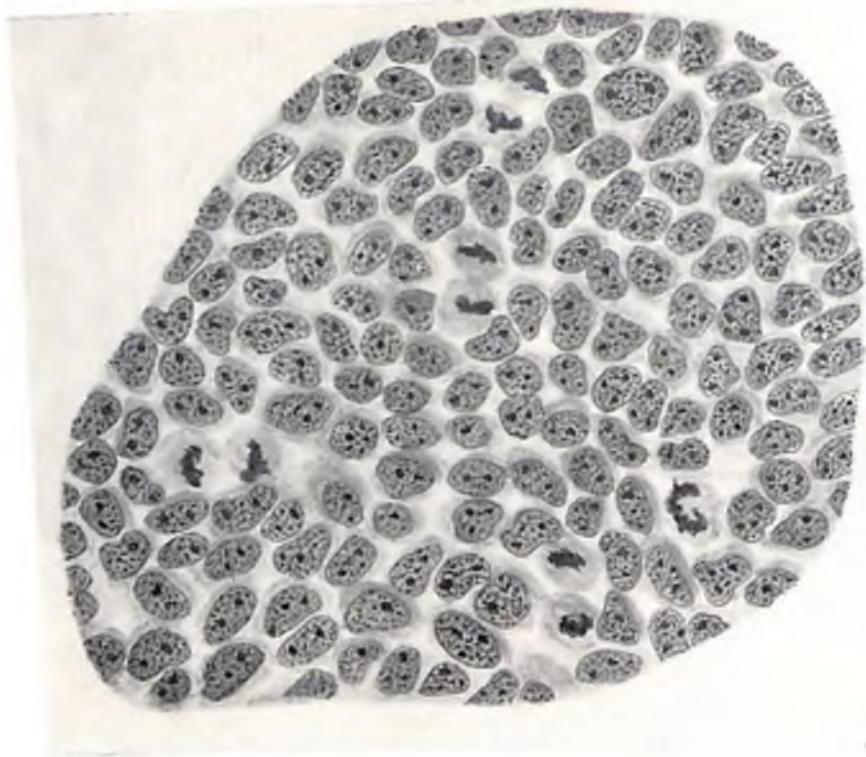


Рис. 54. Выстилка парietальной стенки мивогн (эпителий половых путей самки). Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

мерцательным движениям ресничек увлекаются в каудальном направлении к абдоминальной поре. Очевидно, указанный реснитчатый эпителий играет роль выстилки путей, выводящих половые продукты, каким он в действительности, по-видимому, и является, входя в состав стенки целома (рис. 54). Следует полагать, что наличие эпителия путей, выводящих половые продукты в составе стенки целома, представляет вторичное явление, связанное с некоторым упрощением полового аппарата.

Таким образом, полиморфный характер выстилки целома мивогн обуславливается наличием в ней эпителия половых путей. Основную часть выстилки составляет истинный мезотелий. Несмотря на то что условия существования этих тканей в основном сходны, каждая из них обладает определенной детерминацией вследствие чего они не превращаются друг в друга. По-видимому это явление обусловлено, с одной стороны, длительной эволюцией вторичнополостных животных, в результате которой в природ мезотелия закрепилась свойственная ему дифференцировка клеток, и, с другой стороны, сравнительно непродолжительным по

торическим развитием, на протяжении которого произошла редукция путей, выводящих половые продукты в связи с воссоединением их с целомом.

Рассматриваемый феномен нельзя принимать за проявление принципа Торитова — смены функции, так как целом свою прежнюю основную функцию не утратил, а лишь расширил в результате указанного развития. Пожалуй, можно было бы говорить о субституции целомом половых путей. Наличие указанного выше эпителия в составе мезотелиальной выстилки следует рассматривать как в значительной степени выраженное явление меторизиса В. М. Шимкевича (1908).

Наиболее ярко явление меторизиса выступает в строении выстилки целома амфибий. Наши исследования показывают, что описанный в литературе половой диморфизм в строении мезотелия лягушки (С. Н. Насонова, 1937) действительно имеет место. Однако является ли это различие характерным для всей выстилки вторичной полости тела или только для ее определенных мест, остается неизвестным. Изучение топографии мезотелия позволило установить, что половое различие в его строении имеется только в пристеночном листке и то не на всем протяжении. У самцов мезотелий на всем протяжении целома является однородным и лишен реснитчатых клеток, у самок выстилка вентральной и боковых стенок постоянно содержит различного размера островки реснитчатых клеток. Наличие их придает выстилке этой зоны своеобразный вид и дает основание всю выстилку целома самок разделить на два отдела. Один является специфичным для них и составляет выстилку вентральной части целома, другой — сходен по строению с мезотелием самцов. Он находится на всем протяжении висцерального листка и в небольшой части париеального, связанного с дорсальной стенкой туловища. Различие в строении между этими двумя отделами выстилки чрезвычайно большое. Граница между ними выступает очень четко (рис. 55). Кое-где дорсальная часть выстилки вдается в вентральную в виде выростов или островков различной величины, которые также на всем протяжении резко отграничены. Постепенные переходы между ними совершенно отсутствуют (рис. 56).

Вначале рассмотрим тот отдел выстилки целома, который входит в состав висцерального листка. Он представляет тонкий пласт, образованный одним рядом сильно уплощенных клеток, имеющих полигональные очертания. Наружная поверхность клеток ровная. Она лишена каких-либо признаков дифференцировки. Некоторым клеткам свойственно состояние амитоза, при этом их ядра находятся на разных стадиях перешнуровывания. Митотического деления клеток встретить не удается. Эта часть выстилки является типичным мезотелием.

Следует особо остановиться на участке мезотелия, который покрывает вольфово тело (рис. 57). Он представляет интерес в том отношении, что на поверхности его открывается ряд воронок первичной почки, выстланных эпителием нефродермальной

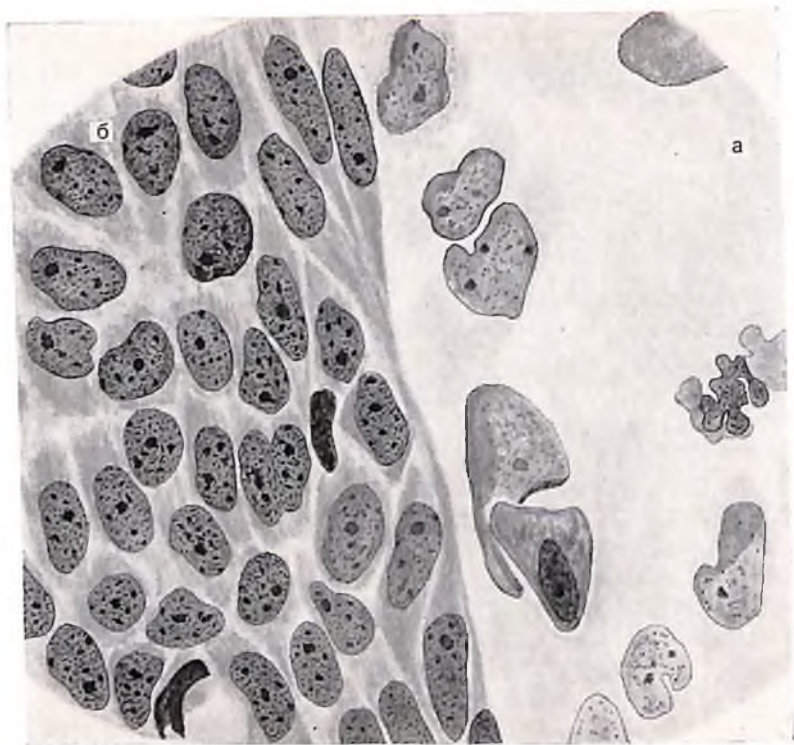


Рис. 55. Стык мезотелия с реснитчатым эпителием яйцевода самки лягушки. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.
а — мезотелий; б — эпителий яйцевода; в — мезотелий.

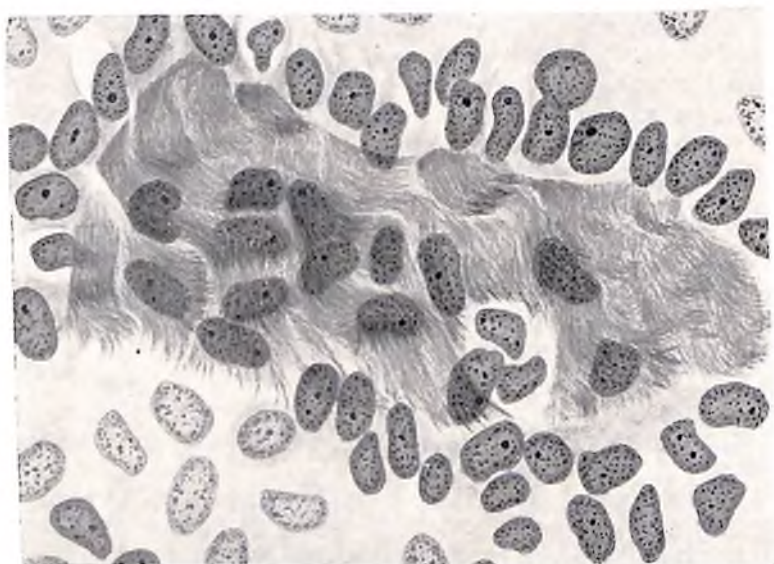


Рис. 56. Островок реснитчатых клеток в пристеночном мезотелии. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

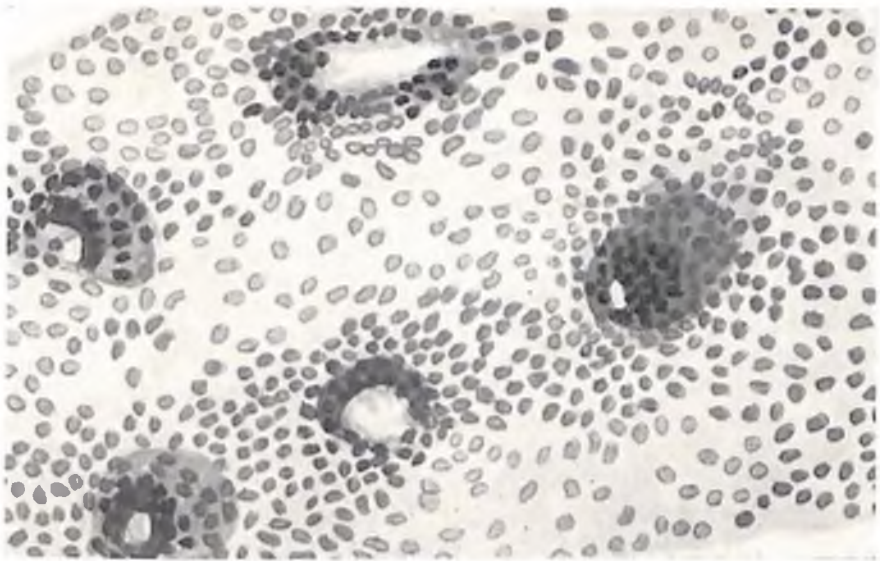


Рис. 57. Мезотелий вольфова тела с открывающимися на его поверхности рудиментарными воронками первичной почки. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 6.

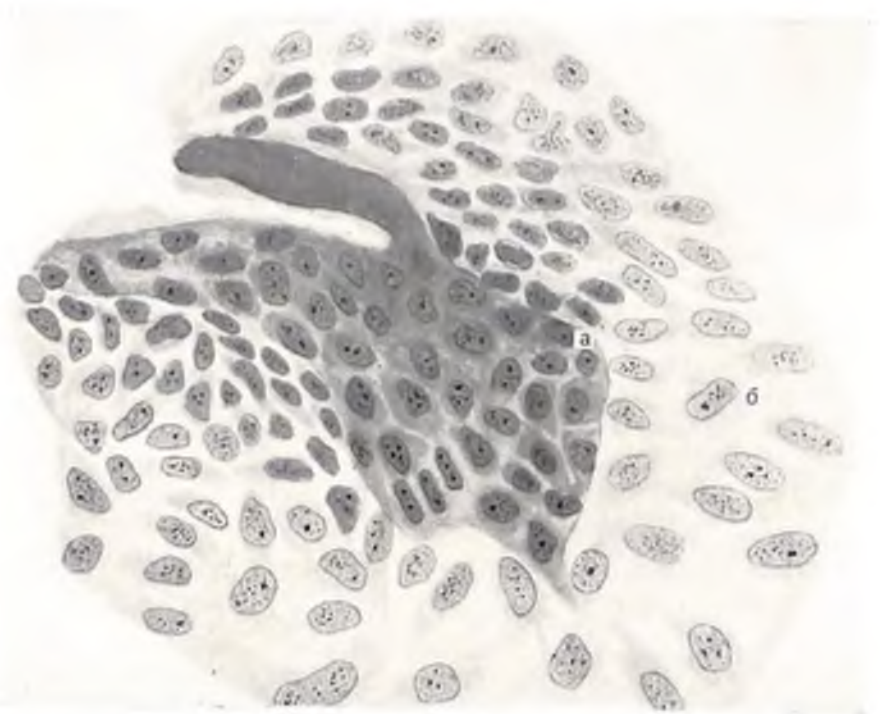


Рис. 58. Стык эпителия воронки первичной почки с мезотелием. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 5, об. нм. 1/16.
а — эпителий почки; б — мезотелий.

природы. Эти воронки несут рудиментарный характер. Плоскостные, пленочные препараты дают возможность детально рассмотреть как строение эпителия воронки, так и его переход в мезотелий, что наблюдается по краю воронок, имеющих неровные контуры. Вследствие этого ширина ободка нефродермального эпителия, окружающего просвет канальца, неодинакова. Однако стык этого эпителия с мезотелием выступает достаточно отчетливо. Пласт эпителия воронок по сравнению с мезотелием более мощный, вследствие чего он более интенсивно окрашивается. Клетки эпителия выше, чем клетки мезотелия, при этом размер вертикальной оси кое-где превышает размер горизонтальной. На вертикальных срезах на апикальной поверхности клеток удается видеть короткие реснички. Все это придает нефродермальному эпителию особый вид, отличный от мезотелия.

Мезотелий, непосредственно примыкающий к воронке, несколько изменен по сравнению с более удаленным: он несколько толще, клетки его более мелкие и высокие, вследствие чего ядра в пласте расположены более тесно. Подобные изменения в мезотелии выражены не всюду. Они несколько сглаживают резкость границы, которая, однако, на всем протяжении отчетливо видна.

При исследовании мезотелия вольфова тела у большого числа животных, не только самок, но и самцов, не удалось встретить сколько-нибудь значительного разрастания эпителия воронок в составе выстилки целома. Как правило, он выявляется в виде небольшого участка, покрывающего воронку. Таким образом, нет никаких оснований допускать возможность его значительного разрастания в составе выстилки целома. Для подобных утверждений не дают повода и поставленные нами опыты по репаративной регенерации мезотелия вольфова тела. Несмотря на то что мезотелий вольфова тела повреждался на значительном протяжении, рост эпителия открывающихся на его поверхности мочевых канальцев ограничивался небольшим участком в виде ободка, окружающего устье канальца (рис. 58). Поэтому нет никаких оснований считать, что реснитчатые клетки в составе мезотелия самок лягушек имеют нефродермальную природу. Все приведенное выше показывает, что дорсальная часть выстилки целома, входящая в состав всего висцерального и небольшой части париетального листков, имеет однородный состав. Этой ткани свойственны те же основные черты строения, что и мезотелию самцов.

Иной вид имеет выстилка вентрального отдела целома самки лягушки. Эта ткань неоднородна. Наряду с более крупными плоскими клетками, лишенными ресничек, здесь находятся островки мелких кубических клеток с ресничками на поверхности. Островки реснитчатых клеток имеют различную величину и форму. Наиболее мелкие из них состоят всего из двух или трех реснитчатых клеток. Однако некоторые островки достигают зна-

чительных размеров и содержат несколько десятков таких клеток. Большинство островков расположены вдоль тела и слегка вытянуты. Островки мезотелия разных участков стенки расположены более или менее равномерно; лишь с приближением к устью яйцевода они постепенно укрупняются и располагаются все более тесно между собой, сливаясь в один общий однородный пласт реснитчатого эпителия, который переходит далее в стенку яйцевода и образует его выстилку. Эти участки перехода островков реснитчатых клеток в эпителий яйцевода весьма отчетливо выступают на плоскостных препаратах (рис. 59). На основании того что островки реснитчатого эпителия выстилки целома и реснитчатый эпителий яйцевода имеют общие черты строения и переходят друг в друга, можно считать их единой эпителиальной тканевой системой. Островки реснитчатых клеток следует рассматривать как эпителий яйцевода, распыленный в составе выстилки целома вентральной и боковых стенок туловища.

Для подтверждения этого положения необходимо рассмотреть строение выстилки в парietальном листке серозной оболочки у годовалых лягушек-самок. Здесь полиморфный характер выстилки целома находится еще на ранних стадиях развития. Основу выстилки составляет мезотелий, в который со стороны яйцевода мигрируют в радиальном направлении клетки эпителия яйцевода. Они имеют иной вид, чем клетки мезотелия. Форма их неопределенна: одни из них слегка вытянуты, другие имеют округлые очертания (рис. 60). Они более интенсивно окрашиваются по сравнению с клетками мезотелия. Подобные клетки лежат поодиночке или парами на некотором расстоянии друг от друга. Многие из них находятся в состоянии амитоза. Размножение этих клеток и их дифференцировка в дальнейшем приводят к образованию островков реснитчатого эпителия в составе выстилки целома.

Подобные разрастания реснитчатого эпителия яйцевода в составе мезотелия связаны с тем, что к основной функции целома присоединяется еще функция выведения половых продуктов. Островки реснитчатого эпителия в его выстилке способствуют продвижению половых клеток в сторону устьев яйцеводов. Внедрение эпителия яйцевода в состав мезотелия является ярким примером меторизиса Шимкевича.

При сопоставлении двух рассмотренных выше примеров меторизиса в выстилке целома у многои и лягушки ярко выступает их количественное различие: В первом примере весь эпителий яйцевода вошел в состав выстилки целома, во втором — лишь часть его в виде рассеянных островков реснитчатых клеток. Однако основной специфической выстилкой целома является мезотелий, имеющий свойственные ему гистотипические признаки.

Выстилка целома высших позвоночных животных и человека представлена исключительно мезотелием. В составе ее отсутствуют ткани других функций, если не считать покрывающий во-



Рис. 59. Переход эпителия кишечника в выстилку целома лягушки. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 6.

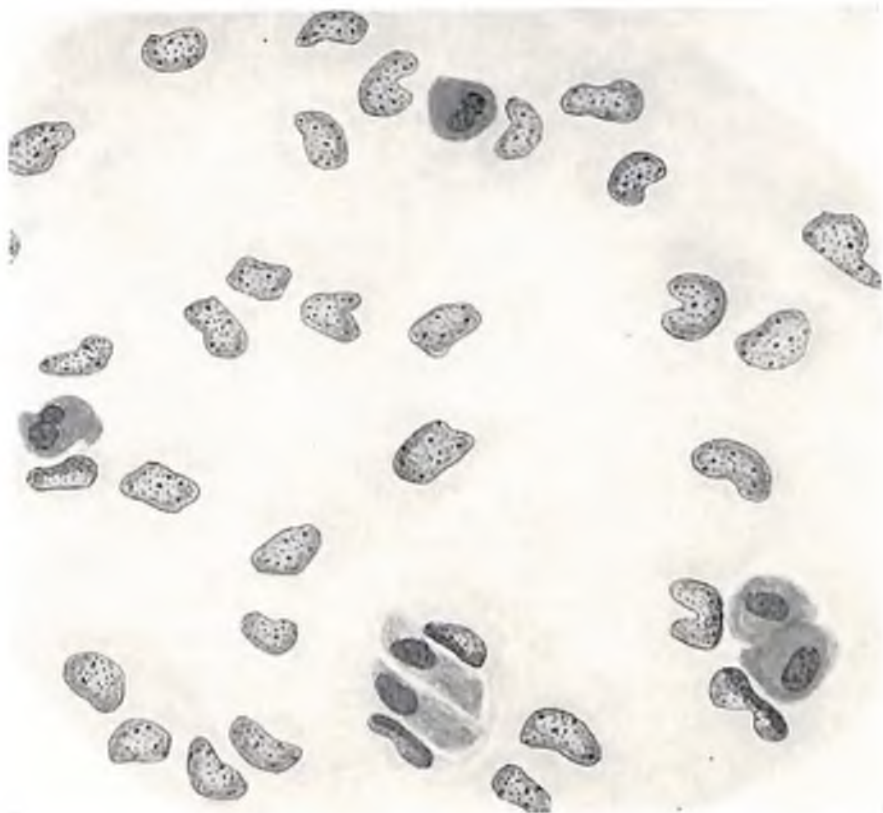


Рис. 60. Пристеночный мезотелий однолетней самки лягушки. В составе мезотелия — отдельные клетки и группы клеток эпителия яйцевода. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 8, об. 8.

ронки яйцевода и ее бахромки реснитчатый эпителий половых путей, а также клеток защитной функции ткани внутренней среды, проникающих через мезотелий в полость тела (лимфоциты, моноциты, гистиоциты, нейтрофилы). Мезотелий млекопитающих служит предметом многих исследований. Большинство работ касается мезотелия брюшины. Менее широко изучался мезотелий, выстилающий плевроальные полости. Наименьшее внимание исследователей привлекал мезотелий перикарда и эпикарда.

В целях сопоставления с ранее изложенными данными, коротко остановимся на некоторых особенностях клеточной дифференциации мезотелия в составе брюшины млекопитающих животных и человека. Мезотелий у названных животных и человека имеет весьма сходные гистологические черты и обладает мономорфностью. Он представляет собой тонкий пласт, образованный одним рядом плоских клеток, имеющих полигональные очертания (при рассмотрении с поверхности). Апоикальный полюс

клеток лишен каких-либо признаков дифференцировки. Изучение мезотелия под электронным микроскопом позволяет установить наличие на свободной поверхности клеток микроворсинок. Однако их не следует считать признаком особой дифференцировки, поскольку эти структуры весьма изменчивы и преходящи, а по своему строению не отличаются от остальной цитоплазмы. Толщина мезотелиального пласта в разных участках целома может значительно изменяться. На поверхности некоторых органов (селезенка, печень и др.) клетки мезотелия бывают высокими. Причем вертикальная ось иногда превышает горизонтальную.

В нормальных условиях все клетки мезотелия находятся в интерфазе, и подавляющее большинство из них являются одноядерными. Среди них в небольшом числе встречаются двухъядерные клетки, которые следует рассматривать как одну из наиболее продолжительных стадий amitotического деления. Клетки с большим числом ядер в нормальном мезотелии брюшины отсутствуют. В рассматриваемом отделе целома они появляются лишь в реактивно измененном мезотелии при репаративной регенерации. Наиболее характерными для клеточной дифференцировки мезотелия являются различные стадии перешнуровывания ядер. В отдельных участках амитозов бывает так много, что в одном поле зрения микроскопа они наблюдаются в подавляющем числе клеток (рис. 61). Вместе с этим совершенно отсутствуют митозы; наряду с амитозами они сравнительно редко наблюдаются в мезотелии большого сальника. В этой части серозной оболочки мезотелий находится в реактивном состоянии, по-видимому, ввиду частого растяжения, вызванного колебаниями внутрибрюшного давления. Следует также отметить, происходит миграция гистиоцитов, покрывающего млечные пятна, сальник здесь имеет вид продырявленного.

Клеточная дифференцировка мезотелия проявляется в его основной кроющей функции, причем в клетках увеличивается количество эктоплазмы и в связи с этим происходит количественное изменение ядерно-цитоплазменного отношения. Этот показатель клеточной дифференцировки был использован В. Ф. Иварегенерации мезотелия пристеночной брюшины мышей. Карно- и цитометрические данные показывают, что около 80% клеток чие от них находятся на разных стадиях amitotического деления. Те из них, которые вступают в амитоз, имеют наиболее крупные ядра, тогда как клетки, возникшие в результате амитоза, содержат самые мелкие ядра. Данные цитометрии позволили автору выявить направление дифференцировки мезотелия физиологической регенерации и установить, что репродукция клеток в условиях пристеночной брюшины осуществляется исключительно путем амитоза.

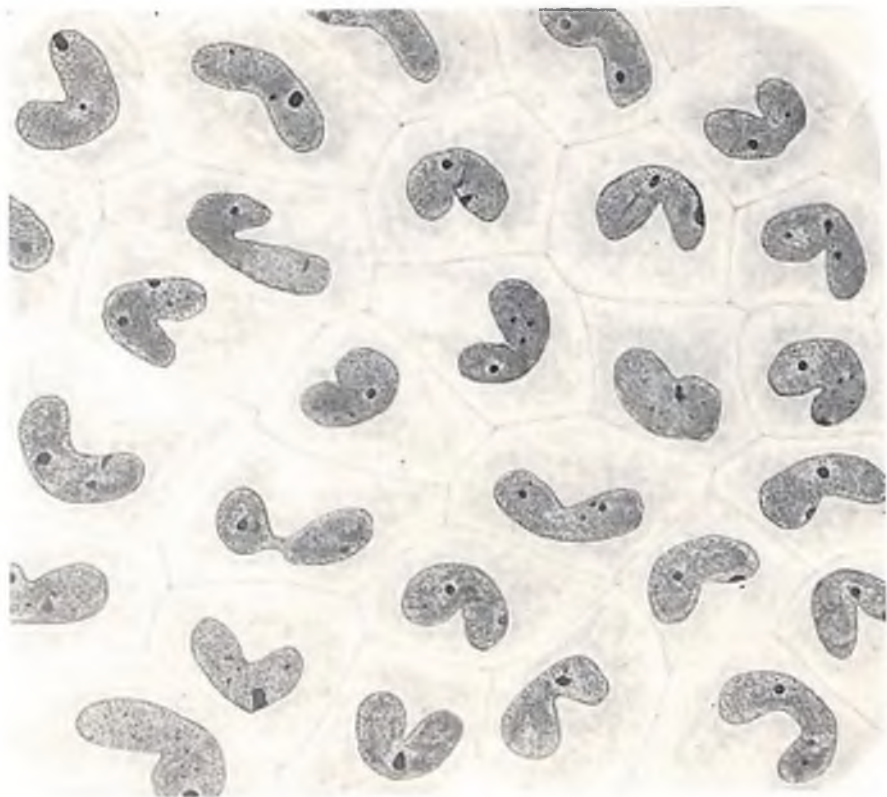


Рис. 61. Мезотелий пристеночной брюшины. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

Данные экспериментальных исследований В. Ф. Ивановой (1963) показывают, что действие гипотонического фактора, вызванного введением в полость брюшины дистиллированной воды, изменяет нормальную динамику клеточной дифференцировки мезотелия. С момента введения и до конца первых и вторых суток опыта увеличиваются ядерно-цитоплазмические отношения, что указывает на некоторую утрату клетками их основной кроющей функции. Это можно рассматривать как их дедифференцировку. С третьих суток опыта ядерно-цитоплазмические отношения начинают постепенно уменьшаться и достигают вновь нормального состояния к 6-м суткам. Очевидно, в соответствии с указанными изменениями в клетках мезотелия появляются митозы. Их количество постепенно нарастает и настолько значительно, что в отдельных участках мезотелия лишь одна треть клеток остается в интерфазе. Сопоставляя клеточную дифференцировку в нормальном и реактивно измененном мезотелии, нетрудно видеть, что одни и те же клетки, которые до начала опыта находились в интерфазе и делились путем amitоза, при воздействии гипо-

тонического фактора делятся путем митоза. Из этого следует, что в развитии мезотелия наблюдается чередование амитоза с митозом. Этот факт был известен и ранее, еще в 30-х годах, при исследовании клеточной дифференцировки мезотелия в нормальных и экспериментальных условиях (С. И. Щелкунов, 1936). Однако ему не придавали столь важного значения, как в настоящее время. В тот период эти два явления относили к жизнедеятельности разных клеток, считая способными к митозу лишь малодифференцированные, камбиальные клетки, а к амитозу — клетки высокодифференцированные. В опытах В. Ф. Ивановой чередование амитоза и митоза наиболее убедительно выступает, во-первых, благодаря удачно подобранному фактору, вызывающему реактивное состояние мезотелия без гибели его клеток, и, во-вторых, ввиду более глубокого анализа клеточной дифференцировки на основе учета изменений ядерно-цитоплазмических отношений.

Более значительные отклонения от нормального хода дифференцировки клеток мезотелия В. Ф. Иванова наблюдала в опытах с использованием сильнодействующего фактора — раствора соляной кислоты различной концентрации, при этом мезотелий на большом протяжении дегенерировал. На месте повреждения оставались жизнеспособными лишь небольшие островки мезотелия и его отдельные клетки, которые служили источником восстановления мезотелия. В ходе образования регенерата имели место амитозы и митозы, в результате чего возникали различного размера многоядерные клетки и симпласты. Особенно важным являлось то, что ядра в них вели себя различно. В одних многоядерных структурах они одновременно, синхронно делились, в других — митозы протекали асинхронно. Вместе с этим имелись также многоядерные структуры, в которых только часть ядер делилась, а другая находилась в состоянии интерфазы (рис. 62).

Различные варианты состояний многоядерных структур позволяют признать, что развитие их клеточных территорий протекает гетерохронно. Они в значительной степени самостоятельны, индивидуализированы и идентичны одноядерным клеткам. На этом основании многоядерные клетки и симпласты следует считать многоклеточными структурами.

Мезотелий плевры имеет те же гистологические признаки, что и мезотелий брюшины. Он представляет собой равномерный толщины пласт, состоящий в основном из одноядерных клеток; двухъядерные клетки являются стадией амитотического деления. Наряду с этим имеются клетки с перешнуровывающимися ядрами. В нормальных условиях все клетки мезотелия плевры находятся в интерфазе. Митозы отсутствуют. Условия существования мезотелия плевры по сравнению с условиями жизнедеятельности мезотелия брюшины более постоянны. Обращенные друг к другу пласты мезотелия паристального и висцерального листков плевры менее смещаемы по сравнению с аналогичными пластинами в по-

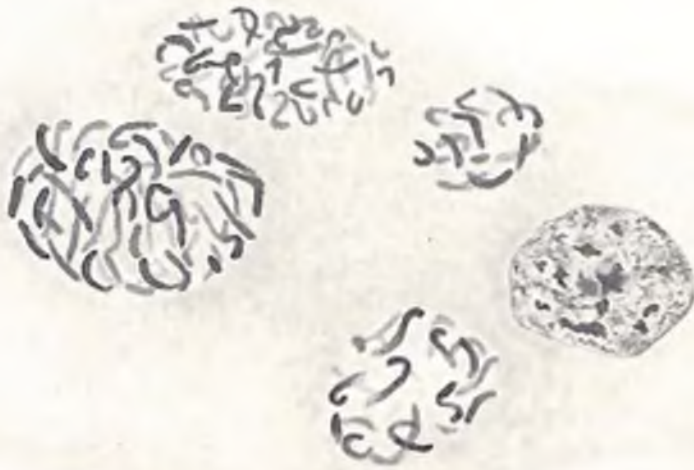


Рис. 62. Многоядерная клетка в составе регенерата мезотелия. В четырех ядрах — профаза митоза, в пятом ядре — интерфаза. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

лости брюшины. Это находит отражение в клеточной дифференцировке мезотелия. Одной из этих особенностей служит то, что в начале процесса репаративной регенерации мезотелия пристеночной плевры возникают вместе с небольшими многоядерными клетками значительного размера симпласты, содержащие сотни ядер (В. Ф. Иванова, 1960).

Симпласты образуются в результате многократно повторяющихся перещипываний ядер без последующей цитотомии. Позднее они расчлениаются на мелкие многоядерные и одноядерные клетки. Вычленение одноядерных клеток начинается не только по краю симпластов, но и в его центральной части. По-видимому, это можно объяснить тем, что дифференцировка клеточных территорий симпластов происходит гетерохронно, т. е. так же, как это наблюдается в раздельноклеточной структуре мезотелиального пласта. В регенерате мезотелия наряду с амитозами имеют место и митозы. В отдельных опытах В. Ф. Ивановой в составе мезотелиального регенерата плевры имелись островки реснитчатых одноядерных и многоядерных клеток. По-видимому, в этих опытах повреждалась не только плевра, но и поверхностная структура дышащей части легких. Благодаря этому создавались условия для разрастания по раневой поверхности вместе с мезотелием и эпителием ацинусов. В соответствии с этим наличие реснитчатых клеток во вновь образованном мезотелии следует рассматривать как экспериментально вызванный меторизис.

Мезотелий околосердечной полости, находящейся в составе перикарда и эпикарда, отличается от мезотелия брюшины и

плевры тем, что в нормальных условиях содержит различного размера многоядерные клетки и симпласты. Подобные структуры в мезотелии брюшины и плевры возникают лишь при реактивных изменениях. Исходя из этого, следует признать, что мезотелий околосердечной полости пребывает в реактивном состоянии и в нормальных физиологических условиях. Очевидно, это состояние можно объяснить тем, что ввиду непрерывной работы сердца мезотелий испытывает его механическое ритмическое воздействие. Вместе с этим условия жизнедеятельности мезотелия в разных местах околосердечной полости неодинаковы. В составе перикарда мезотелий не подвергается растяжению, синхронному сокращению сердечной мышцы, так как основу перикарда составляет упругая фиброзная соединительная ткань. Он испытывает действие скользящего по его поверхности эпикарда. В нескольких иных условиях находится мезотелий эпикарда. Кроме скользящего действия о перикард, он непрерывно осуществляет ритмические растяжения, синхронные с действием сокращающейся мышцы сердца. Поэтому он находится в наиболее выраженном реактивном состоянии.

Наличие в выстилке околосердечной полости многоядерных структур было отмечено в работе В. Н. Тонкова еще в начале нашего века (1903). Позднее они наблюдались другими исследователями. Однако развитие многоядерных структур мезотелия не было прослежено в гистогенезе.

В последнее время развитие указанного мезотелия в нормальных и экспериментальных условиях было рассмотрено в работе Л. С. Чижиковой (1975). Автор исследовала гистогенез мезотелия перикарда и эпикарда в эмбриогенезе человека и изменение этой ткани в эксперименте (на кошках) при действии различных экстремальных факторов. Мезотелий изучался у зародышей человека начиная с возраста 5—6 нед и в последующие сроки развития, включая поворожденного. Для определения уровня клеточной дифференцировки Л. С. Чижикова производила цитометрию и определяла ядерно-цитоплазматические отношения.

У ранних зародышей этот показатель был весьма с тизким к показателю, характеризующему уровень дифференцировки клеток зачатка. Это состояние мезотелия отражает начало тканевого этапа гистогенеза. На протяжении его клеточная дифференцировка характеризуется постепенным уменьшением ядерно-цитоплазматических отношений вследствие развития кроющей функции, интенсивным amitotическим делением клеток и нарастанием количества многоядерных клеток и симпластов. Особенно много этих структур возникает в мезотелии эпикарда. В конце эмбриогенеза в составе мезотелия эпикарда устанавливается строго определенная топография многоядерных структур. Более резко этот признак выражен в мезотелии эпикарда у взрослого человека, а также и у взрослых животных (мышь, крыса, кролик). Мезотелий эпикарда Л. С. Чижикова разделила на 5 зон. Во всех зонах мезотелия имеются одноядерные клетки с высоким

ядерно-цитоплазмным показателем, которые служат источником физиологической регенерации. Вместе с этим здесь находятся многоядерные клетки и симпласты, количество и степень развития которых в разных зонах сильно варьируют. Это указывает на то, что реактивное состояние мезотелия в 5 зонах различное. По-видимому, в этом явлении находит отражение различная степень сокращения сердечной мышцы.

Реактивное состояние выстилки околосердечной полости, наблюдаемое в нормальных условиях, еще более усиливается в эксперименте под воздействием различных повреждающих факторов. В зависимости от особенностей воздействия изменения мезотелия имеют различный характер. В условиях временной гипотонии в клетках мезотелия повышается вегетативная деятельность. Это выражается в усиленном росте ядер и интенсивной amitotической деятельности. По-видимому, такое состояние обуславливается в первую очередь повышенным синтезом нуклеиновых кислот и белков. В ранее существующих многоядерных структурах происходит цитотомия, и они расчлняются на одноядерные клетки. Все перечисленные отклонения от нормального хода клеточной дифференцировки носят временный характер, и очень скоро дифференцировка клеток возвращается на исходный уровень.

При действии солевого раствора, вызывающего в околосердечной полости временную гипертензию, часть мезотелиального покрова проявляет способность к пролиферации, что выражается в клеточной дифференцировке мезотелиального регенерата при перекрытии им раневой поверхности (см. выше).

Совершенно новым, ранее не исследованным фактором, влияющим на ход клеточной дифференцировки мезотелия, является локальное повышенное растяжение сердечной мышцы в результате ее частичной дегенерации, вызванной экспериментально. В этом месте мезотелиальный пласт расчлняется и временно превращается в сетчатую структуру, причем распада клеток не происходит (рис. 63). Адекватно новым условиям мезотелий восстанавливается. Данные этих опытов показывают, что клеточная дифференцировка мезотелия эпикарда находится в корреляции с деятельностью сердечной мышцы. Нарушение деятельности последней изменяет ход дифференцировки клеток.

Иное влияние на клеточную дифференцировку мезотелия оказывает действие протеолитического фермента (трипсин). В результате этого клетки мезотелия утрачивают специфическую часть и приходят в дедифференцированное состояние. Одновременно многоядерные структуры расчлняются на одноядерные, а последние также дедифференцируются. Вследствие этого клетки в значительной степени теряют свою кроющую функцию и проявляют усиленно вегетативную деятельность. Позднее они претерпевают вторичную дифференцировку.



Рис. 63. Реактивные изменения мезотелия эндокарда на месте частичной дегенерации мышечной оболочки сердца. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

Данные Л. С. Чижиковой показывают, каким образом в разных условиях изменяется ход клеточной дифференцировки мезотелия околосердечной сумки. Они с разных сторон характеризуют природу мезотелия и особенности дифференцировки его клеток.

Ткани кровеносной системы

Исключительное значение в выполнении трофической функции организма имеет кровеносная система, которая в ходе эволюции постепенно приобрела особо сложную структуру у высших позвоночных животных и человека. Развитие этой системы протекало в тесной связи с развитием тканей внутренней среды. Органами которой она является. Ее существование обуславливается внутренним обменом, кроме того, она прямо связана с обменными реакциями организма с внешней средой. В целом сосудистая система определяется постоянно существующими и меняющимися отношениями организма с окружающей средой. Отсюда и все стороны пограничной функции, выполняемой эпителиальными тканями (дыхательная, выделительная, пищеварительная, защитная и др.), представляют различные обменные реакции организма со средой. Они совершаются также при непрерывном участии кровеносной системы.

Являясь основой в системе внутренней среды и будучи связанной со всеми другими структурами, она приобрела интегрирующее влияние в составе организма. Особенно важной в этой интеграции является ее связь с нервной и эндокринной системами. Участвуя во всех обменных реакциях организма, кровеносная система имеет исключительное значение при развитии всех патологических процессов. Ее изменения в этих условиях приводят к нарушению многих сторон функции, а в случае глубокого ее поражения — к отмиранию части или гибели всего организма.

Кровеносная система относится к структурам, обладающим большой потенцией к развитию. Она способна перестраиваться и адаптироваться в весьма широких пределах. На месте травмы в ходе развития соединительнотканного регенерата происходит новообразование капилляров. В дальнейшем часть из них развивается в мелкие, а в некоторых случаях — среднего калибра артерии и вены. Новообразование сосудов наблюдается и в различных условиях патологии, например при облитерирующем эндартериите как компенсаторный процесс вследствие исключения магистральных стволов. При этом изменяется архитектура кровеносной системы. Особенно изменчивыми и пластичными представляются капилляры, которые в обычных условиях могут частично запустевать. Вместо них в соседних участках развиваются новые капилляры.

Происхождение кровеносной системы в ходе органической эволюции животных стало изучаться во второй половине прошлого столетия в связи с интенсивной разработкой теории зародышевых листков и теории гастрей.

Наеkel (1877) на основе этих двух теоретических положений пытался выявить единый план происхождения мезодермы у всех животных. В связи с возникновением мезодермы многие исследователи искали пути выявления начала развития кровеносной системы. Однако выяснилось, что дать общее

объяснение происхождению мезодермы и кровеносных сосудов невозможно. Вследствие этого были высказаны разные мнения в отношении происхождения кровеносной системы. Так, Bütschli (1883) предложил «бластоцельную теорию» возникновения сосудов. Сосудистое ложе трактовалось как дериват первичной полости тела. Bürger (1895), Nussbaum и Oхлер (1910) показали, что у немуртин, где впервые возникают сосуды, последние не имеют никакой связи с бластоцелем. По их мнению, просвет сосудов личинки возникает на месте разжижения основного студенистого вещества соединительной ткани. О. Hertwig и R. Hertwig (1881) предложили «схизоцельную теорию», согласно которой сосудистый просвет возникает из щелей, имевшихся в мезенхиме между различными органами. Vejdowsky (1905) высказал «теорию гемоцеля», трактующую образование первичных сосудов из кишечного эпителия. У базальной поверхности этой ткани образуются скопления трофической жидкости. Имеющиеся здесь, по мнению автора, энтодермальные клетки — «эндотелий» — ограничивают скопление жидкости, образуя тем самым сосуд. Последний разрастается и приводит к образованию всей кровеносной системы. Lang (1903) высказал «трофоцельную теорию», суть которой состоит в том, что из мешков целома обособляются сосуды. В этом случае эндотелий сосудов возникает непосредственно из мезотелия целома. Fernandez (1905) полагал, что в развитии кровеносной системы принимают участие два компонента. Первичным является проводящий аппарат, представленный эндотелием, развивающимся из этой ткани. Вторичным компонентом служит пропульсаторный аппарат, появляющийся из мезотелия вторичной полости тела. Поскольку у немуртин вторичная полость тела отсутствует, существует только проводящий аппарат. His (1901) выдвинул «теорию ангиобласта», согласно которой существует особый рано выделяющийся из мезенхимы зачаток эндотелия сосудов — ангиобласт. Н. А. Ливанов (1914) трактует кровеносную систему как производный отграниченный образований — парабласт. А. А. Максимов (1927), изучая условия, считал эндотелий производным мезенхимы. Он убедительно показал общий мезенхимный источник развития эндотелия и клеток крови. Наиболее глубокий анализ истории развития соединительной ткани, в том числе и тканей сосудистой стенки, был сделан А. А. Заварзинным в его последней монографии «ки системы тканей внутренней среды».

Указанные выше теории происхождения кровеносной системы (бластоцельная, схизоцельная, гемоцельная, трофоцельная), а также воззрения по этому вопросу Fernandez и Н. А. Ливанова не имеют достоверных фактов для своего подтверждения и в настоящее время имеют лишь историческое значение. Несмотря на это, «трофоцельная теория» Ланга до недавнего времени имела отдельных сторонников (Hausmann, 1935; Н. Г. Хлопин, рассматривается в историческом плане как высокоспециализированный участок мезотелиальной выстилки вторичной полости тела. Полная несостоятельность этой гипотезы подтверждается наличием эндотелия у немуртин, у которых сосуды возникают впервые, а целом как таковой отсутствует.

Для понимания развития эндотелия сосудов у позвоночных некоторые исследователи (Н. Г. Хлопин, 1946; Minot, 1910; Sarsimого от мезодермы и мезенхимы самостоятельного, независимого от мезодермы и мезенхимы зачатка — ангиобласта. Однако следует заметить, что большинство гистологов рассмат-

ривают эндотелий сосудов у позвоночных с позиции А. А. Максимова и А. А. Заварзина как производное соединительной ткани.

Происхождение кровеносной системы в сущности представляет собой проблему происхождения эндотелия. Развитие последнего нельзя рассматривать в отрыве от ткани внутренней среды. Отсутствие в литературе гистологических данных по затронутому вопросу не позволяет с достоверностью характеризовать развитие и строение сосудов беспозвоночных. На основе имеющихся данных принято считать, что сосуды беспозвоночных, как правило, лишены непрерывной эндотелиальной выстилки. Отдельные клетки на внутренней поверхности сосудов рассматриваются как осевшие клетки крови. Наличие выстилки признается лишь там, где сосуды непосредственно связаны с целомом. Исключения составляют немертины, сосуды которых, по мнению ряда авторов, имеют непрерывную эндотелиальную выстилку. Наличие последней в сосудах позвоночных является бесспорным и, по данным Н. Г. Хлопина, служит их типовым признаком.

Признание у беспозвоночных животных сосудов, лишенных эндотелия, и сосудов, имеющих выстилку, но связанных с целомом, позволило допустить происхождение ее из мезотелия. На первый взгляд, в соответствии с этим находится осуществление функции газообмена выстилкой вторичной полости тела у некоторых беспозвоночных (например, сипункулид). В действительности же приведенный пример указывает на воссоединение целома с кровеносной системой, а не на прямую генетическую связь мезотелия с эндотелием. Как уже указывалось, аналогичные воссоединения целома с другими органами (выделительными, половыми и др.) наблюдаются у некоторых беспозвоночных.

Как известно, у наиболее примитивных животных, например турбеллярий, трофическая функция осуществляется таким образом, что всасываемые стенкой кишки питательные вещества распределяются диффузно через основное вещество ткани внутренней среды. В ходе эволюции качественно иной, более сложной ступенью развития ткани внутренней среды является возникновение в ней кровеносных сосудов. Это наблюдается впервые у немертин. Переход от диффузного распространения в организме необходимых продуктов для жизнедеятельности клеточных структур к циркуляции их по кровеносным сосудам, по мнению Н. А. Ливанова, определяется тем, что некоторая часть основного вещества соединительной ткани приобретает подвижность, выражающуюся в переходе его из состояния геля в состояние золя. Поэтому характерным для сосуда Н. А. Ливанов считает не существование эндотелиальной стенки, а наличие в просвете его жидкой ткани — крови. Вместе с тем он отрицает непрерывность выстилки сосудов у беспозвоночных.

Кровеносная система у немертин представлена в области головы лакунарными пространствами и отходящими от них ка-

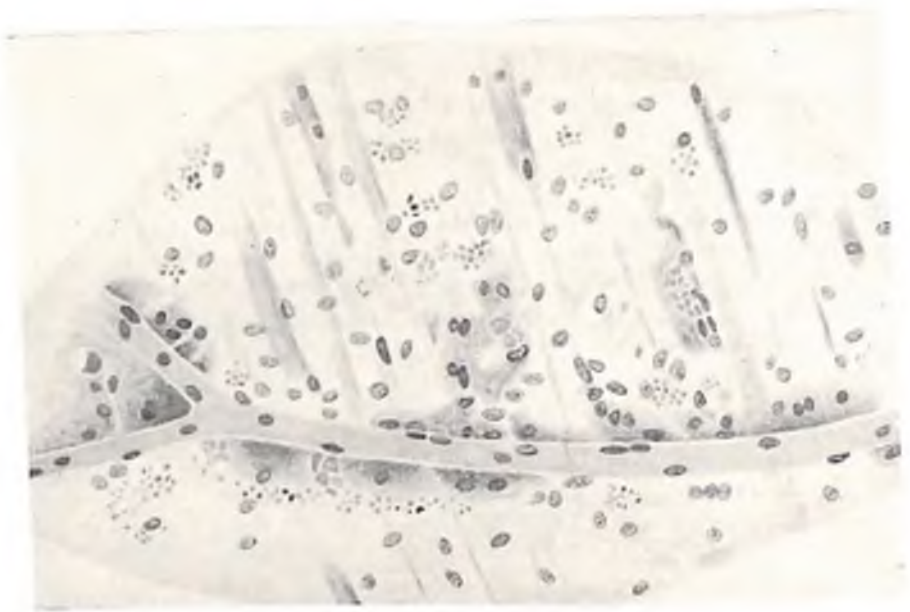


Рис. 64. Кровеносный сосуд вместе с отдельными мышечными волокнами и оболочками, лежащий под пристеночным мезотелием *Alloborhoga caliginosa*. Стенка сосуда образована эндотелием. Плоскостный препарат. Ж. гем. Ок. 5, об. 6.

удально двумя боковыми сосудами. Многие авторы описывают сосудистое русло немуртин, ограниченное на всем протяжении эндотелиальной выстилкой. Однако характер дифференцировки и потенциальные свойства ее остаются неизученными. Недостаточно исследованы кровеносные сосуды также и у представителей других типов беспозвоночных. Нельзя считать достоверным разделяемое многими исследователями положение о том, что кровеносные сосуды лишены непрерывной эндотелиальной выстилки. По-видимому, основанием для этого послужили картины поперечных срезов сосудов, на которых ядросодержащие части эндотелиальных клеток часто отсутствуют. Нами исследовались препараты, где кровеносные сосуды наблюдались на значительном протяжении. Для примера рассмотрим строение сосудов у двух представителей аннелид — *Lumbricus terrestris* и *Arenicola marina*.

На рис. 64 представлен плоскостной препарат париетального листка серозной оболочки вместе с прилежащими к нему мышечными элементами и кровеносным сосудом. Последний на конце делится на две ветви. Стенка сосуда образована сильно уплощенными эндотелиальными клетками. Их ядра имеют овальную форму, продольная ось направлена вдоль сосуда. Ядра пахнутся на значительном расстоянии друг от друга. Снаруж

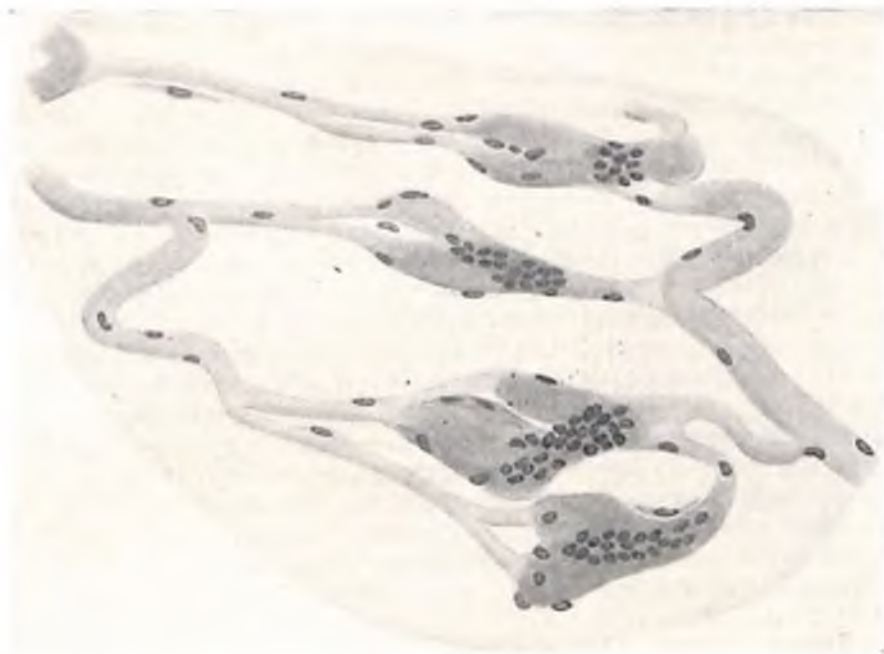


Рис. 65. Изолированные кровеносные сосуды от хлорогенной ткани. Стенки сосудов и лакун образованы эндотелием. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 5, об. 6.

к стенке сосуда прилегают отдельные клетки, имеющие различное строение. Одни из них богаты цитоплазмой, которая интенсивно окрашивается. Это необласты. Другие клетки тонкие, вытянутые вдоль сосуда и тесно связаны с эндотелием. Кое-где удается выделить сосуды из окружающей ткани. Подобный препарат представлен на рис. 65. Изображенная на нем сеть сосудов относится к выделительному аппарату. В ее составе имеется крупный сосуд, от которого по направлению к лакунам отходят приносящие сосуды. Кроме того, здесь имеются сильно расширенные лакуны, содержащие скопления клеток, относящихся к циркулирующей в сосудах гемолимфе. От лакун отходят выносящие сосуды, впадающие в общий широкий сосуд. На всем протяжении перечисленные сосуды, в том числе и лакуны, имеют слой эндотелиальных клеток с продольно вытянутыми ядрами. Оба рассмотренных плоскостных эндотелиальных слоя свидетельствуют о наличии в стенке сосудов непрерывного слоя эндотелия, клетки которого представляются чрезвычайно растянутыми. Вследствие этого на многих срезах сосудов ядра эндотелиальных клеток отсутствуют. Эндотелий лежит на мембране основного вещества, играющего в стенке сосуда роль опорной структуры. Изучая сосуды лишь на срезах, многие исследователи не могли видеть

непрерывности эндотелиального пласта и описывали кровеносные сосуды как лишенные эндотелия.

Что касается кровеносных сосудов животных других типов беспозвоночных, то они изучены крайне слабо. Имеющиеся в литературе краткие сведения об их строении позволяют считать, что в принципе они сходны с рассмотренными сосудамиannelид.

Более широко исследовались сосуды позвоночных, в меньшей степени — низших, более подробно — высших. Наиболее подробно изучались кровеносные сосуды млекопитающих животных и человека как в нормальных и экспериментальных условиях, так и при различной форме патологии.

Кровеносная система позвоночных животных и человека относится к тем структурам внутренней среды, развитие которых, как и у беспозвоночных животных, наиболее рано проявляется в мезенхиме, при этом одновременно и в тесной связи с развитием клеток крови. Образование этих структур в онтогенезе представляет начальный этап преобразования мезенхимы и служит проявлением ею трофической функции. У позвоночных, имеющих в эмбриогенезе провизорные органы, этот процесс тканевой дифференцировки несколько раньше выявляется во внезародышевой мезенхиме по сравнению с зародышевой.

Ткани сосудистой стенки возникают в эмбриогенезе в определенной последовательности. Раньше всего появляется эндотелий, ограничивающий от окружающей мезенхимы возникшие вместе с ним скопления первичных кровяных клеток. Первое время эндотелиальные клетки способны превращаться не только в эндотелиальные, но и в свободные клетки крови. Способность к гемопозу, свойственная клеткам внутренней оболочки некоторых сосудов круглоротых и рыб, встречается и во взрослом организме.

Что касается других структур сосудистой стенки, то в дальнейшем ходе эмбриогенеза в связи с постепенным развитием гемодинамики лежащая снаружи от эндотелия мезенхима дифференцируется в мышечную и соединительнотканную оболочку. Гистогенез обеих структур в разных сосудах определяется характером имеющейся в них гемодинамики. Во всех сосудах в ходе гистогенеза меди и адвентиции образуется промежуточное вещество в виде аморфного вещества, аргирофильных, эластических и коллагеновых волокон, а также эластических мембран. Это межклеточное вещество представляет дериват развития клеточек. Оно выполняет опорную механическую функцию и с самого начала выступает в виде своеобразной стромы, постепенно, в ходе развития усложняющейся и имеющей в разных сосудах артериального и венозного отделов неодинаковое строение. Поскольку промежуточное вещество в меди сосудов находится в связи с мышечными клетками, постольку сокращение последних не только уменьшает диаметр сосуда, но вместе с этим изменяет степень растяжения всей стромы. Таким образом, мышечная обо-

лочка стенки артерий и вен выступает как структура, связанная исключительно с поддержанием в сосуде свойственной ему гемодинамики.

Несмотря на различную дифференцировку и способность к самообновлению, ткани сосудистой стенки могут и в постэмбриональный период во взрослом организме развиваться из общего источника. В связи с этим возможно явление метаплазии.

В функциональном отношении в стенке сосудистого ложа, за исключением капилляров, различают, во-первых, трофический аппарат, образованный эндотелием вместе с лежащим под ним во многих сосудах субэндотелиальным слоем, и, во-вторых, гемодинамический аппарат, состоящий из гладкой мышечной ткани, которой свойственно промежуточное вещество и которая переходит в соединительную ткань адвентиция. Трофический аппарат в составе сосудистого ложа является непрерывным. В разных участках строение его имеет свои особенности. Стенка капилляров образована исключительно этой структурой. Через трофический аппарат осуществляются все процессы обмена между кровью и окружающими тканями. Его клетки наименее дифференцированы и обладают большой потенцией к развитию. В обычных физиологических условиях, при гипер- и гипофункции, а также при различном раздражении и повреждении сосудистой стенки они служат источником реактивных и пластических преобразований.

Гемодинамический аппарат поддерживает кровяное давление, способствует продвижению тока крови и регулирует его соответственно функциональному состоянию органов. Поскольку перечисленные показатели в разных областях кровеносной системы различны, адекватно им меняются степень развития гладкой мышечной ткани и характер ее промежуточного вещества. Гемодинамика оказывает определенное влияние и на дифференцировку клеток трофического аппарата. Поэтому она является общим важным фактором, хотя и не единственным, обуславливающим гистогенез сосудистой стенки.

Трофическая функция осуществляется в значительной степени через стенки капилляров. Последние представляют собой чрезвычайно обширную по размерам и весьма глубокую по характеру связей область с различными тканевыми структурами. Эту весьма важную часть кровообращения, осуществляемую капиллярами и непосредственно связанными с ними сосудами (прекапиллярные артерии и посткапиллярные вены), принято называть микроциркуляцией. Последняя привлекает большое внимание исследователей, и это оправдано тем, что с помощью ее реализуются все формы обмена веществ. Поэтому значение микроциркуляции в жизнедеятельности организма трудно переоценить. Диаметр капиллярного русла определяется исключительно деятельностью мышечной ткани стенок артерий и вен, непосредственно связанных с капиллярами, поскольку собствен-

ных сократимых элементов стенка капилляров лишена. Что касается фактора, обуславливающего в них движение тока крови, то ему дается различное толкование.

Наибольшее распространение получила теория, согласно которой единственным двигателем крови является сердце, тогда как мышечная оболочка артерий лишь изменяет пресвет сосуда, регулируя тем самым приток крови к различным органам. Этому взгляду была противопоставлена разработанная М. В. Яновским (1922—1923) теория «периферического сердца». Согласно этой теории, во время систолы левого желудочка мускулатура артерий расслабляется, чтобы облегчить поступление в желудочек крови, а во время диастолы сокращается, проталкивая кровь в капилляры. Возбуждающим фактором для мышечной оболочки артерий является пульсовая волна, при этом сокращение совершается не одновременно на всем протяжении артерий, а последовательно, участок за участком в форме перистальтики, следуя за продвижением пульсовой волны. Однако теория «периферического сердца» не нашла значительного круга сторонников. Это объясняется тем, что выявить долю участия сосудистой мускулатуры в продвижении тока крови весьма трудно, поскольку эта деятельность побуждается результатами ритмических сокращений сердечной мышцы и суммируется с ними, а при их отсутствии не проявляется. Выявить наиболее отчетливо этот механизм в кровообращении возможно при изучении сосудистой системы низших позвоночных, у которых развитие сердечной мышцы еще не представляется столь значительным, как это имеет место у высших позвоночных животных и человека. Если признать активное участие сосудистой мускулатуры не только в регуляции тока крови, но и в ее продвижении по сосудам, то в данном случае трудно отрицать значение этого механизма в микроциркуляции. Бесспорно, что изучение клеточной дифференцировки в стенке сосудистого ложа в области микроциркуляции в отрыве от такого фактора гемодинамики, как «периферическое сердце», не может дать о ней полного представления.

Как уже указывалось, наиболее результативным является изучение клеточной дифференцировки и факторов, обуславливающих ее на основе эволюционного принципа. В соответствии с этим вначале необходимо коротко остановиться на дифференцировке тканей кровеносной системы низших позвоночных. У представителей этой группы животных, имеющих жаберное дыхание (круглоротые, рыбы), артериальная часть кровеносной системы разделена на два отдела. Один из них, представленный системой вентральной аорты, связан непосредственно с сердцем. Поэтому влияние сердечной деятельности обуславливает ее эластический тип строения. Второй отдел, представленный системой дорсальной аорты, ведет себя в некотором роде автономно, так как влияние на нее сердечной деятельности ослаблено и передается через кровоток капиллярной сети жабер. Вследствие это-

го дорсальная аорта вместе с отходящими от нее артериями построена по мышечному типу. В указанной архитектонике кровеносной системы отчетливо выявляется влияние сердечной деятельности на гистогенез сосудистой стенки и вместе с этим более отчетливо выступает роль сосудистой мускулатуры в гемодинамике и, в частности, в форме «периферического сердца». Значение этих факторов для клеточной дифференцировки гемодинамического аппарата сосудистой стенки является основным.

У амфибий, имеющих легочное дыхание, эластический тип строения приобретает также и дорсальная аорта, поскольку последняя через ток крови испытывает значительное влияние сердечной деятельности. Однако артериям среднего и мелкого калибра, которые соответственно изменению гемодинамики испытывают это влияние в меньшей степени, свойствен мышечный тип строения.

Рассмотрим основные черты строения сосудов круглоротых, представителем которых является речная минога (*Petromyzon*). Ее сосуды изучались рядом исследователей (С. И. Шелкунов, 1972; Müller, 1841; Iulin, 1887; Vialleton, 1904; Favaro, 1908; Argout, 1908—1909; Mojejko, 1912; Keibel, 1924—1926). До начала второй половины нашего века строение сосудов этих животных было описано в самых общих чертах. Отмечалось лишь наличие в стенке трех оболочек. Однако характеристика, касающаяся тканевого состава этих оболочек, отсутствовала. Спорным считалось даже наличие в сосудах эластических элементов.

Архитектоника артериальной части кровеносной системы миноги представляется коротко в следующем виде. Ствол отходящей от сердца вентральной аорты очень короткий. Отдавая к жабрам приносящие артерии, он постепенно становится тоньше и окончателю теряется. Приносящие артерии по ходу делятся и в конечном счете переходят в сеть капилляров жаберных лепестков. От капиллярной сети жабер берут начало выносящие сосуды, которые по мере слияния образуют выносящие жаберные артерии, впадающие в дорсальную аорту. От последней отходят сегментарные и висцеральные артерии. Капилляры дыхательного аппарата вместе с прекапиллярными и посткапиллярными артериями представляют собой сферу микроциркуляции. Особенностью ее является то, что капилляры располагаются по ходу артериального русла между системами вентральной и дорсальной аорты и образуют «чудесную сеть». Вследствие весьма короткого артериального русла, идущего к ней от сердца, движение тока крови в этой сфере микроциркуляции, по-видимому, в значительной мере обуславливается деятельностью сердца. Иные условия кровообращения имеются в капиллярах всех других органов животного. Ток крови в них поступает из дорсальной аорты. Поскольку сила сердечных сокращений благодаря капиллярному руслу жабер в них значительно ослаблена, постольку гемодинамика в этих сосудах определяется в значительной сте-

пени деятельностью мускулатуры дорсальной аорты и отходящих от нее артерий.

Из сказанного следует, что в сосудистой системе много имеется два типа микроциркуляции. Один тип находится в дыхательном аппарате и определяется главным образом деятельностью центрального сердца. Другой тип микроциркуляции имеет место в остальных частях тела животного и обуславливается в основном деятельностью «периферического сердца». Вначале рассмотрим первый тип микроциркуляции, для чего проследим дифференцировку тканей стенки вентральной аорты и ее ветвей, а также капилляров дышащей части.

Стенка вентральной аорты (рис. 66) в результате отхождения от нее приносящих жаберных артерий резко утончается. Ее трофический аппарат непрерывно продолжается по ходу ветвления артерий в стенку капилляров жаберных лепестков. Эндотелий на указанном протяжении претерпевает незначительные изменения (рис. 67). Наиболее плоскими, тонкими являются эндотелиальные клетки капилляров. Клетки субэндотелиального слоя аорты и основных стволов приносящих артерий имеют полиморфный характер. Они лежат поодиночке или группами. По форме и степени окрашивания они несколько отличаются от клеток эндотелия. В одних клетках имеются отростки, в других (меньшего размера) — дольчатые ядра, напоминающие клетки крови. Наряду с ними встречаются клетки, составляющие промежуточную группу. Их, по-видимому, можно считать переходными на пути превращения отростчатых клеток в мелкие клетки. По всей вероятности, все клетки трофического аппарата представляют общую генерацию, в которой, помимо функций проведения тока крови и трофической, развиваются также и клетки с сегментированными ядрами.

Гемодинамический аппарат вентральной аорты состоит из гладкой мышечной ткани, богатой аргирофильными и эластическими волокнами. Последние образуют сети, а кое-где мембраны, подобие футляра каждую мышечную клетку.

На границе с клеточным пластом интимы находится внутренняя эластическая мембрана, которая вместе с эластическими сетями, лежащими между мышечными клетками, составляет хорошо развитую эластическую строму. Ввиду этого сосудистая стенка приобретает эластический тип строения. В составе мышечно-эластического слоя находится сеть аргирофильных фибрилл, которая выступает в качестве соединительного звена между эластической стромой и мышечными клетками. Все промежуточное вещество является продуктом клеточной дифференци-

Адвентиций представлен волокнистой соединительной тканью. В тесной связи с ней находится периваскулярное влагалище, состоящее из висцерального и париетального листков. Оно

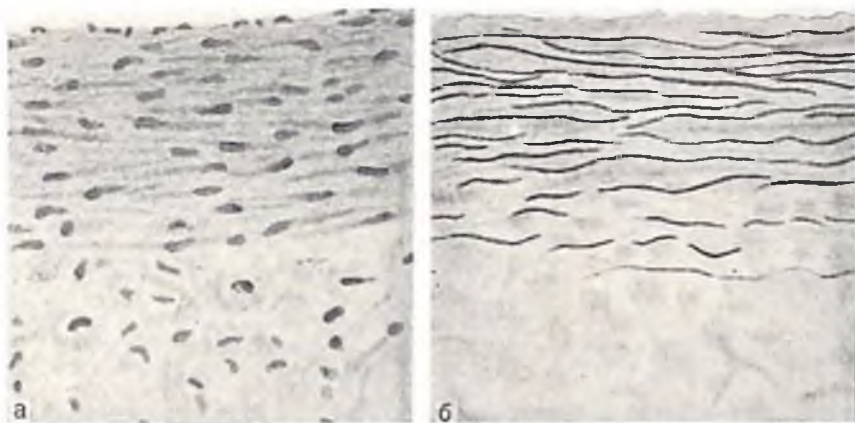


Рис. 66. Поперечный срез стенки вентральной аорты.

а — окраска железным гематоксилином; б — окраска резорцин-фуксином. Ок. 7, об. 60.

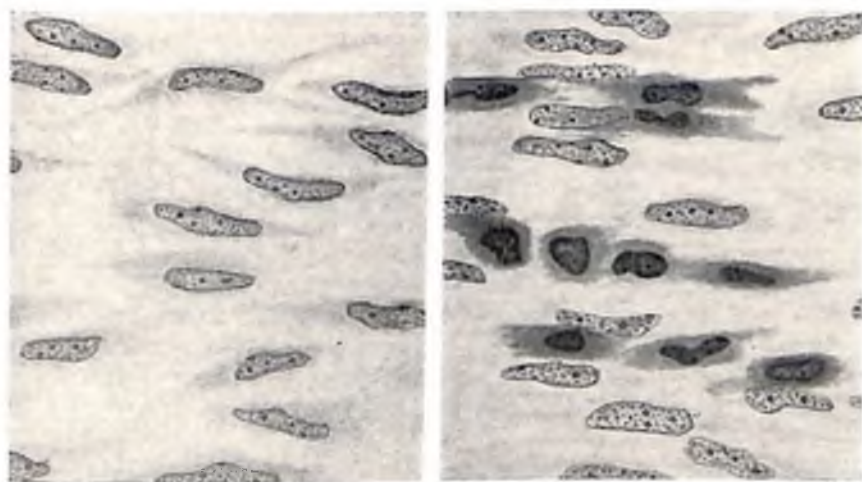


Рис. 67. Клеточный пласт эндотелия вентральной аорты. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

продолжается на некотором расстоянии вдоль отходящих от вентральной аорты приносящих жаберных артерий. Оба листка имеют однослойную выстилку, по-видимому, мезотелиального происхождения. Она образована одним слоем плоских клеток, которые с поверхности имеют вид полигональных, слегка вытянутых вдоль сосуда пластинок. Благодаря наличию влагалища вентральная аорта вместе с отходящими от нее приносящими и выносящими артериями жабр имеет возможность при сокращении сердца несколько смещаться, что способствует продвижению

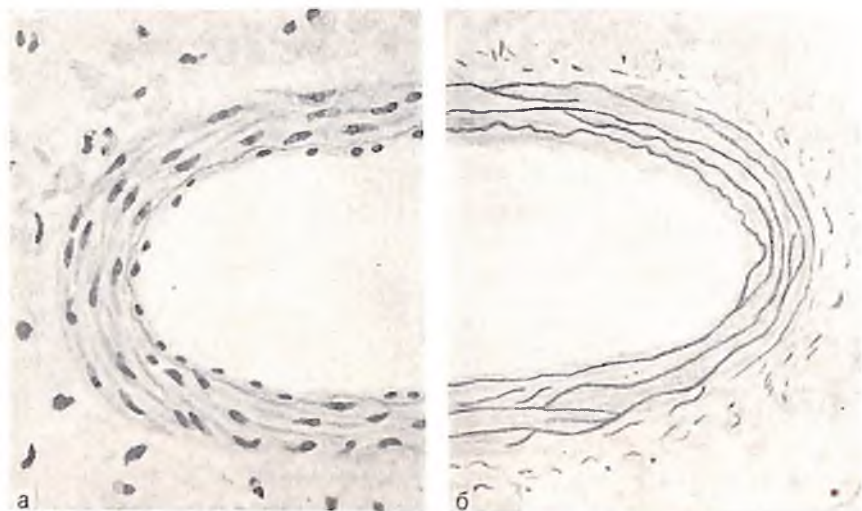


Рис. 68. Срезы приносящей жаберной артерии.

а — окраска железным гематоксилином; б — окраска резорцин-фуксином. Ок. 7, об. 60.

тока крови и равномерному распределению ее в сосудистом русле дыхательного аппарата.

Длина приносящих жаберных артерий незначительна. Начальный отдел их представляет переходный тип артерий между эластическим и мышечным (рис. 68). По мере ветвления толщина стенки артерий быстро уменьшается. Эластическая строма становится менее развитой. Артерия приобретает типичное для сосудов мышечного типа строение. Конечные разветвления приносящих жаберных артерий переходят в мелкопетлистую сеть капилляров. Она находится между двумя тонкими однослойными пластами кожного эпителия жаберных лепестков. Характер дифференцировки клеток эпителия, а также отношение его со стенкой капилляров рассматриваются в главе, посвященной дыхательному аппарату. Здесь же укажем, что в толще основания лепестка находится основное русло разветвляющейся приносящей артерии, тогда как в толще свободного края имеется просвет сосуда, продолжающегося в ствол выносящей артерии. Между ними и находится в одной плоскости густая сеть капилляров. Кнаружи от их эндотелия располагается сеть тонких аргирофильных фибрилл. Конечные ветви приносящих и выносящих артерий являются прекапиллярными артериями, которые вместе с мощной капиллярной сетью и составляют область микроциркуляции в составе складки жаберного лепестка. Учитывая наличие многочисленных складок в одном жаберном лепестке, а также большое число лепестков в жаберном аппарате, в целом площадь микроциркуляции, на протяжении которой осуществляется газовый обмен, представляется весьма значительной. Дви-

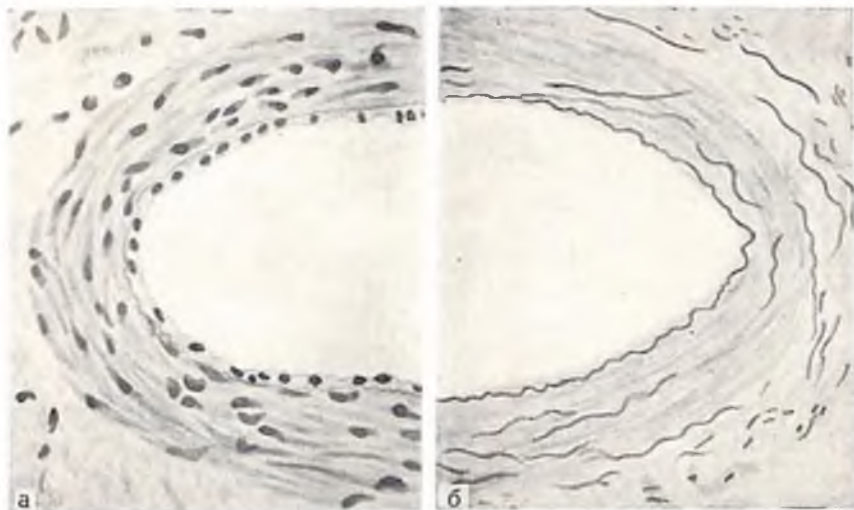


Рис. 69. Срезы выносящей жаберной артерии.

а — окраска железным гематокеплином; б — окраска резорцин-фуксеном. Ок. 7, об. 60.

жение крови в ней осуществляется благодаря ритмичным сокращениям сердечной мышцы. Определить долю участия в этом процессе мускулатуры вентральной аорты и приносящих жаберных артерий не представляется возможным. Если иметь в виду незначительную длину рассматриваемого артериального русла, то доля участия «периферического сердца» в сравнении с деятельностью сердечной мышцы, по-видимому, весьма незначительна.

Истоком дорсальной аорты являются выносящие жаберные артерии (рис. 69), по которым кровь поступает из жабр в дорсальную аорту. При сравнении строения стенок равных по калибру приносящих и выносящих артерий следует, что первые относятся к сосудам эластического типа, вторые — к сосудам мышечного типа. Это различие объясняется тем, что приносящие сосуды тесно связаны с работой сердца, тогда как выносящие артерии менее зависимы от работы сердца, поскольку кровь, прежде чем попасть в них, проходит через мощную сеть узких капилляров, расположенных в составе жабр. Кроме того, ток крови в выносящих артериях по сравнению с током крови в приносящих артерий следует ретроградно от капилляров в прекапиллярные артерии и далее по мелким и средним ветвям к главным стволам выносящих артерий, впадающих в дорсальную аорту. Если следовать по току крови, то в стенке этих артерий толщина мышечного слоя, определяющего гемодинамику, постепенно нарастает. Совершенно очевидно, что перистальтические сокращения мышечного слоя должны следовать за пульсовой

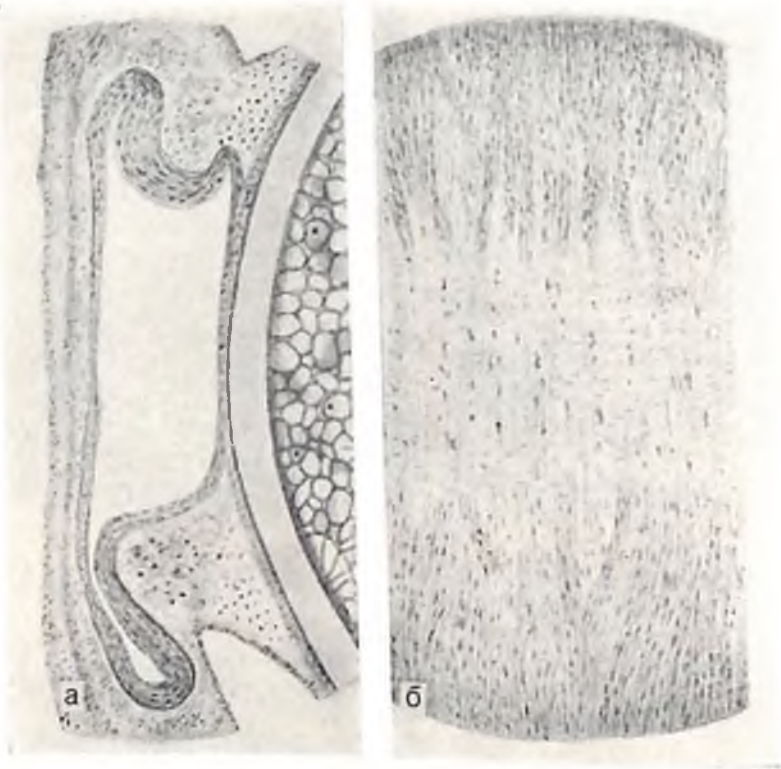


Рис. 70. Поперечный срез (а) и тотальный препарат (б) дорсальной аорты. Ж. гем. Ок. 7, об. 10.

волной в сторону дорсальной аорты. В этих условиях деятельность мышечного слоя выносящих артерий, по-видимому, следует считать основным фактором, определяющим гемодинамику. Однако наиболее полное представление о роли «периферического сердца» в гемодинамике можно получить после того, как будут рассмотрены особенности дифференцировки тканей, характеризующие строение дорсальной аорты и отходящих от нее артерий.

Диаметр просвета дорсальной аорты в разных местах тела неодинаков. В головном и хвостовом отделах он менее значителен по сравнению со средней ее частью, при этом степень развита ее оболочек по окружности сосуда, при этом степень развита. Иной характер дифференцировки тканей выражена равномерно. части, имеющей значительную протяженность. В нее впадают выносящие жаберные артерии и отходят сегментарные и висцеральные артерии. Средняя часть дорсальной аорты прочно связана с хордой (рис. 70, а). В ее стенке можно различать четыре участка: дорсальный, вентральный и два боковых. Первые два участка стенки, наиболее тонкие, представлены лишь трофиче-

ским аппаратом, образованным эндотелием, лежащим на внутренней эластической мембране. Гемодинамический аппарат отсутствует. Снаружи стенка аорты завершается тонким слоем соединительной ткани, связывающей ее дорсальный участок с хордой, а вентральный — с серозной оболочкой. Несколько иной характер клеточной дифференцировки имеет стенка боковых участков аорты. В ней находится как трофический, так и гемодинамический аппарат. Первый образован эндотелием, лежащим на эластической сети, второй — слоем гладкой мышечной ткани, связанной с эластической стромой. Неравномерное развитие мышечной ткани в стенке среднего отдела дорсальной аорты наиболее отчетливо можно видеть на плоскостных тотальных препаратах (см. рис. 70, б).

На месте перехода вентрального и дорсального участков в боковые имеется край мышечной оболочки. Она начинается отдельными, параллельно или косо идущими мышечными клетками, количество которых по мере удаления от срединной линии увеличивается. Постепенно из мышечных клеток образуется сплошной ряд, который далее становится двух- и трехслойным, в середине бокового участка достигает 8—10 слоев. Подобная структура мышечной оболочки находится в определенном отношении со структурой эластической стромы. В последней основной частью является эластичная мембрана, лежащая непосредственно под эндотелием. В разных участках стенки аорты мембрана имеет неодинаковое строение: в дорсальном и вентральном участках она является подлинно мембранной, в боковых участках стенки — представлена в виде рыхлой сети. По-видимому, это определяется особенностью распределения в стенке мышечной ткани, с которой она тесно связана. Непосредственно от наружной поверхности эластической мембраны отходят концы гладких мышечных клеток (рис. 71, б). Часть их поодиночке соединяется с поверхностью мембраны. Основная же масса их образует пучки различной толщины, имеющие общее начало. Связь мембраны и мышечных клеток, а также объединение последних осуществляются с помощью основного вещества, характеризующегося тонковолокнистым строением. Различные формы межклеточного вещества, по-видимому, обуславливаются жизнедеятельностью как эндотелия, так и мышечных клеток. Последние непосредственно окружаются основным веществом, посредством которого связаны с эластической стромой.

Эндотелий дорсальной аорты лежит непосредственно на эластической мембране и в разных участках стенки неоднороден (см. рис. 71, б). В дорсальном и вентральном участках он состоит из длинных узких клеток, расположенных вдоль аорты, и содержит митозы. При переходе его в эндотелий боковых участков форма и положение клеток эндотелия постепенно изменяются. Их продольная ось располагается косо по отношению к длине аорты. Тела клеток принимают вид слегка вытянутых полиго-

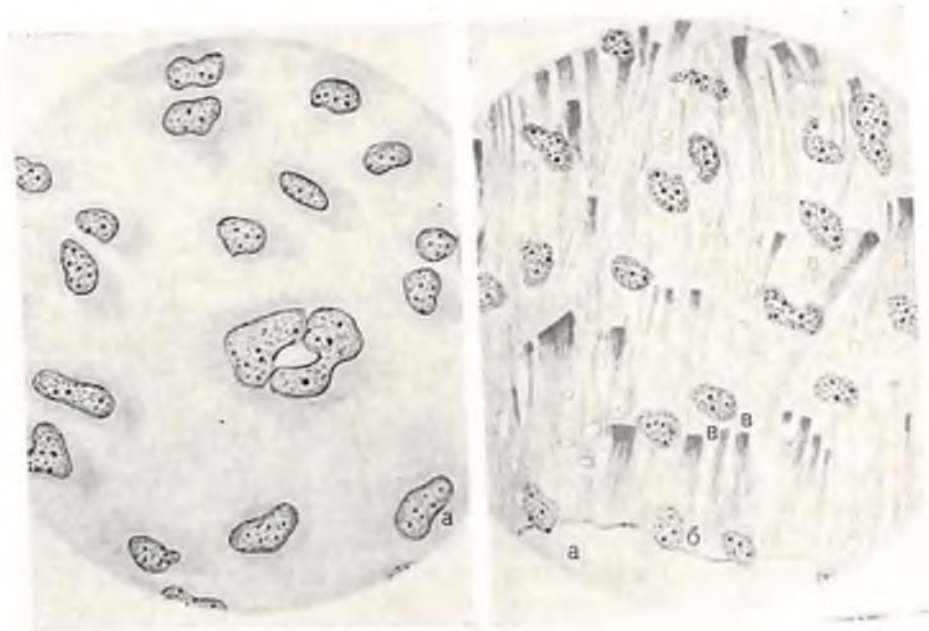


Рис. 71. Эндотелий и внутренняя эластическая мембрана с отходящими от нее мышечными волокнами. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.
 а — эндотелий; б — эластическая мембрана; в — концы мышечных волокон.

нальных пластинок с широкими в виде неправильных овалов ядрами. Эти особенности наиболее резко выражены на уровне более развитой части мышечной оболочки. В эндотелии наблюдается значительное количество ядер в процессе перешнуровывания, которые, однако, не всегда сопровождаются цитотомией. Поэтому в эндотелии имеются многоядерные клетки с двумя, тремя ядрами и более. Митозы отсутствуют.

Особый интерес представляют устья сегментарных и висцеральных артерий. От их краев в полость аорты в виде воронок выдаются кольцеобразные складки (рис. 72), толщина которых в направлении от основания к свободному краю постепенно уменьшается.

Складки покрыты эндотелием. Основу их образуют циркулярно лежащие мышечные клетки. Они образуют жомы, сокращение которых изменяет просвет артерий (рис. 73). Благодаря этому в них регулируется приток крови.

Таким образом, изложенные выше особенности тканевой дифференцировки стенки дорсальной аорты свидетельствуют о неравномерном развитии в ней как трофического, так и гемодинамического аппарата. Свойство эластичности в разной степени проявляют все участки стенки, однако активным сокращением обладают лишь ее боковые участки. Особенность гемодинамики дорсальной аорты, несомненно, связана с тем, что она в значи



Рис. 72. Эндотелий циркулярных складок, лежащих в окружности устьев отходящих ветвей. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 20.

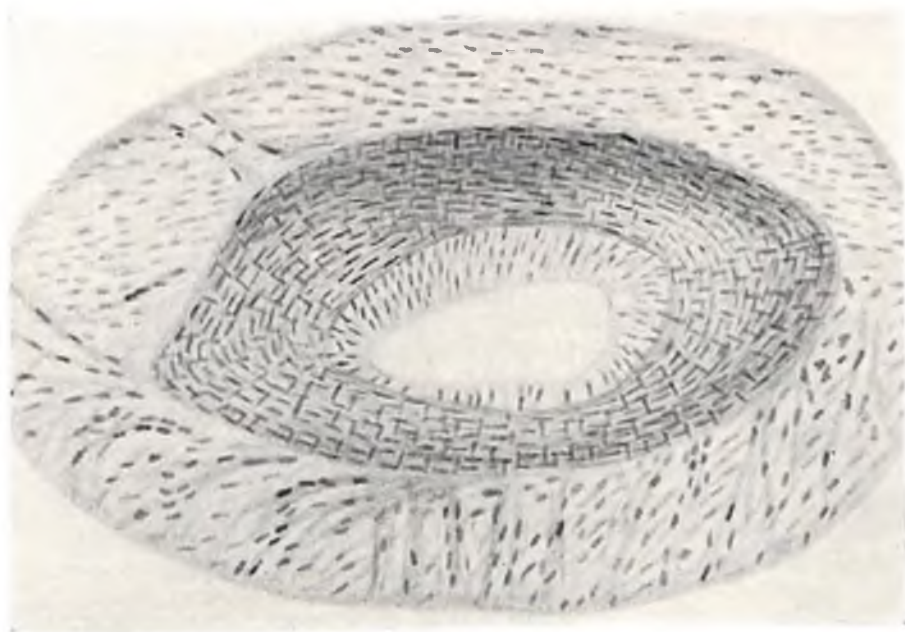


Рис. 73. Мышечный жом циркулярной складки на фоне эндотелия. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 20.

тельной степени обособлена от сердца. Это позволяет предполагать, что функция «периферического сердца» в ней наиболее выражена. Благодаря сокращению ее мускулатуры и наличию клапанного аппарата и жомов в устьях отходящих от нее артерий аорта распределяет кровь по всему телу, а следовательно, и обуславливает продвижение ее через капиллярную сеть различных тканей в вены и далее к сердцу. Если в системе дорсальной аорты у круглоротых, а также, по-видимому, и у рыб важным механизмом, обуславливающим гемодинамику, является деятельность «периферического сердца», то трудно представить, чтобы в ходе эволюции у высших позвоночных в связи с сильным развитием сердечной мышцы деятельность «периферического сердца» полностью утрачивается, тем более что у них в стенке артерий слой гладкой мышечной ткани хорошо развит. В пользу этого также свидетельствуют результаты наших опытов на млекопитающих с изолированными фрагментами брюшной аорты. Подобные участки аорты проявляют жизнедеятельность в течение длительного времени.

Кровеносные сосуды рыб служили предметом многих исследований. Полученные данные свидетельствуют, что вентральная аорта имеет эластический тип строения, а дорсальная — мышечный (Vialleton, 1904; Argout, 1908—1909, и др.). В устьях отходящих от дорсальной аорты артерий описаны утолщения внутренней оболочки, имеющие вид заслонок. Их рассматривают как регуляторы местного кровообращения. По данным некоторых исследователей, эндотелий костистых рыб способен образовывать клетки крови. Однако сведения о гемопозе в литературе весьма скудные.

Нами исследовалась клеточная дифференцировка в стенке сосудистого ложа у селяхий (*Acanthias vulgaris*, *Raja clavata*) и костистых рыб (*Syrgrinus carpio*, *Esox lucius*, *Anguilla ang.*). Ниже будут рассмотрены некоторые особенности указанного процесса в трофическом аппарате стенки сосудов и, в частности, в связи с гемопозом.

В стенке эндокарда (рис. 74) и вентральной аорты (рис. 75) трофический аппарат представлен полиморфной генерацией, имеющей плоские клетки эндотелия и интенсивно окрашивающиеся разные по форме клетки субэндотелиального слоя. В аорте клетки с круглым ядром и узким ободком цитоплазмы. Они имеют сходство с незернистыми лейкоцитами крови. Между указанными двумя видами клеток наблюдаются переходные. Помимо названных клеток, здесь имеются и клетки с дольчатыми ядрами. По-видимому, рассмотренная структура трофического аппарата выражает собой очаг кроветворения. Обращает на себя внимание то, что в этом очаге эндотелиальный слой является разрыхленным и отдельные эндотелиальные клетки принимают звездчатый вид. Источником развития клеток крови являются

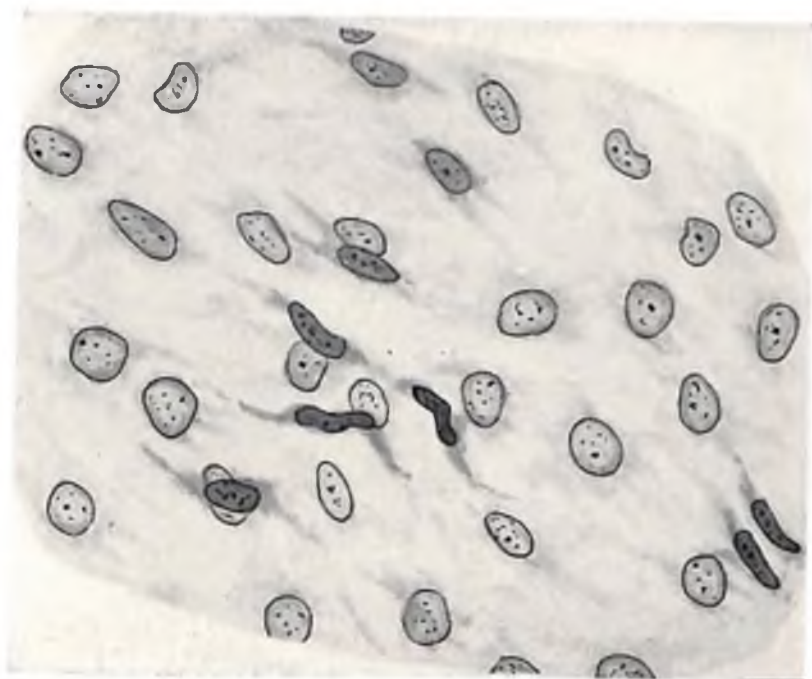


Рис. 74. Внутренний клеточный пласт эндокарда. Скот. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

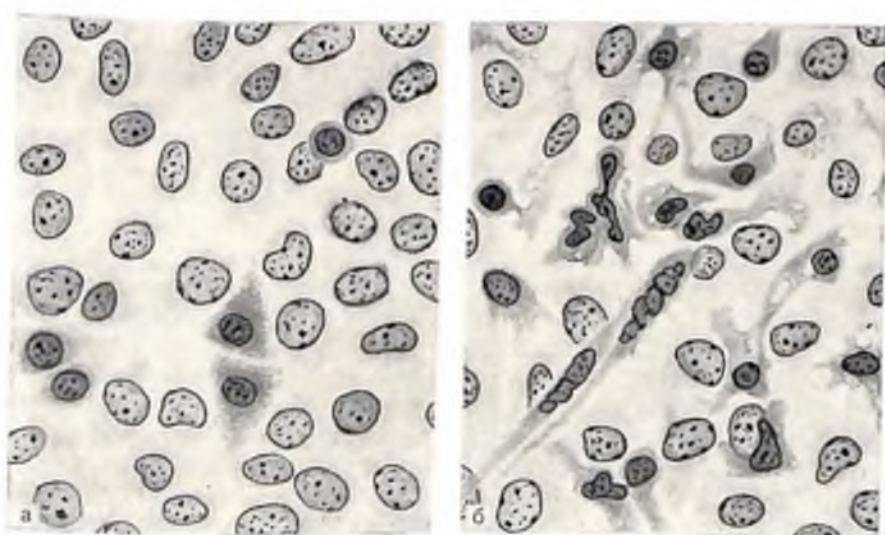


Рис. 75. Эндотелий с подлежащими под ним клетками вентральной аорты акулы. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

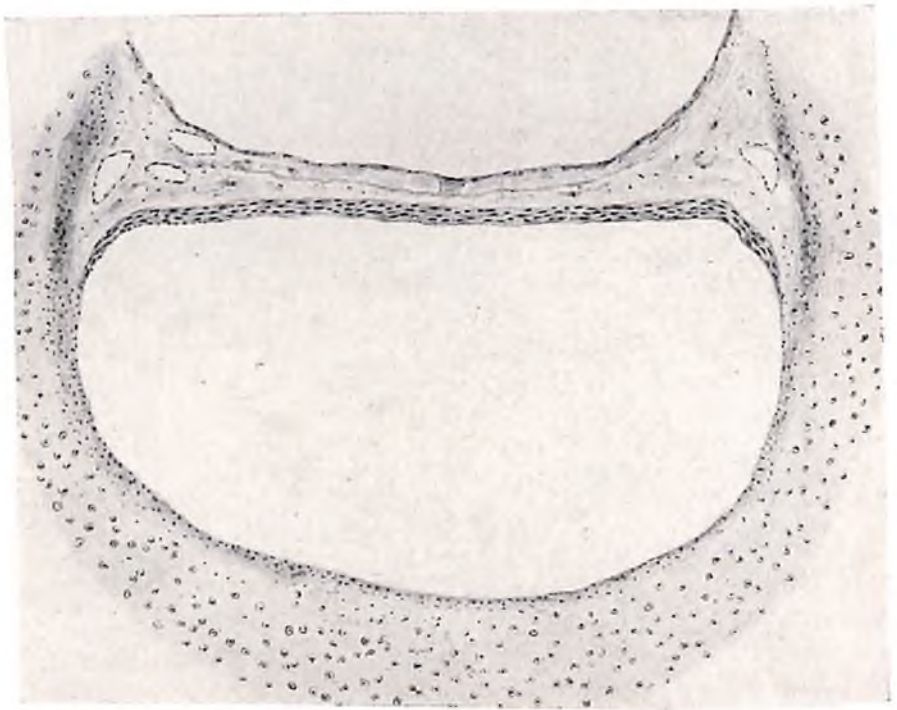


Рис. 76. Поперечный срез дорсальной аорты акулы. Ж. гем. Ок. 4, об. Цейс-аа.

не только звездчатые субэндотелиальные клетки, но и клетки эндотелия.

В стенке основного ствола приносящих жаберных артерий трофический аппарат состоит из эндотелия и подлежащих клеток субэндотелия. В последнем имеются как звездчатые, так и свободные мелкие клетки, сходные с лейкоцитами. Возможно, что в этой структуре образование незернистых лейкоцитов также имеет место. Что касается гемодинамического аппарата вентральной аорты и главных стволов приносящих артерий, то он хорошо развит по всей окружности сосудов. Особенностью дифференцировки его гладкой мышечной ткани является наличие сильно развитой эластической стромы.

Истоком дорсальной аорты служат выносящие жаберные артерии, имеющие мышечный тип строения. Они несут ток крови в дорсальную аорту. Краниальный отдел последней имеет незначительную протяженность и является свободным. Каудальный отдел более длинный. Он тесно связан с позвоночником, так как значительно углубляется в его хрящевую ткань (рис. 76). От него отходят сегментарные и висцеральные артерии. В стенке аорты трофический аппарат хорошо развит по всей окружности сосуда и образован эндотелием и субэндотелием. В отдельных

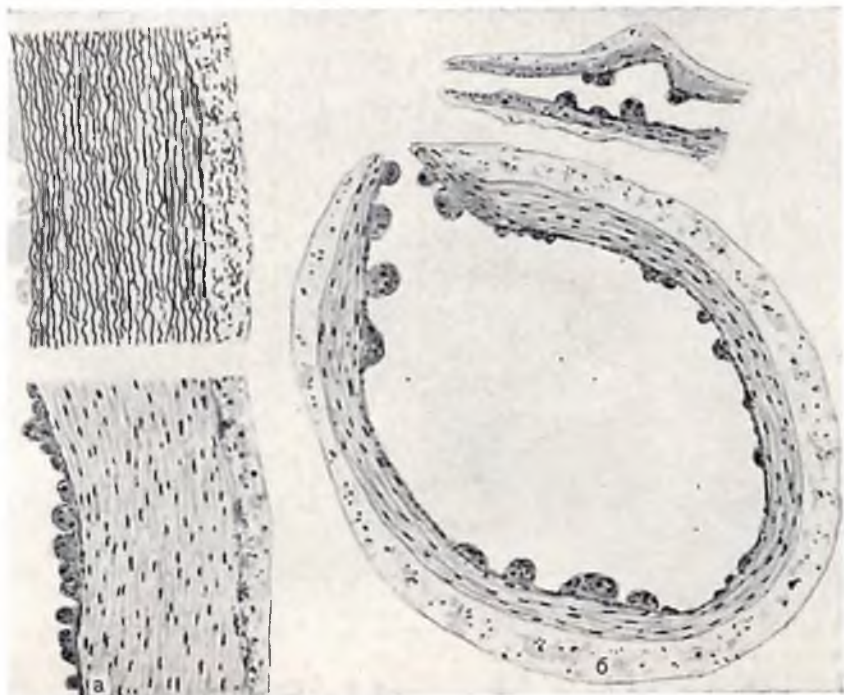


Рис. 77. Поперечные срезы вентральной аорты (а) и приносящей жаберной артерии (б) карпа. Ж. гем. Ок. 15, об. 8.

участках его наблюдаются признаки гемопоэза. Гемодинамический аппарат находится лишь в вентральном участке стенки и полностью отсутствует в дорсальном и боковых участках, где стенка неподвижна. Здесь трофический аппарат непосредственно связан с хрящевой тканью.

У костистых рыб клеточная дифференцировка в стенке сосудистого ложа в принципе имеет тот же характер, что и у сельхий. Трофический аппарат, помимо своей основной функции обмена, осуществляет также и гемопоэз. Гемодинамический аппарат в стенке вентральной аорты эластического типа, а в стенке дорсальной аорты мышечного типа. Особенностью клеточной дифференцировки сосудов костистых рыб служит то, что процесс кроветворения в трофическом аппарате выражен более значительно и представлен в виде отдельных различного размера очагов. Последние резко выступают и видны даже на срезах сосудов. В стенке вентральной аорты при выявлении клеточного строения (рис. 77, а) и эластической стромы (см. рис. 77, б) в трофическом аппарате наблюдаются выдающиеся в просвет отдельные утолщения. Они расположены по окружности сосуда на различном расстоянии друг от друга. Подобного рода очаги выступают на срезах приносящей жаберной артерии и ее наибо-

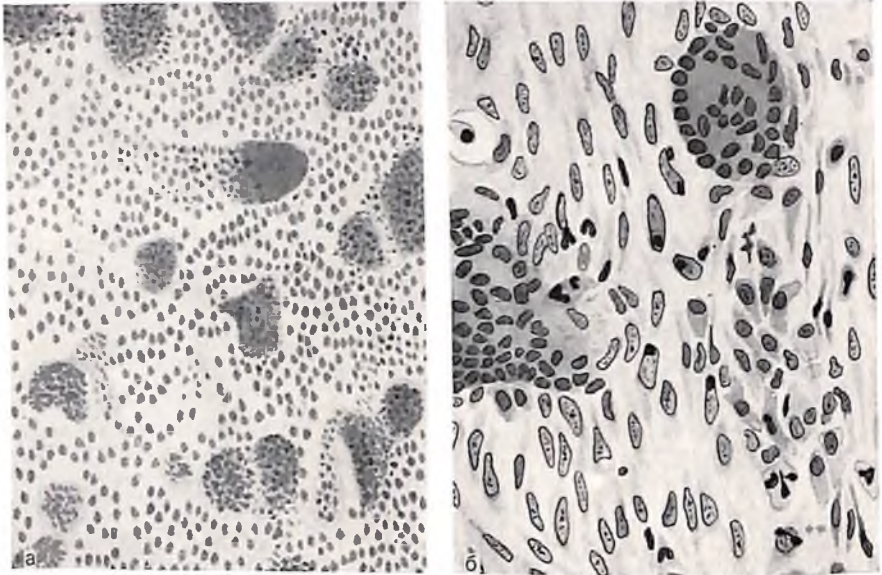


Рис. 78. Кроветворные островки в интиме вентральной аорты карпа (а) и дорсальной аорты щуки (б). Ж. гем. Ок. 7, об. 40, 60.

лее крупных ветвей, а также выявляются в составе трофического аппарата и в стенке дорсальной аорты и ее наиболее крупных ветвей. Более детально очаги кроветворения можно рассмотреть на плоскостных препаратах. Один из них, представляющий клеточный пласт интимы вентральной аорты, изображен на рис. 78, а. Очаги кроветворения имеют различный размер и очертания, при этом они разбросаны в беспорядке. Многие из них настолько толстые, что клеточный состав их не просматривается. Другие, наоборот, тонкие, что дает возможность в деталях наблюдать их клеточный состав.

Со стороны сосудистого просвета очаги кроветворения перекрываются эндотелием, строение которого несколько отличается от участков эндотелия, лежащих между кроветворными очагами. Особенностью этого эндотелия, как показывает пленочный препарат, изображенный на рис. 78, б, служат прежде всего два признака: во-первых, клетки его имеют меньший размер и, во-вторых, эндотелий является рыхлым и продырявленным. Ядра этих клеток по сравнению с ядрами окружающего эндотелия окрашиваются более интенсивно.

Отдельные из этих клеток приближаются по размеру к лимфоидным клеткам крови. Это позволяет предполагать, что в процессе гемопоэза эндотелий не остается безучастным. Это тем более вероятно, если иметь в виду, что на поверхности крупных очагов кроветворения эндотелий является еще более рыхлым, чем

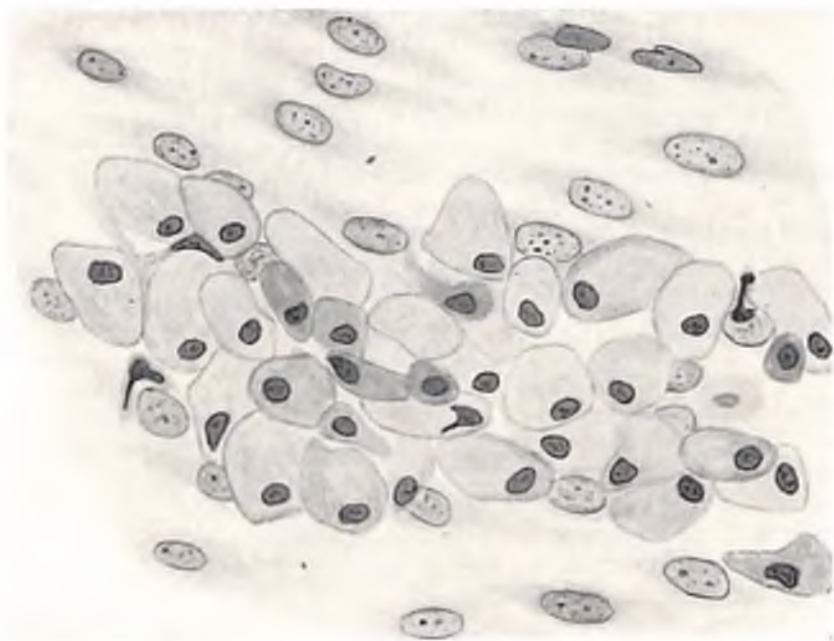


Рис. 79. Кроветворный островок дорсальной аорты карпа. Плоский препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

ранее рассмотренный. Он представлен мелкими интенсивно окрашенными клетками.

Основу кроветворного очага составляют клетки с интенсивно окрашивающимися ядрами. Одни из них имеют вокруг ядра равномерный ободок цитоплазмы. У других объем цитоплазмы несколько больше и ядра расположены эксцентрично. По-видимому, подобные клетки (рис. 79) выражают различные стадии гемопоэза. В очагах, которые являются плоскими и выступают в просвет незначительно, клетки располагаются тонким пластом. Вследствие этого в их строении удается более детально рассмотреть клеточный состав. В подобных участках в кроветворном аппарате можно видеть непосредственно под эндотелием отростчатые клетки с ядрами неопределенной формы, а также другие лежащие между ними клетки неправильно округлой формы, также содержащие мелкие интенсивно окрашивающиеся ядра. Последние лежат или эксцентрично, или в средней части цитоплазмы, которая является структурированной; ее рисунок выражен с различной четкостью и, по-видимому, характеризует особенности развития клеток эритропоэза.

Что касается зернистых лейкоцитов, то их развитие в составе трофического аппарата сосудов костистых рыб не удалось наблюдать. Возможно, этот процесс протекает исключительно за пределами стенки сосудистого ложа.

Клеточная дифференцировка в тканях кровеносной системы амфибий происходит так же, как и у ранее рассмотренных низших позвоночных, в двух направлениях. С одной стороны, образуется трофический аппарат, который осуществляет процессы обмена между кровью и различными тканями, с другой стороны — гемодинамический аппарат, регулирующий кровоток в сосудистом ложе различных органов. В артериальном отделе кровеносной системы, там, где проявляется наибольшее влияние сердечной деятельности, происходит клеточная дифференцировка, свойственная сосудам эластического типа, тогда как слабое влияние сердца приводит к образованию сосудов мышечного типа. Вследствие этого эластический тип строения имеет не только вентральная, но и дорсальная аорта, являющаяся ее непосредственным продолжением. В устьях отходящих от дорсальной аорты сосудов отсутствуют вспомогательные образования типа заслонок и жомов. Важной особенностью трофического аппарата является отсутствие признаков гемопоза. В состав трофического аппарата эндотелия, крупных артерий и вен входят эндотелий и подлежащие образующие синцитий клетки. В мелких сосудах субэндотелий представлен отдельными, редко расположенными клетками.

Гемодинамический аппарат стенки сосудов развит равномерно по всей их окружности, но выражен в различной степени в зависимости от калибра сосуда. Соответственно степени влияния на сосуды сердечной деятельности клеточная дифференцировка гемодинамического аппарата будет изменяться. Это отражается на характере строения промежуточного вещества.

Наиболее подробно гистогенез кровеносных сосудов исследовался у высших позвоночных и особенно широко и всесторонности коснуться различных направлений клеточной дифференцировки тканей трофического и гемодинамического аппарата кровеносных сосудов. Рассмотрим лишь один весьма важный вопрос, касающийся специфической структуры сосудистой системы — эндотелия.

Реактивность тканей сосуда можно вызвать двумя путями: изменением гемодинамики или непосредственным повреждением (механическим либо каким-либо иным способом) самой сосудистой стенки. Вначале рассмотрим регенерацию тканей сосуда при его механическом повреждении, когда гемодинамика существенно не изменяется. Наиболее удобным объектом для постановки опытов и последующего подробного изучения стенки на дающая ее полая вена. Повреждение стенок этих сосудов осуществляли путем стирания их интимы: при скольжении обращенных друг к другу участков она на значительном протяжении разрушалась. Подобные опыты позволили в нашей лаборатории Го Жень-юй (1961) проследить ход репаративной регенерации

внутренней оболочки брюшной аорты кошки. Сразу же после повреждения на раневой поверхности образуются белковые отложения и большое количество кровяных пластинок. Эта структура в какой-то степени компенсирует разрушенный участок интимы. Затем наблюдается развитие регенерата со стороны краев раны. Сохранивший жизнеспособность участок интимы на некотором протяжении от края раны перестраивается, становясь более рыхлым. Его клетки растут, увеличиваются в размере и надвигаются на раневую поверхность. Во многих из них наблюдается перешнуровывание ядер, а в некоторых случаях и цитоплазмы. Позднее в клетках отмечаются митозы. Образовавшийся таким образом регенерат разрастается по раневой поверхности.

Регенерат представляет собой пласт вытянутых и отростчатых клеток, расположенных лишь в самом краю в один ряд (рис. 80). В отдалении от него клетки образуют два слоя и более. Их строение как на поверхности, так и в глубине носит однородный характер. Подобный регенерат имеет вид обычной генерации соединительной ткани в случае ее интенсивного роста. Отличием является то, что в составе регенерата интимы сравнительно мало промежуточного вещества, которое вначале представлено тонкими аргирофильными волокнами (рис. 81). Отмечается полиморфизм клеточных элементов. Наряду с мелкими встречаются более крупные — как одноядерные, так и многоядерные.

В ходе обрастания раневой поверхности регенерат дифференцируется. Это выражается в том, что в связи с клетками образуются аргирофильные волокна. Если вначале регенерат представляет собой пласт отростчатых веретеновидных клеток, ориентированных в сторону раны и вызывающих в результате своего деления и роста смещение пласта, то после полного перекрытия раневой поверхности возникают условия для более значительной его дифференцировки. Поверхностно лежащие клетки пластов все более и более приобретают эпителиоидный характер, становятся плоскими, как пластинки, и смыкаются краями, оставаясь вместе с тем непосредственно связанными с подлежащими родственными им клеточными элементами (рис. 82). Эпителиоидный характер поверхностных клеток регенерата возникает одновременно с нарастанием в составе его количества аргирофильных и эластических волокон. Это совершается под влиянием гемодинамики.

Указанные выше общие черты восстановительного процесса внутреннего слоя характерны как для брюшной аорты, так и для сопровождающей ее полной вены (рис. 83). Однако в строении и развитии регенерата каждого из этих сосудов имеются отличия. Как и в обычных физиологических условиях, эндотелий вены и аорты в каждом случае специфичен. Количество и характер промежуточного вещества также не одинаковы. В аорте преобладают эластические образования в виде сети. Неоднородность строения регенерата обуславливается не только различной гемодинамикой в рассматриваемых сосудах, но и неоднородностью исходного материала, служившего источником регенерации.

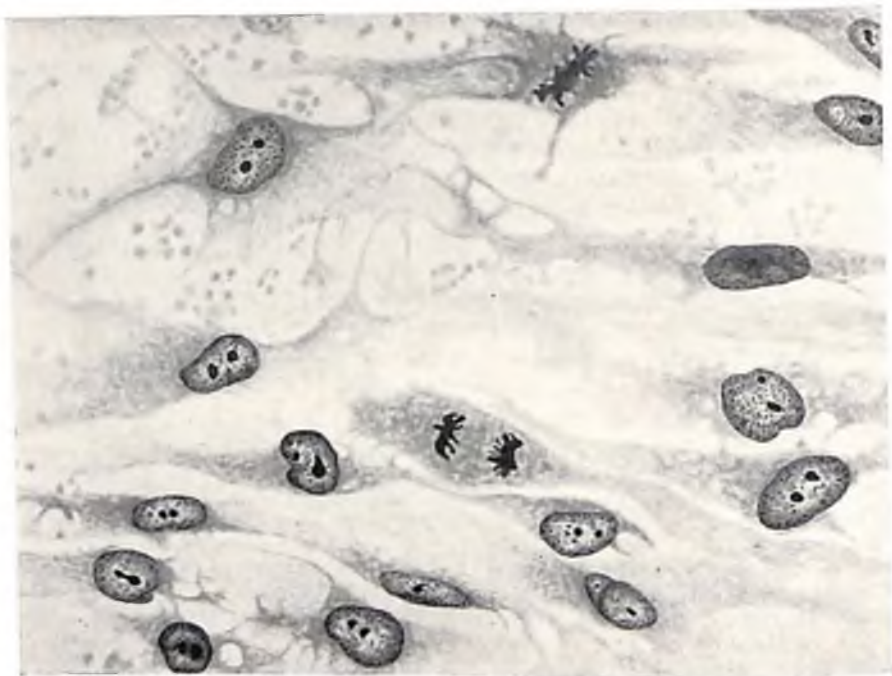


Рис. 80. Регенерат клеточного пласта интимы брюшной аорты кошки. Срок опыта 4 дня. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

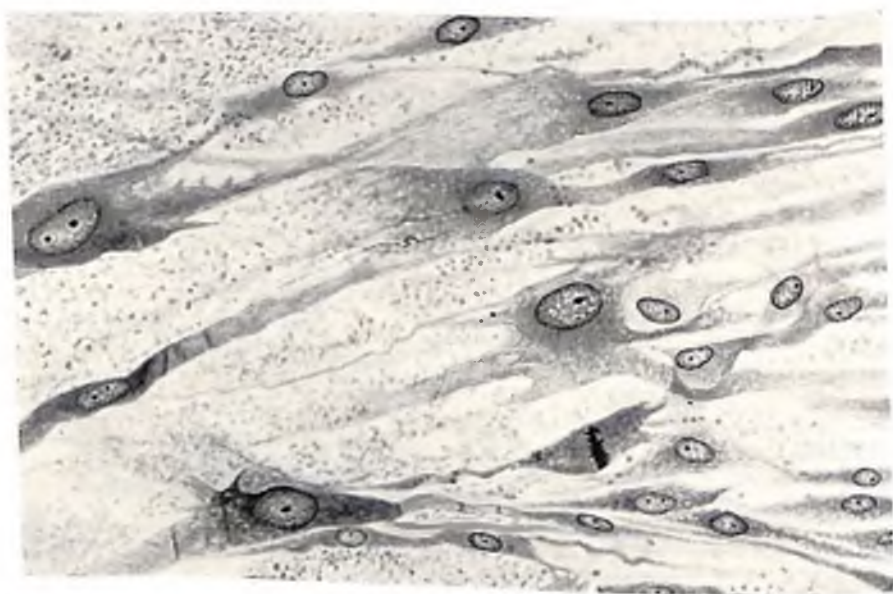


Рис. 81. Регенерат интимы. Срок опыта 8 дней. Пленочный препарат. Ок. 10, об. 90.



Рис. 82. Новообразованный эндотелий брюшной аорты кошки. Срок опыта 20 сут. Плевочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

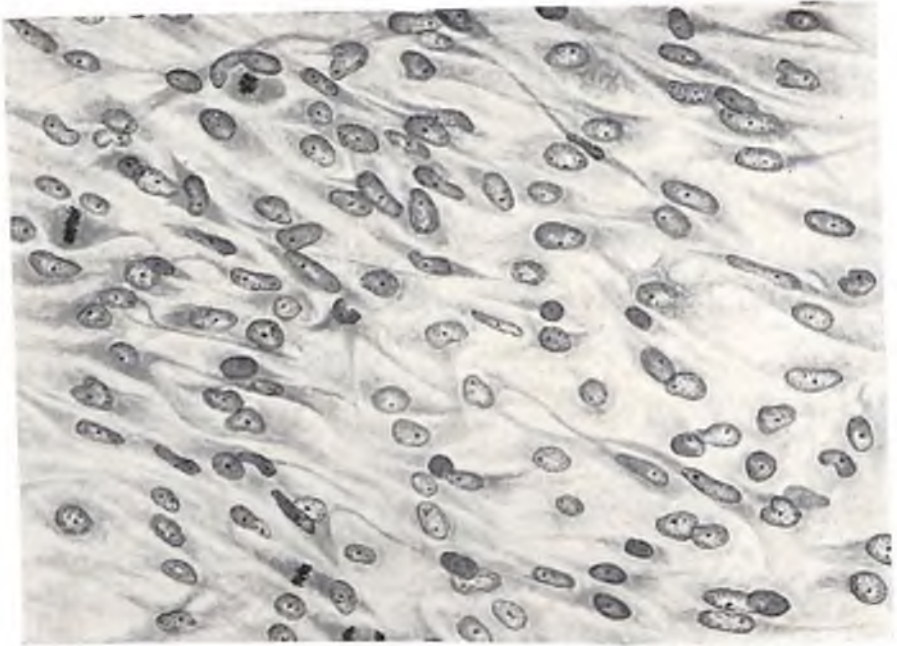


Рис. 83. Новообразованный клеточный пласт интимы задней полой вены. Срок опыта 8 дней. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

Значение интимы как источника регенерации особенно ярко выступает при гибели всей стенки сосуда. По данным С. И. Щелкунова (1935), А. П. Гладкого (1950), С. Р. Карынбаева (1970) и др., при сдавливании участка аорты все клеточные элементы ее погибают. Непрерывность стенки сосуда сохраняется лишь благодаря эластической строме. Вскоре по внутренней поверхности омертвевшего участка со стороны жизнеспособной стенки начинается рост клеточной генерации внутреннего слоя (рис. 84). Он полностью перекрывает этот участок. В дальнейшем, регенерат становится толще. Поверхностная часть его приобретает характер эндотелия, а глубже лежащие слои субэндотелия дифференцируются, причем из них развиваются соединительнотканые и гладкомышечные клетки. Одновременно с этим возникают аргиروفилльные и эластические волокна, образующие сети, лежащие на равной глубине регенерата. В процессе восстановления старая эластическая строма подвергается медленной деструкции. Мышечный слой обладает слабой реактивностью. Дедифференцируясь, мышечная ткань образует небольшой соединительнотканый регенерат, растущий в сторону повреждения.

Значительные реактивные свойства проявляет интима при изменении гемодинамики. В опытах с двойной перевязкой аорты, когда между лигатурами оставляли участок аорты длиной 2 см и более с двумя парами отходящих от него поясничных артерий,

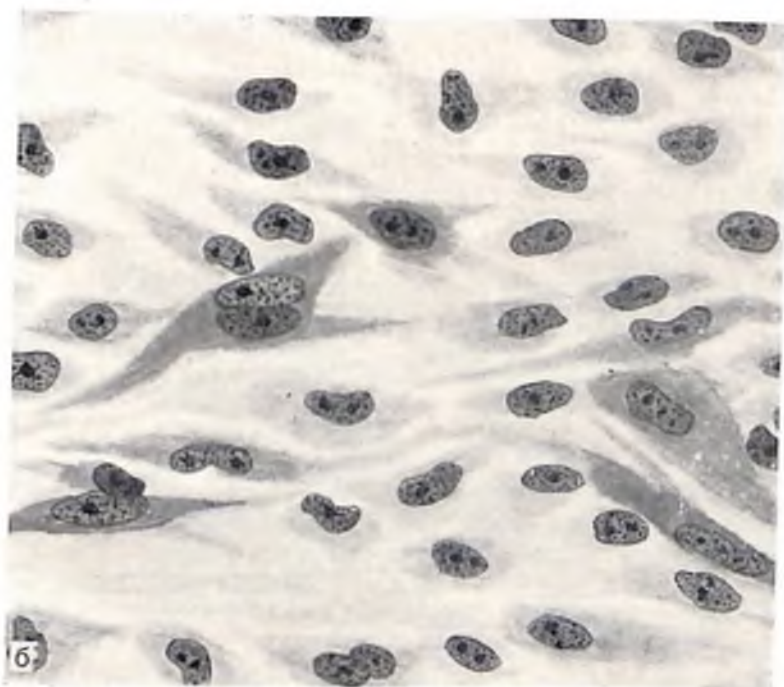
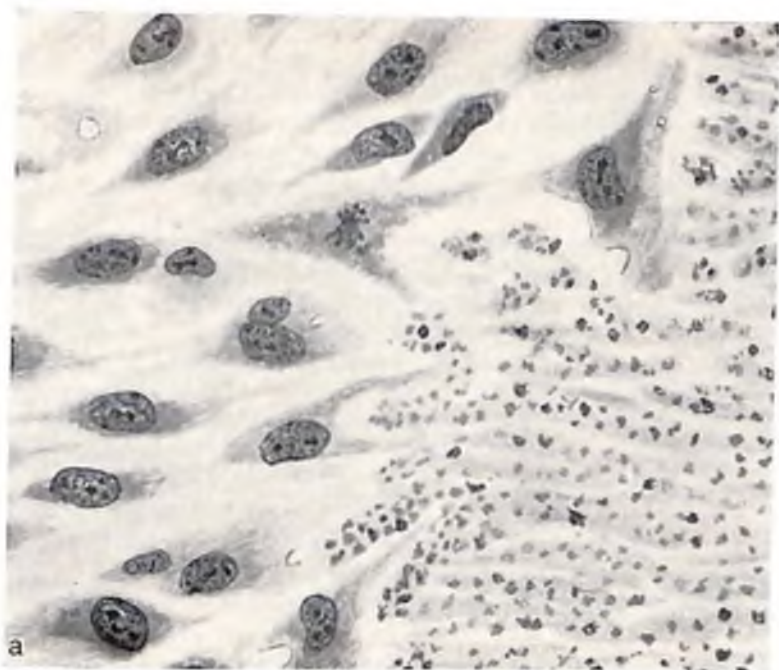


Рис. 84. Регенерация интимы аорты. Срок опыта 2 дня. Пленочный препарат. Ок. 8, об. 6.
а — край роста эндотелия; б — сосновый участок эндотелия.

гемодинамика в этом участке сосуда значительно изменялась. В этих условиях краинная пара играла роль приносящих сосудов, а каудальная — выносящих. В связи с изменением гемодинамики во фрагменте аорты в нитиме возникал значительный слой соединительной ткани, вследствие чего просвет аорты суживался.

В рассматриваемом гистогенезе представляет интерес то, что в разрастающемся внутреннем слое соединительной ткани идет дифференцировка в сторону образования структуры стенки более мелкого сосуда. Благодаря этому, кроме эндотелия и субэндотелиального слоя, снаружи от них появляется слой гладкой мышечной ткани. В связи с мышечными клетками возникают аргирофильные и эластические элементы, образующие строму.

В эндокарде всех камер сердца, а также клапанов эндотелий непосредственно связан с подлежащими элементами, образуя вместе слой, гомологичный нитиме артерий и вен. Он возникает из мезенхимы, которая, дифференцируясь, способствует возникновению эндотелия и лежащей под ним структуры (С. И. Щелкунов, 1937). Эти данные свидетельствуют о близкой генетической связи различных клеточных элементов внутреннего слоя. Во взрослом организме в условиях репаративной регенерации моногенетический характер внутреннего слоя эндокарда отчетливо выступает.

Восстановительный процесс этой структуры был подробно исследован К. М. Светиковой (1959) как в предсердиях, так и в желудочках. Согласно ее данным, в клетках эндотелия и субэндотелия на месте слабого механического повреждения сразу же после воздействия выявляются признаки деструкции. Измененные клетки отторгаются. На раневой поверхности кое-где остаются островки измененных клеток внутреннего слоя, а между ними оседают кровяные пластинки, образующие на сети фибрина почти сплошной слой. В крае раны клетки эндотелия и субэндотелия также изменены, но в значительно меньшей степени. Их цитоплазма местами вакуолизирована. По мере удаления от раны изменения клеток становятся все менее выраженными, пока клетки не приобретут нормальный вид. Такой постепенный переход ткани — от распадающейся по истечении полусуток, постепенно выявляется граница между распадающейся частью и частью, обладающей жизнеспособностью.

Одной из сторон реакции эндотелия на слабое механическое раздражение, не приводящее их к распаду, является массовое перешнуровывание ядра. Иногда ядра могут сильно вытягиваться и расчлениваться сразу на два-три фрагмента и более. Многоклеточные амитозы приводят к образованию в регенерате многоядерных клеток. Такой регенерат образуется из эндотелия и субэндотелия. Он постепенно перекрывает раневую поверхность. Строение регенерата рыхлое, так как клетки имеют отходящие в стороны отростки, которыми они и соединяются друг с другом, образуя синцитий. Обращает на себя внимание то, что в составе регенерата наряду с клетками обычного размера встречаются

крупные клеточные элементы с гигантскими ядрами. Форма последних чрезвычайно варьирует. Как в одноядерных, так и в многоядерных клетках наблюдаются митозы, а среди последних — и многополюсные. Митозы в многоядерных клетках протекают не однотипно. В одних клетках все ядра находятся в состоянии митоза и в одной фазе. В других клетках фазы митотического деления различны. Встречаются и такие многоядерные клетки, в которых часть ядер находится в состоянии митотического деления, а часть — в состоянии интерфазы. Бесспорно, что подобные многоядерные клетки функционально расчленены на клеточные территории. Деление одних и неделение других свидетельствует о различной интенсивности и состоянии обмена веществ. Факт наличия митозов в многоядерных клетках заслуживает внимания также и тем, что эти митозы происходят после amitotического деления ядер. Это в свою очередь заставляет пересмотреть общепринятый взгляд на amitoz как на деление тех клеток, которые будто бы не способны к митозу.

Вполне вероятно, что ядра, подвергающиеся amitozу, не однотипны. Некоторые из них являются полиплоидными и, претерпевая amitoz, приходят в диплоидное состояние. После этого при сохранении этими клетками всей полноты жизнедеятельности митотическое деление их становится вполне возможным. В отношении же возникновения полиплоидии можно сказать, что механическое раздражение, а также возникшие вслед за ним изменения ткани могут служить фактором, превышающим митоз и вызывающим образование эндомитоза, ведущего к полиплоидии. В таком аспекте наблюдаемое в развивающемся регенерате эндокарда следование митоза за amitozом становится вполне понятным. Однако этому явлению можно дать и другое объяснение, которое давалось аналогичному процессу при изложении клеточной дифференцировки мезотелия и соматической мышечной ткани.

Данные К. М. Светиковой показывают, что полиморфный характер строения регенерата эндокарда в ходе дальнейшего развития постепенно сглаживается. Из рыхлого синцития он становится более плотным. Направление продольной оси его клеток приобретает некоторую определенность. Особенно резко изменяются поверхностные элементы регенерата. Они уплощаются и, смыкаясь своими краями, образуют новый слой эндотелия. Клетки, лежащие более глубоко, изменяются в меньшей степени и сохраняют отростчатый вид. В связи с их цитоплазмой возникает промежуточное вещество — аргирофильные и эластические волокна. Несмотря на некоторые функциональные особенности различных камер сердца, восстановление в них эндокарда протекает однотипно. Основное влияние на ход дифференцировки клеток регенерата оказывает гемодинамика. Особенно отчетливо это влияние сказывается на формировании поверхностного слоя регенерата, из которого образуется новый эндотелий.

Гемодинамика как моделирующий фактор гистогенеза сосудов выступает и при новообразовании их, начиная с капилляров. В опытах с искусственным развитием спаек брюшины было от-

мечено, что вслед за деструктивным изменением мезотелия и развитием между листками брюшины соединительнотканного регенерата в последнем возникают капилляры (С. И. Щелкунов, 1937). Они растут от ранее существующих капилляров в виде отростков. Конечная эндотелиальная клетка каждого отростка, так же как и другие связанные с ней эндотелиальные клетки, имеют тонкие отростки, которыми они связаны с соседними соединительнотканными клетками регенерата. Удлиняются капилляры не только за счет деления клеток эндотелия, что наблюдается сравнительно редко, но и за счет клеток соединительной ткани, связанных отростками с конечной эндотелиальной клеткой. Этот процесс начинается с того, что цитоплазматическая связь конечной эндотелиальной клетки с соединительнотканной клеткой, представленная их слившимися отростками, утолщается. Внутри нее образуется цепь вакуолей, расположенная в направлении, продолжающем сосудистый просвет. Вакуоли, соседние с просветом, значительно увеличиваются и в дальнейшем вследствие разрыва перегородки присоединяются к просвету. Последний подобным образом продолжает удлиняться и проходит через все тело соединительнотканной клетки, которая становится эндотелиальной. Просвет такого капилляра проходит внутри клетки и потому является интрацеллюлярным. В дальнейшем, в результате деления эндотелиальных клеток, просвет становится экстрацеллюлярным.

Подобный генез капилляров в свое время был подробно описан нами. В данном случае представляет интерес роль гемодинамики в развитии этого процесса. Влияние гемодинамики сказывается прежде всего на метаболизме клеток, связанных с эндотелием. Это проявляется ростом клетки, увеличением ее цитоплазмы и появлением в ней цепи вакуолей, определяющих направление роста сосудистого просвета. По мере роста и удлинения капилляров, с возникновением в них движения крови их стенки окончательно моделируются. В соответствии с изменяющейся гемодинамикой структура капилляров может усложняться: капилляр становится артерией или веной. Подобный процесс удается проследить в экспериментальных условиях на месте перевязки брюшной аорты. Здесь происходят деструкция сосудистой стенки и разрастание соединительной ткани. В последней возникают кровеносные капилляры, которые с течением времени преобразуются в артерии, играющие роль окольных путей. Ввиду особой гемодинамики их стенка приобретает эластический тип строения, хотя диаметр просвета соответствует лишь мелкой артерии мышечного типа. Источником гистогенеза новообразованной артерии эластического типа является молодая генерация соединительной ткани, возникающая на месте деструкции сосудистой ткани и значительном моделирующем влиянии гемодинамики.

Как показывают приведенные выше данные, интима кровеносных сосудов и эндокарда, образованная эндотелием и субэндотелием, представляет структуру, связанную с выполнением обменных процессов. В то же время она обладает большой потенцией к развитию и играет весьма важную роль при реактивных и пластических преобразованиях стенки сосудистого ложа.

Ткани органов выделения

Клеточная дифференцировка, обуславливающая экскреторную, выделительную, функцию, в начальном (наиболее простом) виде наблюдается у турбеллярий. Она осуществляется клетками, находящимися в составе трубок протонефридиев, распределенных в организме диффузно и открывающихся на поверхности кожного покрова. В ходе эволюции как одно из проявлений кефализации произошла концентрация экскреторных структур. У немуртин это выразилось в том, что протонефридии находятся лишь в головном конце тела, непосредственно за головной лопастью, в тесной коррелятивной связи с лакунами кровеносной системы. Здесь они обслуживают наиболее жизненно важный отдел тела — область головы. Вполне развитая структура, свойственная выделительному аппарату, в сущности впервые возникает у немуртин. Она образована выделительным, экскреторным эпителием протонефридиев, находящимся во взаимосвязи с лакунами кровеносной системы. Наличие у немуртин глубокой корреляции между клеточной структурой протонефридиев и стенкой кровеносного русла обусловило значительную интенсификацию выделительной функции. Благодаря этому указанный принцип межтканевой связи послужил основой для последующих преобразований выделительного аппарата в ходе тканевой эволюции. Однако до последнего времени выделительный аппарат у названных выше филогенетических групп животных в гистологическом отношении изучен крайне слабо. Поэтому дать более подробную характеристику выделительному эпителию и связанным с ним кровеносным сосудом не представляется возможным.

Рассмотрим клеточную дифференцировку этого аппарата у некоторых представителей аннелид. Нами были исследованы клеточные структуры, осуществляющие выделительную функцию у дождевого червя (*Allolobophora caliginosa*) и пескожила (*Aegipicola marina*). Они представлены эпителием нефридиев и хлорогоченной тканью. Вначале рассмотрим хлорогоченную ткань и ее корреляции с другими тканевыми структурами. Она находится в составе выстилки целома в некоторых его отделах. В литературе эту ткань описывают как производное мезотелия и называют экскреторной тканью, поскольку в клетках ее накапливаются зерна, представляющие пуриновые тела и кристаллы мочевой кислоты. Однако происхождения и потенция к развитию этой ткани, а также ее отношения к другим структурам остаются

слабо изученными. На пленочных препаратах нам удалось проследить дифференцировку клеток в условиях физиологической и репаративной регенерации, установить характер связи этой ткани с соседними структурами и, в частности, с кровеносными сосудами.

Хлорогенная ткань по своему строению резко отличается от мезотелия и имеет с ним четкую границу. Она представляет более толстый пласт, образованный одним рядом высоких клеток, поверхность которых имеет неопределенные, близкие к полигональным очертания. Основными в пласте являются одноядерные клетки; встречаются клетки как с перешнуровывающимися ядрами, так и двухъядерные, представляющие, очевидно, различные стадии амитоза. Главной особенностью хлорогенных клеток является наличие в их цитоплазме крупных гранул, окрашивающихся в различной степени (рис. 85). В литературе принято рассматривать эти гранулы как экскреты, а сами клетки — как несущие фагоцитарную и выделительную функции. Свободная поверхность хлорогенной ткани не всегда ровная. Иногда эта ткань разрастается и образует очень небольшие папилломатозные выросты, выдающиеся в полость (рис. 86). Эти выросты имеют характер различной длины тяжей, которые по ходу утончаются и утолщаются и, как правило, завершаются вздутиями. Размер этих образований сильно колеблется. Самые малые из них состоят всего из двух соединенных вместе клеток, связанных с пластом тонкой короткой, а иногда очень длинной ножкой. Крупные тяжи включают в себя большое число клеток. В разных местах они образованы одной, двумя, тремя клетками и более, имеющими типичное для элементов хлорогенной ткани строение. Некоторые из тяжей по ходу имеют ответвления. В толще тяжей отсутствует какая-либо не клеточная строма типа базальной мембраны. Рассматриваемые образования состоят исключительно из соединенных между собой хлорогенных клеток. Очевидно, часть тяжей и их клеток может отделяться и становиться свободной. В серозной полости на поверхности эпителия подобные обособившиеся клетки встречаются поодиночке или группами. Особенно отчетливо они выступают на поверхности мезотелия. Их внешнее очертание неопределенно. Одни клетки имеют округлую, другие — угловатую форму. В цитоплазме находятся включения в виде гранул различного размера. Основная масса свободных хлорогенных клеток жизнеспособна и проявляет фагоцитарную активность. Однако среди них имеются и отдельные распадающиеся элементы.

Для более глубокого понимания функционального значения хлорогенной ткани в составе выстилки целома весьма важно выяснить ее взаимоотношение с подлежащими структурами. Как показывают плоскостные препараты, толщина пласта этой ткани неравномерна. В ней чередуются толстые и тонкие участки, при этом последние имеют вид светлых полос, представляющих нега-

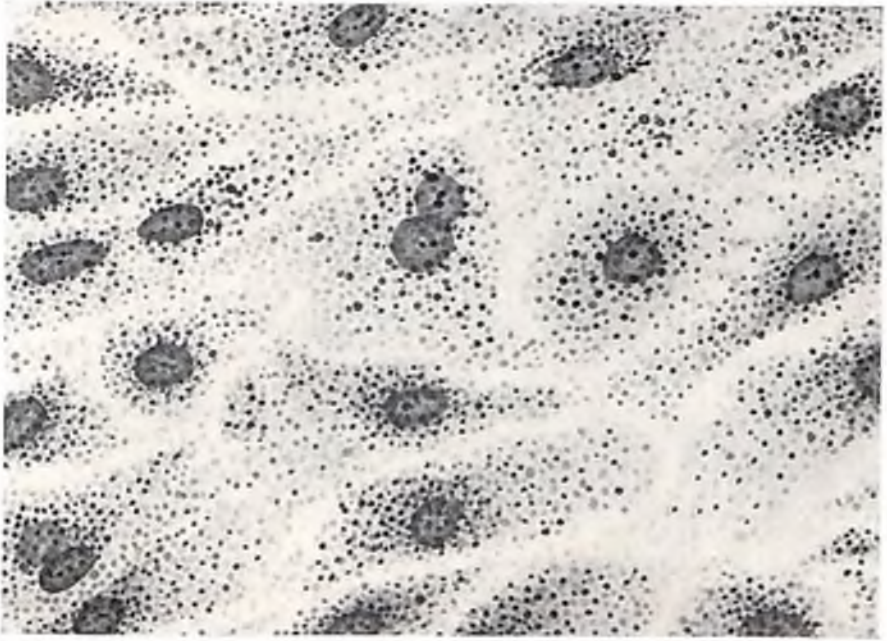


Рис. 85. Хлорогенная ткань *Alloborhoga saliginosa*. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

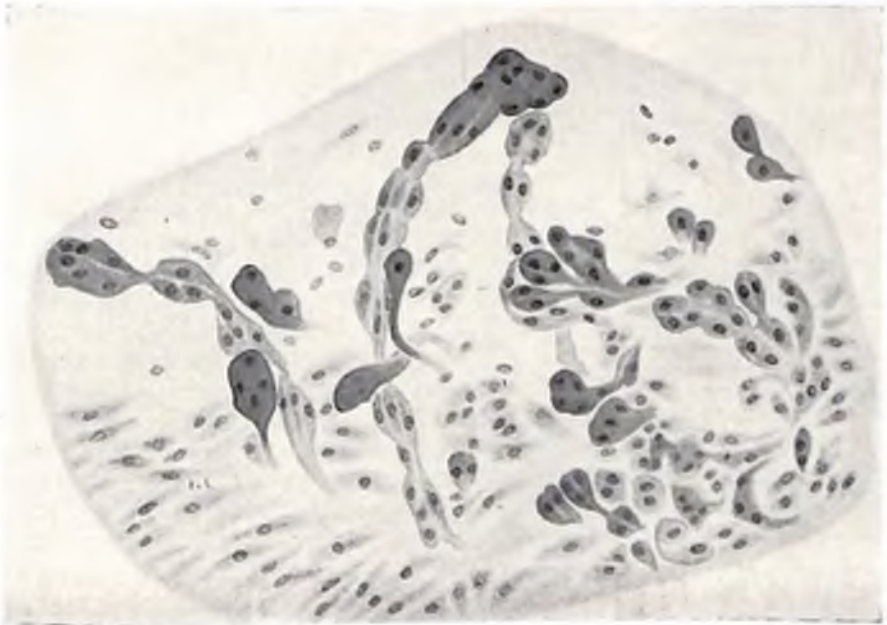


Рис. 86. Разрастания хлорогенной ткани, выдающиеся в полость. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 60.

тивные отпечатки подлежащих структур (сосудов и мышц). К базальной поверхности эпителия тесно прилегают проходящие параллельно на некотором расстоянии друг от друга кровеносные сосуды (артерии и вены), которые переходят в капилляры. Установить границу между артериями и венами, с одной стороны, и капиллярами — с другой, не представляется возможным, поскольку разница в строении стенки сосудов выступает неотчетливо. Основанием для их разделения служат лишь различный диаметр просвета и степень развития пограничной мембраны, связанной с эндотелием.

Связь хлорогеной ткани с кровеносными сосудами очень ясно выступает в области задней кишки, которая со стороны полости целома покрыта этой тканью на значительном протяжении. На тех местах препарата, на которых удалось отделить хлорогеной ткань вместе с подлежащими кровеносными сосудами, можно более детально рассмотреть характер их взаимосвязи. Подобный плоскостной препарат представлен на рис. 87. Здесь на фоне базальной поверхности хлорогеной ткани на некотором расстоянии друг от друга проходят, образуя изгибы, сравнительно тонкие артерии, сопровождающиеся более широкими венами. Из артерий возникают капилляры, которые образуют значительного размера расширения, имеющие характер лакун. Последние переходят в капилляры, впадающие в вену. На представленном препарате не везде полностью сохранились подлежащие сосуды. В одних местах отсутствуют участки артерий, в других — вены. Однако исследование большого числа подобных препаратов показывает, что обычно под хлорогеной тканью артерии и вены сопровождают друг друга. Указанные лакуны представляют локальные расширения капиллярного русла. К каждой из них подходит ветвь артерии — приносящий сосуды разделяются на две ветви и более, причем каждая из них переходит в отдельную лакуну. В свою очередь начальные отделы выносящих сосудов могут быть короткими. Сливаясь между собой, они образуют один общий для нескольких лакун выносящий сосуд, впадающий в вену. Иногда к базальной поверхности хлорогеной ткани прилегают две лакуны и связанные с ними приносящие и выносящие сосуды (рис. 88). Стенка этих сосудов, так же как и лакун, образована эндотелием. Приносящий сосуд несколько меньше по диаметру, чем выносящий, и разделяется на два сосуда различной длины. Каждый из них переходит в отдельную лакуну, имеющую вид вздутия наподобие мешка. В лакунах часто находятся скопления кровяных клеток. Отходящий сосуд одной лакуны очень короткий и сливается с началом одноименного сосуда соседней лакуны. В таких случаях для двух лакун образуется общий отводящий сосуд. Обращает на себя внимание тесный контакт как сосудов, так и лакун с базальной поверхностью хлорогеной ткани. Они

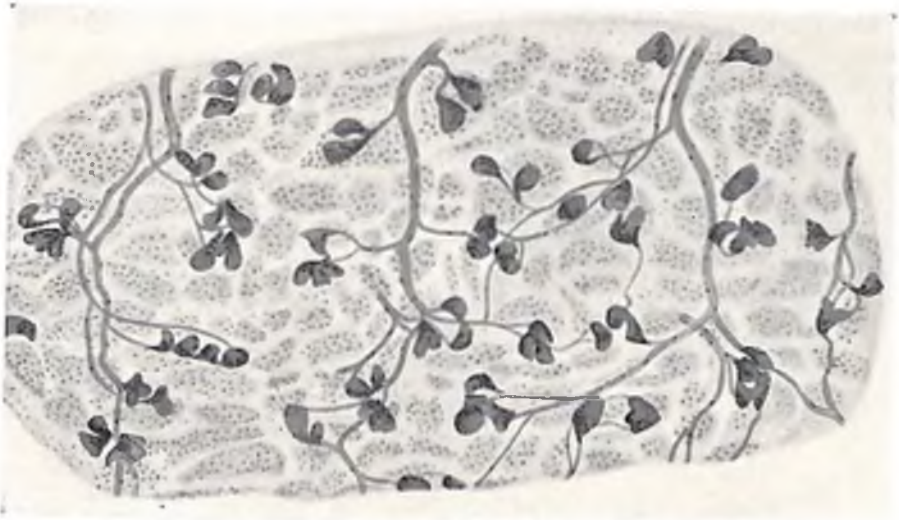


Рис. 87. Хлорогенная ткань вместе с кровеносными сосудами. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 2, об. 40.

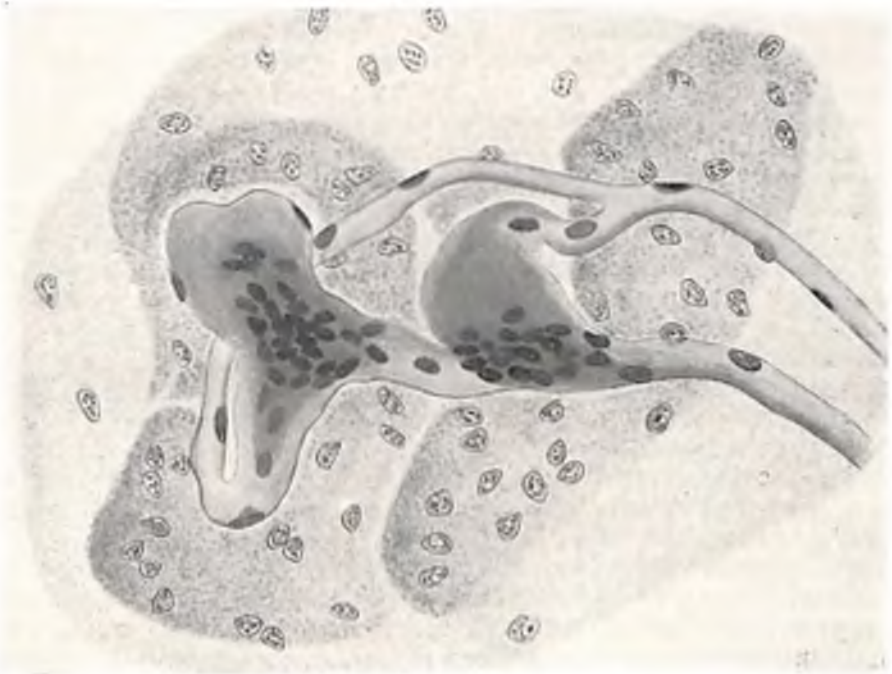


Рис. 88. Две лакуны с приносящими и выносящими сосудами, связанные с хлорогенной тканью. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90,

даже слегка углубляются в толщу эпителиального пласта. На препаратах, где сосудистая система отделена от эпителия, остаются вдавления, соответствующие форме сосудистой сети. Особенно глубоко вдаются в толщу эпителия лакуны, при отделении которых в эпителии остаются значительные ниши. Все сказанное свидетельствует о том, что хлорогенная ткань и сосуды связаны морфологически и функционально. Принцип строения сосудов и их отношение к хлорогенной ткани у аннелид такие же, как в первичной и окончательной почках позвоночных животных. Лакуны можно сравнивать с сосудистыми клубочками, а приносящие и выносящие сосуды лакун — с одноименными сосудами клубочков. Различием является лишь то, что в первичной и окончательной почках указанные сосуды связаны с базальной поверхностью эпителия, образующего мочевые канальцы. У аннелид рассмотренные сосуды связаны с базальной поверхностью хлорогенной ткани, образующей частично выстилку вторичной полости тела. В первом случае продукты обмена выводятся из организма по мочевыделительным путям, во втором — через полости тела и по нефридных трубкам.

Таким образом, хлорогенную ткань вместе с прилежащими сосудами надо рассматривать как орган выделения, аналогичный почкам. В состав выстилки целома хлорогенную ткань следует прежде всего считать экскреторным эпителием, возникающим в ходе эволюции выделительной системы, позднее присоединившимся к целому и установившим с ним особого характера корреляцию. В результате этого у целома в дополнение к основной возникла побочная выделительная функция.

Хлорогенная ткань ввиду указанных выше особенностей строения и взаимоотношения с сосудами специфична, что стоит в прямой связи с выполняемой ею выделительной функцией. Она имеет резкую границу с мезотелием. Стык этих двух эпителиев отчетливо выступает на всем протяжении. Каких-либо структур, имеющих переходный характер, между этими двумя тканями встретить не удалось. В условиях репаративной регенерации они также не превращаются одна в другую. Это дает основание считать их двумя совершенно различными тканевыми структурами, каждая из которых определенным образом детерминирована. Хлорогенная ткань — часть выделительной системы. Источником ее возникновения в ходе эволюции, очевидно, следует считать эпителий начальных отделов протонефридиев более примитивных животных. Развитие хлорогенной ткани протекало в ходе установления связи, с одной стороны, с кровеносными сосудами, с другой — с развивающимся целомом. Следовательно, хлорогенная ткань вошла в состав стенки целома лишь как выделительный эпителий, который установил контакт со специфичной для целома тканью — мезотелием. Вместе с этим хлорогенная ткань стала в некоторой степени заменять мезотелий, став частью висцеральной стенки целома.



Рис. 89. Эпителий нефридия вместе с сосудами. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

К выделительной функции имеет отношение не только хлорогеничная ткань, но и эпителий нефридиальных трубок (рис. 89). Хотя последний имеет несколько иное строение по сравнению с хлорогеничной тканью, однако он не менее резко отличается от мезотелия. По сравнению с последним он представляет более толстый пласт, образованный одним рядом клеток, высота которых почти такая же, как ширина. В строении эпителия резко выражена гетерополярность ввиду особой дифференцировки апикальных частей клеток. Последние имеют реснички. Форма округлая. В цитоплазме находятся различной формы и окраски зернистые включения. Стык эпителия нефридиев с мезотелием происходит по краю воронок, при этом он выступает чрезвычайно резко. Обращает на себя внимание взаимоотношение эпителия нефридиев и прилежащих к нему кровеносных сосудов. Последние, так же как и на месте хлорогеничной ткани, образуют разветвления, тесно прилегающие к базальной поверхности нефридиальной трубки. Характер разветвления такой же, как был описан выше. Имеются также лакуны с приносящими и выносящими сосудами. Таким образом, взаимоотношения с кровеносными сосудами хлорогеничного эпителия и эпителия нефридиев сходны. Очевидно, это можно объяснить тем, что эпителий нефридиев, образующий выстилку нефридиальных трубок, выводящих продукты обмена из полости тела во внешнюю среду, выполняет также выделительную функцию. Следовательно, выделительная система как бы разделена целиком на две части — хлорогеничную ткань и нефридии. В результате этого

целом осуществляет проведение экскреторных продуктов от хлорогенной ткани в нефриди. Подобный морфологический и функциональный контакт целома с выделительной системой, очевидно, имеет характер вторичной связи, возникшей в ходе эволюции как целома, так и выделительного аппарата.

Аналогичное строение выделительного аппарата выявлено и у представителей других типов беспозвоночных. Различие в их строении вносит лишь отношение его к целому, анатомические особенности которого весьма переменны. Рассмотрим клеточную дифференцировку выделительного эпителия в окончательной почке млекопитающих, у которых она представляется наиболее сложной. Как известно, выделительный эпителий образует в почке мочевые канальцы, или нефроны, в разных отделах которых эпителий имеет морфологические и функциональные особенности. Они выражаются как в различном строении самого эпителия, так и в неодинаковой, разнообразной его связи с подлежащими структурами, особенно с кровеносными сосудами. Наиболее тесная взаимозависимость эпителия нефрона с сосудами имеет место в области капсулы, внутренний слой которой неразрывно связан с эндотелием капилляров сосудистого клубочка. Прообразом этой связи служит описанное выше у амфибий взаимоотношение хлорогенной ткани и эпителия нефриды с кровеносными лакунами. Другая форма взаимозависимости между выделительным эпителием и сосудами имеет место на всем протяжении главного отдела нефрона. Здесь капиллярная сеть находится в тесном контакте с особо дифференцированным эпителием, резко отличающимся от эпителия других отделов нефрона. Выделительная функция осуществляется лишь в указанных двух отделах нефрона. В них корреляция с сосудами является наиболее тесной. Остальные отделы нефрона выполняют в основном проводящую функцию.

Реактивность эпителия нефрона, который также называется почечным типом эпителия, исследовалась широко в различных экспериментальных условиях на животных, при эксплантации *in vitro* и в условиях патологии у человека. Природа этой ткани определена. Дифференцировка клеток протекает лишь в направлении образования структур, осуществляющих экскреторную функцию. Поэтому почечный эпителий является детерминированным, не способным ни к каким превращениям в другие структуры. Метаболизм этой ткани весьма высок и клетки богаты ферментными системами, обуславливающими их выделительную функцию. Регенеративные свойства эпителия нефрона значительны. Однако восстановительный процесс может протекать лишь при оптимальных условиях кровообращения. В связи с этим представляет интерес рассмотреть влияние нарушения кровообращения на жизнедеятельность почечного эпителия и его выделительную функцию. В этом направлении выполнено много исследований различными авторами.

Наиболее широко в этих условиях изучался почечный тип эпителия А. А. Волощенко (1955). Им поставлены различные опыты на млекопитающих (кошка) с временной ишемией почки. Кроме того, произведены опыты с удалением фиброзной капсулы почки, создающей необходимое постоянное давление в тканях, способствующее кровотоку в сосудах почки. При кратковременной ишемии в почке образуются немногочисленные небольшие инфаркты. На месте их в эпителии главного отдела наблюдаются деструктивные изменения в форме набухания клеток, потери четкой каемки, исчезновения в цитоплазме включений и др. Однако эти изменения обратимы, и в дальнейшем нормальная структура эпителия восстанавливается. При одинаковой по продолжительности ишемии почки изменения у разных животных выражены неодинаково. По-видимому, это объясняется тем, что сосудистое русло почки не полностью освободилось от крови. Кое-где кровь сохранилась в русле, что способствует более продолжительной жизнедеятельности эпителия нефронов. Не следует исключать и того факта, что эпителий в разных нефронах находится на неодинаковом уровне развития. Соответственно этому и интенсивность обменных процессов в них различна. Наибольший интерес представляет то, что самая значительная повреждаемость наблюдается при ишемии в эпителии главного отдела и внутреннего листка капсулы. Это те отделы нефрона, которые тесно связаны с кровеносными сосудами.

В опытах с ишемией, длившейся 3 ч, реактивные изменения эпителия отмечаются на протяжении всего нефрона и собирательных трубок, а также в подлежащей соединительной ткани и сосудах. Вследствие этого выделительная функция полностью нарушается. Однако не на всем протяжении нефронов эти изменения приводят к дегенерации клеток. В ряде мест реактивные изменения эпителия нефрона обратимы. Эти участки эпителия служат источником репаративной регенерации (рис. 90). Дифференцировка жизнеспособных клеток не во всех нефронах приводит к полному завершению восстановительного процесса. Потенция к развитию сохранившихся участков эпителия в ряде нефронов является недостаточной для восстановления исходной структуры всего нефрона. Большое значение в этом процессе играет своевременная регенерация подлежащей соединительной ткани и находящихся в ней сосудов. При отсутствии необходимой синхронизации в процессах регенерации эпителия и соединительной ткани восстановление нефрона не происходит.

Реакцию нефронов на действие длительной ишемии А. А. Волощенко разделяет на три периода. Первый длится 1—2 сут и характеризуется наиболее глубокими деструктивными изменениями и отсутствием сколько-нибудь заметно выраженных явлений пролиферации. Многие клетки подвергаются распаду и отторгаются. В результате в нефронах и собирательных трубках образуются обнаруженные раневые участки. На протяжении второго периода, продолжающегося 10—12 дней, дегенеративные изменения в эпителии постепенно исчезают, но появляются признаки его пролиферации. Эпителиальные клетки находятся в состоянии дедифференцировки, становятся плоскими. Многие из них находятся в состоянии митоза и амитоза. Образовавшийся регенерат перекрывает частично или полностью раневую поверхность. В этот период в клетках регенерата еще отсутствует

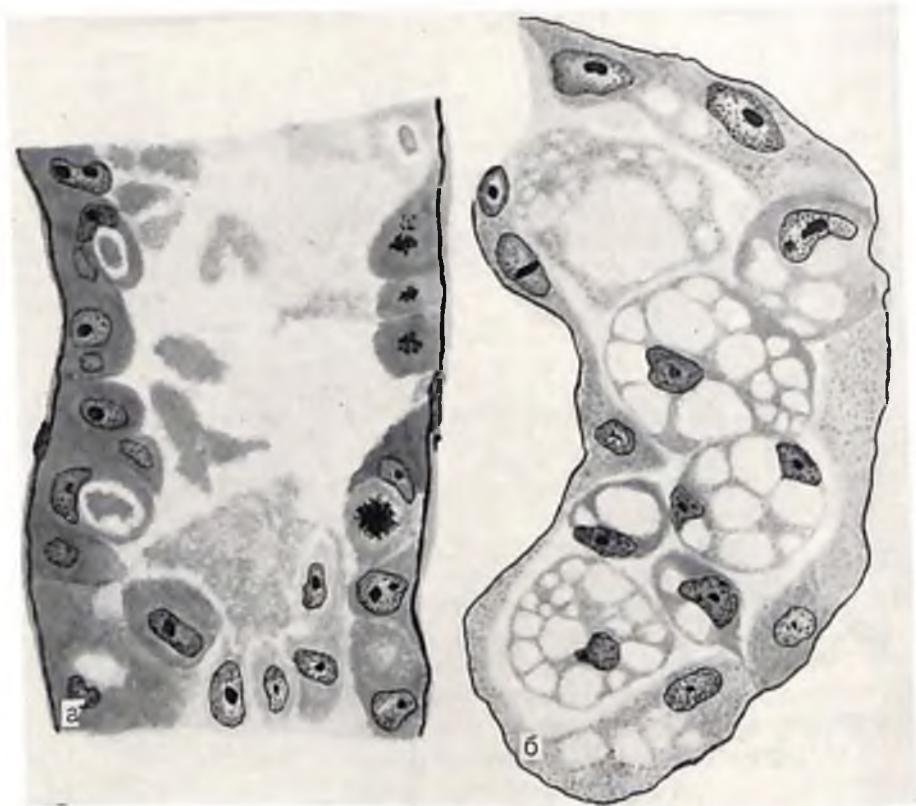


Рис. 90. Регенерация почечного эпителия. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

а — сохранившийся участок прямой части главного отдела нефрона. Срок опыта 4 дня;
 б — дегенерация клеток эпителия извитой части главного отдела нефрона. Срок опыта 10 дней.

специфическая дифференцировка; она лишь изредка проявляется к концу периода образованием в клетках главного отдела нефрона щеточной каемки. На протяжении третьего периода клеточная дифференцировка в развивающемся эпителиальном регенерате приводит к образованию специфической выстилки с ее особенностями, свойственными каждому отделу нефрона.

Опыты А. А. Волощенко показывают, что в окончательной почке млекопитающих наиболее высокодифференцированным и специализированным отделом нефродермальной ткани является эпителий главного отдела. При нарушении кровотока в почке реактивные изменения прежде всего выявляются в этом эпителии. Вместе с этим он обладает большими регенерационными способностями. Представленные материалы свидетельствуют об отсутствии различной детерминации эпителия нефрона. В условиях регенерации эпителий нефрона выступает как единая эпителиальная структура, которая соответственно расположению

специализируется в различных направлениях. Факторы, приводящие регенерат к различной дифференцировке, остаются пока неизвестными.

Ткани органов дыхания

Функция дыхания обуславливается кровеносной системой и циркуляцией в ней крови, содержащей дыхательный пигмент (гемоглобин). На начальном этапе гистогенеза специальный дыхательный аппарат еще отсутствует и функция дыхания осуществляется в организме диффузно в сфере расположения всей кровеносной системы. Однако наиболее интенсивно она проявляется в области головы, где находятся наиболее жизненно важные структуры. В подобном виде дыхательная деятельность проявляется у немертин. В дальнейшем ходе эволюции происходит концентрация этой деятельности и она становится делом специального дыхательного аппарата.

Впервые клеточная дифференцировка, обуславливающая возникновение дыхательного аппарата, наблюдается у аннелид. Она представляет в организации животных важную форму адаптации, значительно расширяющую его жизненные возможности. Строение дыхательного аппарата характеризуется взаимозависимостью двух основных тканевых структур: эпителия, непосредственно связанного с внешней средой, и кровеносных сосудов, находящихся с ним в тесной связи. Корреляция названных структур имеет строго определенное морфологическое выражение, оптимальное для осуществления дыхательной деятельности.

Наиболее часто встречаемой формой дыхательного аппарата у аннелид являются гребневидные жабры, являющиеся выростами кожного покрова. В каждую из жабр входит сосудистая петля, восходящая и нисходящая ветви которой соединяются многочисленными капиллярами. Последние находятся в непосредственной связи с клетками кожного эпителия. Наиболее широко исследовано тканевое строение дыхательного аппарата у позвоночных. У них клеточная дифференцировка этого аппарата происходит в трех различных в анатомическом отношении органах дыхания: серозной оболочке куриного эмбриона, в провизорном дыхательном аппарате, жабрах и легких, являющихся дефинитивным дыхательным аппаратом. Особенности клеточной дифференцировки серозной оболочки куриного эмбриона были рассмотрены выше в разделе, посвященном провизорным тканям. Здесь лишь укажем, что строение входящего в ее состав кожного эпителия и подлежащей сети кровеносных капилляров, а также взаимозависимое отношение между ними отвечают общему принципу строения дыхательного аппарата (рис. 91). Капилляры образуют узкопетлистую сеть, расположенную в одной плоскости и вдавливающуюся в эпителиальный пласт. В результате этого клетки эпителия имеют различную толщину. Толстые

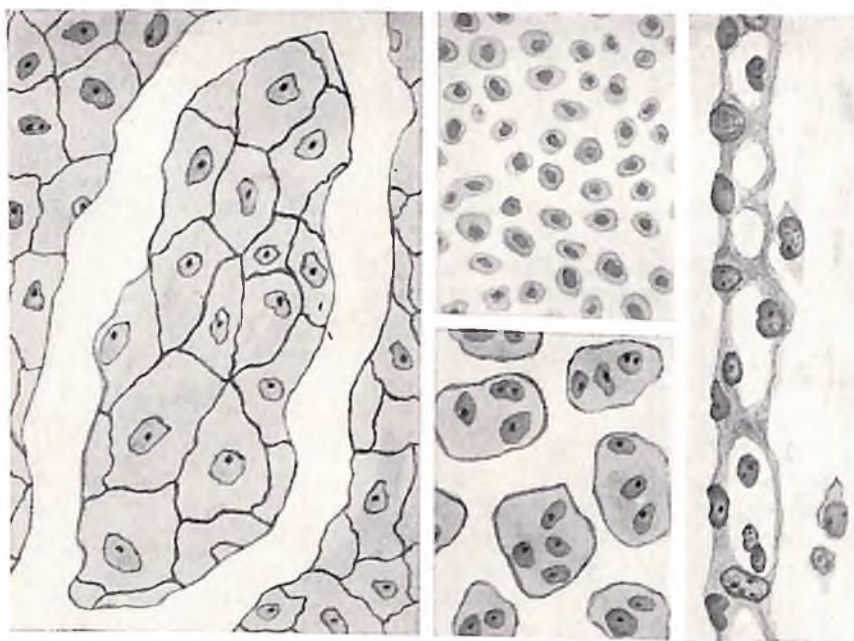


Рис. 91. Различные стадии развития серозной оболочки куриного эмбриона.

ядросодержащие части располагаются в просвете петель капиллярной сети; остальная часть эпителиальных клеток имеет вид тонких пластинок, лежащих на поверхности капилляров. Подобные отношения между эпителием и капиллярами создают тонкую биологическую мембрану, расположенную на разделе внешней среды и крови. Она образована двумя тонкими пластинками цитоплазмы эпителиальной и эндотелиальной клеток и лежащей между ними базальной мембраной. Таким образом, имеются оптимальные условия для осуществления газового обмена. Однако указанные отношения между эпителием и капиллярами весьма пластичны и изменчивы.

Как показывают результаты опытов Ю. К. Хиловой (1967), при частичной герметизации поверхности скорлупы яйца эпителий серозной оболочки, капилляры и их отношения резко перестраиваются. Эпителиальный пласт утолщается и приобретает многослойность. Капиллярная сеть становится менее густой и не зависимой от эпителия. В указанных условиях опыта в сущности утрачиваются характерные для дыхательного аппарата межтканевые отношения и он перестает быть таковым.

Дыхательный аппарат, представленный жабрами, рассмотрим у речной миноги. Он состоит из многочисленных жаберных лепестков, от поверхности которых отходит большое число параллельно лежащих складок. К жабрам подходят приносящие жаберные артерии. Их конечные разветвления представлены мелкими прекапиллярного типа сосудами, из которых каждый

в свою очередь распадается на сеть капилляров, лежащую под эпителием в складах жаберных лепестков. Эта сеть капилляров чрезвычайно узкопетлиста и густа. К ее поверхности непосредственно прилегает тонкий слой кожного эпителия, выстилающего поверхность жаберных лепестков. Он однослойный, плоский и имеет характерные для эпителия дыхательного аппарата позвоночных животных черты строения. Клетки его при рассмотрении с поверхности имеют эксцентрично расположенное ядро, при этом на вертикальном срезе ядродержащая часть клетки выглядит значительно толще остальной части, имеющей вид тонкой пластинки. Отношение между капиллярами и эпителием в общих чертах можно изучить на поперечных срезах жаберного лепестка.

На рис. 92 изображен косой срез жаберного лепестка с отходящими от его поверхности многочисленными складками. В основании фиксированного края лепестка находится основное русло разветвляющейся приносящей артерии, тогда как в толще свободного края виден просвет сосуда, продолжающегося в ствол выносящей артерии. Между ними находится густая сеть капилляров, лежащая в одной плоскости. Каждая отходящая от поверхности жаберного лепестка складка представляет собой тонкую пластинку, состоящую из двух слоев эпителия, между которыми и заключена сеть кровеносных капилляров. В результате тотальной фиксации, произведенной через сосудистое русло, просвет капилляров зияет. Эпителий тесно примыкает к стенке капилляров и отделен от нее лишь тонкой базальной мембраной. По ходу капилляров располагается сеть тонких аргирофильных фибрилл. Приведенные выше данные характеризуют лишь общую картину строения лепестка и заключенной в нем капиллярной сети. Детали этой картины можно рассмотреть на плоскостных препаратах изолированной складки. На тотальном препарате складки (рис. 93) обращает на себя внимание тот факт, что на уровне каждого ядра эпителиальной клетки одного слоя располагается ядро клетки другого, противоположного слоя эпителия. В результате этого на тотальном препарате складки ядра клеток эпителия обеих ее сторон кажутся собранными в группы. В каждой группе может быть два, три или четыре ядра. В их составе находятся также и ядра клеток эндотелия капилляров. Вокруг ядер цитоплазма образует небольшие сгущения, окрашивающиеся наиболее интенсивно. Указанные группы ядер расположены на равном расстоянии друг от друга. Светлые участки между ними и составляют русло капиллярной сети. На тотальных препаратах складки, полученных после предварительной инъекции кровеносных сосудов окрашенной желатиной, отчетливо выступает густая сеть кровеносных капилляров. В узких петлях ее и располагаются упомянутые группы ядер. Вдоль свободного края складки проходит крупный капилляр, диаметр которого превышает диаметр капилляров сети в два раза и более. Этот краевой капилляр завершает сосудистую сеть по краю складки.

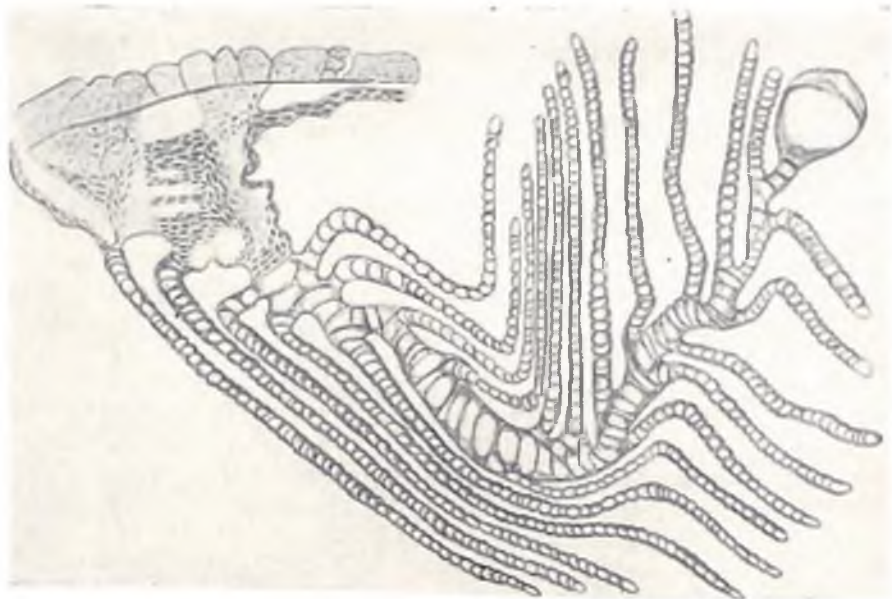


Рис. 92. Срез жаберного лепестка.

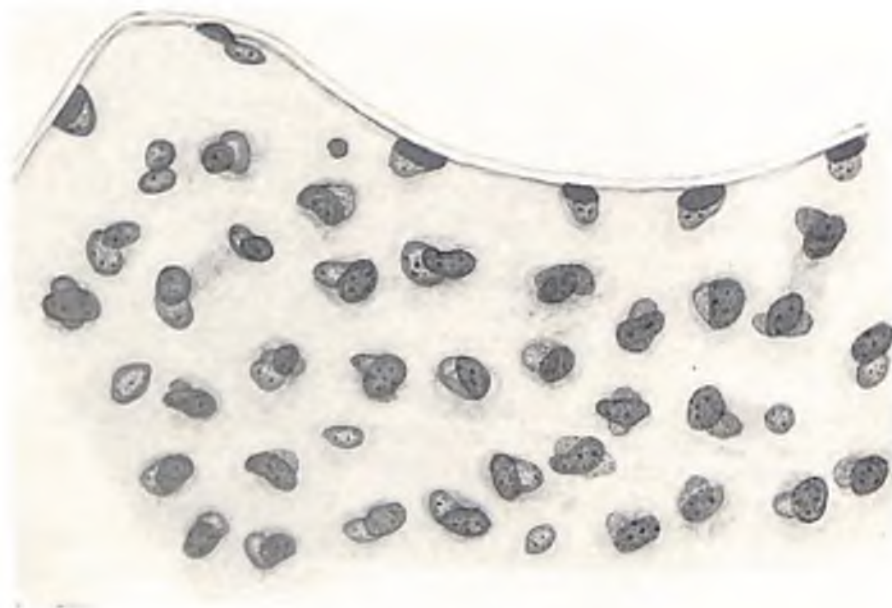


Рис. 93. Тотальный препарат складки.

На тотальных препаратах стенка капилляров выступает недостаточно отчетливо. Ее удастся рассмотреть на плоскостных препаратах, полученных путем расщепления складки на два плоскостных препарата, на которых виден эпителий одной поверхности складки с прилежащей к нему стенкой капилляров. Клетки эпителия имеют вид полигональных пластинок, границы которых выступают как светлые линии. Цитоплазма красится неравномерно. В ней выявляются темные и светлые участки. Темные участки небольшие, располагаются по краям клетки в виде гребня. В этой же части лежит ядро. В связи с эпителием находятся отдельные не имеющие резких очертаний эндотелиальные клетки капилляров. Их ядра располагаются в соседстве с ядрами эпителиальных клеток и по внешнему виду не отличаются от последних. В тех участках препарата, где стенка капилляров полностью отделена от эпителия, на поверхности последнего отчетливо выступает отпечаток капиллярной сети. По свободному краю складки, как и по краю, отделяющему ее от жаберного лепестка, проходят более крупные сосуды, между которыми заключена капиллярная сеть. Один из них является конечной ветвью приносящей артерии, другой — выносящей артерии. Оба сосуда имеют тонкие стенки с одним рядом циркулярно лежащих мышечных клеток и относятся к прекапиллярным артериям. Вместе с мощной капиллярной сетью они и составляют область микроциркуляции в составе складки. Учитывая наличие многочисленных складок в одном жаберном лепестке, а также большое число лепестков в жаберном аппарате, в целом можно получить представление о размерах площади микроциркуляции, на протяжении которой осуществляется газовый обмен.

Переходя к рассмотрению клеточной дифференцировки в дыхательном аппарате легких, необходимо отметить, что эпителиальная выстилка воздухоносных путей и дышащей части легкого (рис. 94, а) в гистогенетическом отношении представляет единый, общий пласт. Особенность их строения в значительной степени обусловлена различным характером межтканевых отношений, а в результате этого — и функцией. Вначале удобнее рассмотреть клеточную дифференцировку альвеолярной выстилки у амфибий, так как ввиду простоты анатомического строения легкого эта структура является наиболее доступной. Дыхательные пути лягушки являются короткими и выстланы высоким однослойным эпителием, содержащим большое количество секреторных клеток. По мере приближения к дышащей части легкого этот эпителий становится тоньше и на месте перехода постепенно превращается в плоский.

Респираторный эпителий легочного мешка лягушки представлен главным образом плоскими кроющими клетками, среди которых на значительном расстоянии разбросаны поодиночке или группами секреторные элементы. Плоские клетки на пленочных препаратах имеют вид полигональных пластинок значитель-

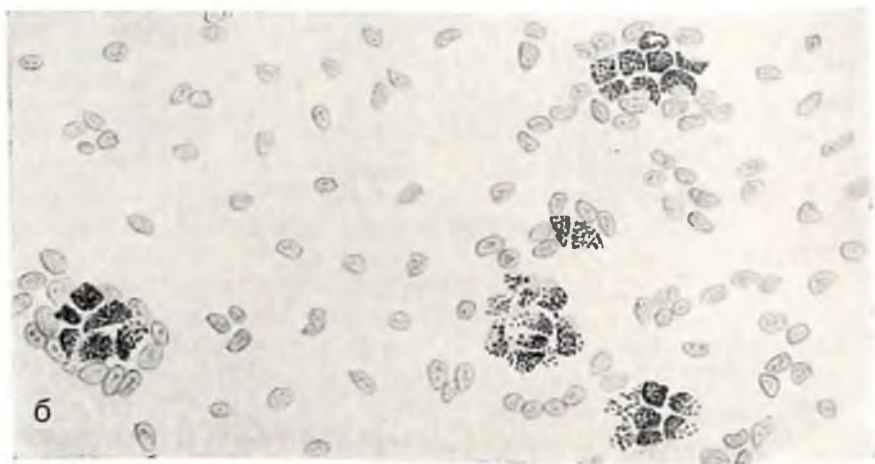


Рис. 94. Эпителий дыхательного пути (а) и легкого (б) лягушки. Окраска по Веберу. Ок 5, об. 6.

ного размера, между которыми вклиниваются мелкие клетки секреторной функции (см. рис. 94, б). Все клетки являются одноядерными. Ядра в кроющих клетках расположены эксцентрично у одного края. На месте расположения ядра скопляется значительное количество цитоплазмы, поэтому клетка здесь является наиболее толстой и красится более интенсивно. Остальная, значительная часть клетки представлена тонкой пластинкой цитоплазмы. Такое строение характерно для всех кроющих плоских клеток. Секреторные клетки на пленочных препаратах также имеют полигональные очертания. Ядро в них располагается в центре. Их высота соответствует толщине ядросодержащей части кроющих клеток, с которой они находятся в непосредственном контакте (рис. 95).



Рис. 95. Островки секреторных клеток в эпителии легкого лягушки. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

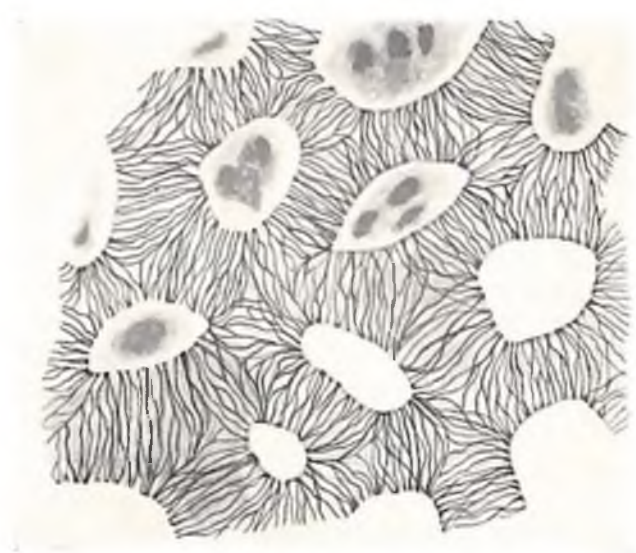


Рис. 96. Сеть капилляров в стенке легких лягушки. Пленочный препарат. Импрегнация серебром по Футу. Ок. 7, об. 90.

Особый интерес представляет отношение указанных клеток к подлежащей сети кровеносных капилляров. Последняя имеет узкие петли, в которых, как правило, лежат содержащее ядро части кроющих клеток. В петлях капиллярной сети находятся также и секретирующие элементы. На поверхности стенки капилляров расположены лишь тонкие части кроющих клеток и никогда не лежат ядра ни кроющих, ни секретирующих клеток. Капиллярная сеть находится в соединительной ткани, при этом в непосредственной связи с эндотелием лежит густая сеть аргирофильных фибрилл, которая в целом повторяет общий рисунок капиллярной сети (рис. 96). Таким образом, биологической мембраной, через которую осуществляется газовый обмен, являются тонкий участок кроющей клетки, эндотелиальная клетка, лежащая между ними базальная мембрана и сеть аргирофильных фибрилл, окружающая капилляр.

Заслуживает внимания поведение респираторного эпителия при репаративной регенерации. Опыты были поставлены таким образом, что респираторный эпителий подвергался деструкции под контролем глаза. Для этого легочный мешок вывертывали через дыхательные пути в глотку и полость рта. Доступный таким образом для вмешательства респираторный эпителий осторожно острым инструментом травмировали на некотором протяжении. Подлежащую сеть кровеносных капилляров оставляли нетронутой или подвергали весьма легкой травме. После этого вывернутое легкое осторожно вправляли и возвращали в прежнее состояние.

Уже через 20—30 мин после операции отмершие эпителиальные клетки отторгаются и появляются первые признаки пролиферации. Позднее на месте повреждения образуется эпителиальный регенерат, в котором уже через 5—6 ч видны митозы. Строение эпителиального регенерата значительно отличается от строения респираторного эпителия. Клетки его имеют различный размер, причем на первых стадиях их величина никогда не достигает величины кроющих клеток. Большинство их вытянуто в одном направлении. Ядра принимают форму длинных овалов. Вначале в эпителиальном регенерате секретирующие элементы не выявляются. Позднее в нем обнаруживаются различной величины островки секреторных клеток. Появление их связано с дифференцировкой клеток эпителиального регенерата, которые являются полипотентными и из которых развиваются как кроющие, так и секреторные клетки.

Опыты с введением в легочные мешки слабых растворов солей (хлорид натрия и др.) показали, что отдельные кроющие клетки сравнительно быстро распадаются и заменяются новыми элементами в результате деления соседних клеток. В последних происходят митозы, чего в нормальных условиях встретиться не удастся. По-видимому, потенция кроющих клеток различна. Одни из них представляют собой высокодифференцированные

элементы и при действии гипертонических растворов дегенерируют. Другие являются молодыми. Они митотически делятся, замещая распавшиеся клетки.

Для выявления фагоцитирующей способности клеток респираторного эпителия в легочные мешки вводили взвесь туши. Эти опыты показали, что ни кроющие, ни секретирующие клетки респираторного эпителия не обладают способностью к фагоцитозу. Однако в полости легочного мешка появляется значительное количество свободных клеток, накапливающих в цитоплазме зерна туши. Эти свободные клетки являются типичными макро- и микрофагами, которые вышли в просвет легочного мешка из кровеносных капилляров.

Таким образом, респираторный эпителий амфибий представляет эпителиальную ткань, клетки которой дифференцируются в двух направлениях: в сторону образования кроющих и секретирующих клеток. Он является продолжением эпителия дыхательных путей и имеет с ним общее строение (наличие кроющих и секретирующих клеток). Вместе с этим ему свойственны и существенные особенности, выражающиеся в совершенно иных, специфических, чрезвычайно глубоких связях с подлежащими кровеносными капиллярами, которые определенным образом влияют на строение эпителиальных клеток. Эти межтканевые отношения и отражают общий принцип организации, свойственный структурам дыхательного аппарата.

У рептилий (ящерица и черепаха) в отличие от амфибий органы дыхания имеют более сложное анатомическое строение. Однако структура дышащей части легкого во многом напоминает строение одноименной части легкого амфибий (рис. 97). Здесь также находится эпителиальная выстилка, которая тесно связана с подлежащей сетью кровеносных капилляров. Респираторный эпителий у ящерицы состоит из двух видов клеток. Одни из них плоские, значительного размера, с овальными ядрами, расположенными эксцентрично. Там, где клетка находится на поверхности капилляра, она очень тонкая и представлена лишь цитоплазмой. Остальная часть клетки лежит между капиллярами. На плоскостных препаратах эти клетки имеют вид неправильных полигональных пластинок. Они составляют основную часть эпителиального пласта. Другие клетки мелкие. На плоскостных препаратах они также имеют полигональное очертание. Их ядра располагаются в центральной части клеток. Цитоплазма сильно вакуолизована. Эти клетки лежат в составе выстилки поодиночке или группами различного размера. В морфологическом отношении они соответствуют секреторным клеткам респираторного эпителия амфибий, тогда как крупные плоские клетки аналогичны кроющим элементам. Отношение легочного эпителия к подлежащей сети капилляров настолько тесное, что отделить выстилку от капилляров не всегда удается. Капиллярная сеть легкого ящерицы, так же как и легкого амфибий, узкопетлиста.

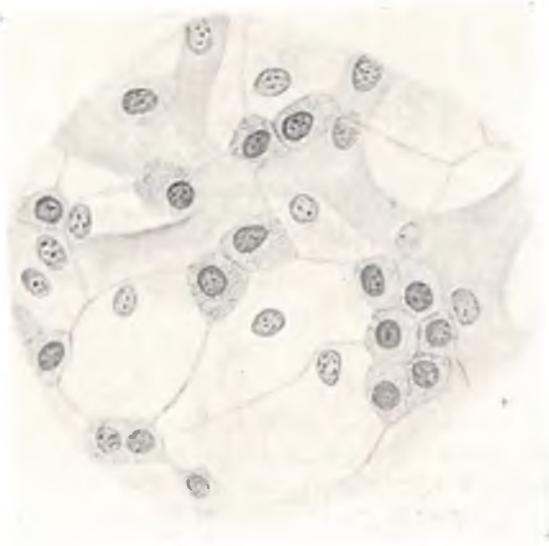


Рис. 97. Легочный эпителий с частью подлежащих кровеносных капилляров ящерицы. Плевочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

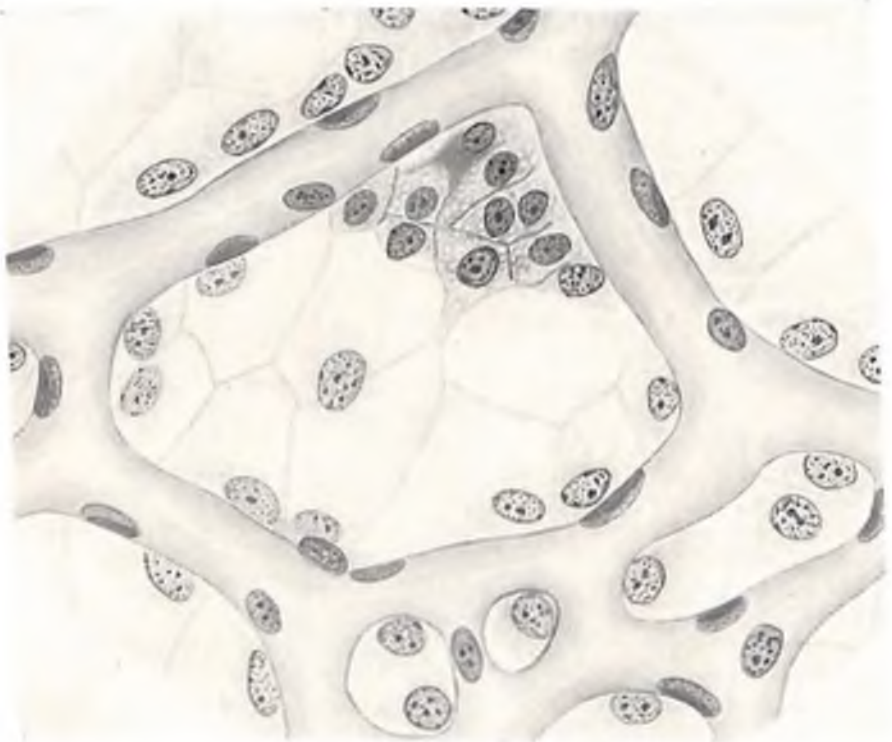


Рис. 98. Выстилка и подлежащая сеть капилляров легких черепахи. Плевочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

В петлях ее располагаются мелкие секреторные клетки и ядро-содержащие части кроющих клеток.

В легком черепахи капиллярная сеть в разных местах имеет неодинаковый рисунок строения. На значительном протяжении она является широкопетливой (рис. 98). Вследствие этого находящийся на ее поверхности респираторный эпителий несколько отличается от эпителия, лежащего в других местах. Ввиду значительного размера петель капиллярной сети в них способна поместиться вся клетка. Во многих петлях располагается несколько кроющих клеток. Их ядра могут находиться как у края, так и в центре клетки. Толщина клеток, лежащих в петле капиллярной сети, на всем протяжении одинакова. Эти клетки непосредственно не участвуют в газовом обмене и выполняют только кроющую, пограничную функцию, чем они отличаются от остальных кроющих клеток, тонкая часть которых покрывает поверхность капилляров. Мелкие клетки респираторного эпителия черепахи также являются секреторными, содержат в цитоплазме большое количество вакуолей и лежат поодиночке или группами.

Сравнивая характер клеточной дифференцировки легочного эпителия у рассмотренных выше животных, не трудно установить его общий принцип. Во всех случаях выстилка имеет строение однослойного, полиморфного эпителия, находящегося в определенном взаимоотношении с кровеносными капиллярами. В дополнении к сказанному необходимо рассмотреть клеточную дифференцировку в дыхательном аппарате легких млекопитающих.

Были исследованы легкие у кошки. Полученные данные показывают, что клеточная дифференцировка в легочном эпителии происходит в тех же двух направлениях (рис. 99). Поэтому в составе его находятся два вида клеток. Одни — крупные, кроющие с ядром, лежащим у края, где клетка наиболее толстая. Остальная ее часть образует значительного размера пластинку, которая перекрывает поверхность капилляра, обращенную к просвету альвеолы. Часть этих клеток, содержащая ядро, как правило, лежит в петле капиллярной сети. На плоскостных препаратах с окрашенными клеточными границами эти клетки выступают в виде полигональных пластинок значительного размера. Они составляют основную часть эпителиальной выстилки альвеолы. Кроме кроющих клеток, в составе пласта находятся мелкие клетки с вакуолизированной цитоплазмой, которые всегда лежат в просветах петель капиллярной сети. По своему строению они имеют полное сходство с секреторными клетками одноименных тканей рептилий и амфибий. Постоянная вакуолизация их цитоплазмы свидетельствует о секреторной деятельности. Однако содержимое вакуолей не выявляется общепринятыми методами обработки, определяющими слизистый или белковый характер секрета. Это указывает на особую специфичность выделяемого продукта. Размер петель капиллярной сети, лежащей

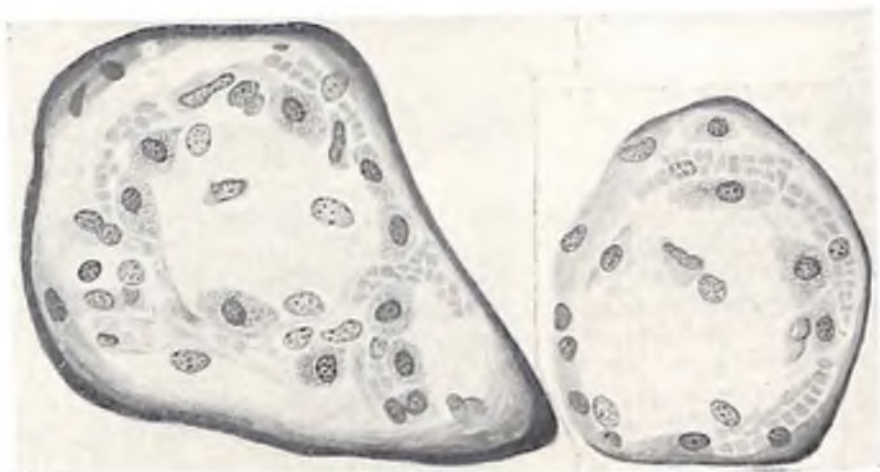


Рис. 99. Выстилка стенки альвеолы легкого кошки. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 5, об. 90.

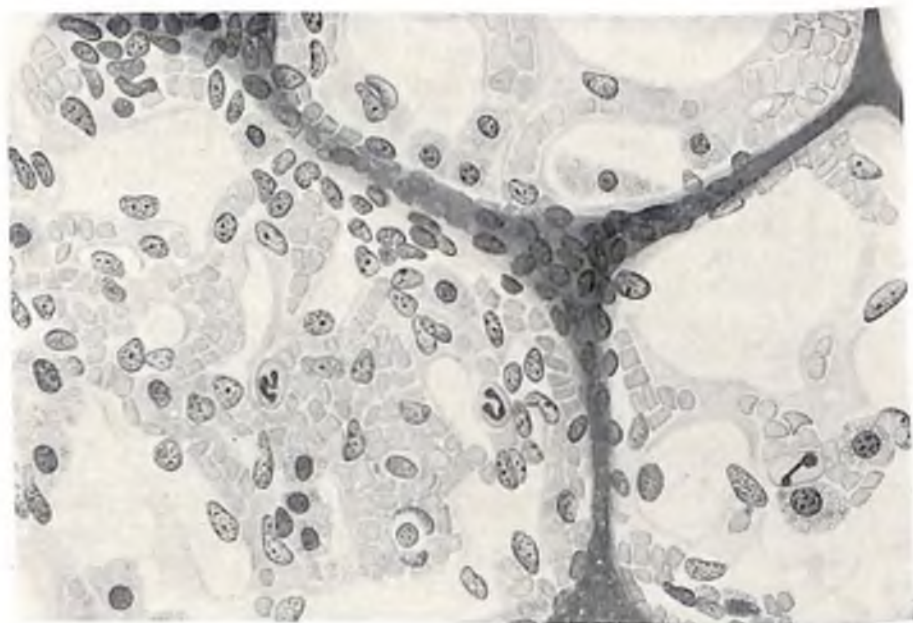


Рис. 100. Стенка и капилляры альвеолы легкого кошки. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 5, об. 90.

в стенке альвеолы, варьирует (рис. 100). В основном она мелкопетлиста. В непосредственной связи со стенкой капилляров находится сеть тонких аргирофильных фибрилл. Помимо этого, в соединительной ткани стенки альвеолы рыхло переплетаются эластические волокна, обуславливающие эластичность структуры дыхательного аппарата.

Таким образом, клеточная дифференцировка респираторного эпителия млекопитающих (кошка) имеет в основных чертах полное сходство с развитием одноименной ткани рассмотренных выше животных. Это дает основание утверждать, что выстилка легких у представителей различных классов позвоночных построена по одному типу. В морфологическом и генетическом отношении респираторный эпителий стоит в одном ряду с эпителием переднего отдела пищеварительного тракта. Полное сходство существует и во взаимоотношениях респираторного эпителия и подлежащей сети кровеносных капилляров. Оно выражает общий, основной принцип строения дыхательного аппарата. Значительное влияние на развитие дыхательного аппарата жабр и легких в ходе органической эволюции оказал процесс кефализации. Это нашло выражение в том, что в онтогенезе источником возникновения выстилки воздухоносных путей и легких, эпителия переднего отдела кишки, некоторых инкреторных структур и др. служит общий эмбриональный зачаток.

Ткани оболочек нервной системы

В данном разделе не ставится задача рассмотреть принцип клеточной дифференцировки глии во всем ее многообразии. Эти данные в историческом аспекте нашли отражение в монографии акад. А. А. Заварзина (1941) и в монографии Н. Г. Хлопина (1946). Целью настоящего раздела является анализ только тех вспомогательных структур нервной системы, которые входят в состав оболочек головного и спинного мозга, а также оболочек нервных стволов и их разветвлений на периферии. Эти структуры возникли в ходе органической эволюции в значительной степени под влиянием двигательной деятельности соматической мускулатуры и в сущности в определенном смысле играют роль амортизирующего, оборонительного аппарата нервной системы. Они определили жизненно необходимый оптимальный режим деятельности нервной системы в условиях интенсивных двигательных реакций организма. Поскольку в предыдущих разделах рассмотрены принципы клеточной дифференцировки соматической мускулатуры и возникшего в ходе ее эволюции мезотелия, а также вызванная ее функциональным влиянием клеточная дифференцировка опорных и других структур в ткани внутренней среды, постольку необходимо коснуться клеточной дифференцировки и тех вспомогательных производных нервной системы, которые находятся в корреляции с мышечной деятельностью.

Ткань, которая является предметом рассмотрения, по классификации Н. Г. Хлопина, относится к эпендимо-глиальной группе пограничных тканей. Она выстилает полости и пространства между оболочками головного и спинного мозга, а на периферии служит выстилкой периневральных влагалищ. Эволюция этой ткани совершенно не изучена. Ее возникновение, по-видимому, стало возможным на поздних этапах органической эволюции у артропод. Наиболее выражена клеточная дифференцировка этой структуры в филогенезе позвоночных. Принимать глиальные эпителиоидные клетки, встречаемые у амниелид, за начальную стадию развития структур, аналогичных выстилке мозговых оболочек, вряд ли правильно. Для возникновения последней необходим более высокий уровень развития нервной системы и других тканей, находящихся с ней в более тесной корреляции (соматическая мускулатура).

Выстилка мозговых оболочек изучалась многими исследователями у высших позвоночных, главным образом у млекопитающих, в составе периневральных влагалищ (В. Ф. Лашков, 1938, 1963; С. И. Шелкунов, 1954; Е. Б. Хайсман, 1960; М. М. Шудло, 1972; Shanthaveerappa, Bourne, 1966; Schröder, Seiffert, 1970, и др.). Менее исследована выстилка оболочек головного и спинного мозга. Ниже будут приведены собственные наблюдения автора, изучавшего эту ткань с помощью более совершенного метода пленочных препаратов, позволившего детально проследить клеточную дифференцировку.

Большинство исследователей использовали только метод срезов, вследствие чего трактовка указанной структуры весьма противоречива. В литературе принято называть эту ткань мезотелием. Поскольку то же название упрочилось за выстилкой целома, целесообразно выстилку мозговых оболочек именовать эпителием мозговых оболочек.

Вначале рассмотрим особенности клеточной дифференцировки эпителия, входящего в состав твердой мозговой оболочки головного мозга. Эта ткань составляет наружную стенку субдуральной полости и состоит из одного ряда плоских клеток, имеющих вид тонких полигональных пластинок значительной протяженности (рис. 101). Клетки имеют однотипное строение, при этом содержат по одному ядру, лежащему в центре. Они обладают большой кроющей способностью и других каких-либо признаков дифференцировки лишены. В отдельных клетках наблюдаются перешнуровывания ядер. Наряду с этим встречаются двухъядерные клетки. Очевидно, эти показатели свидетельствуют о наличии в эпителии амитозов. Митозы в эпителии отсутствуют. Одной из особенностей строения этой ткани является ее весьма тесная связь с подлежащей соединительной тканью. В результате этого на базальной поверхности отделенной от соединительной ткани эпителия остается четкий рисунок вдавленных подлежащих структур. Поскольку пласт эпителия весьма

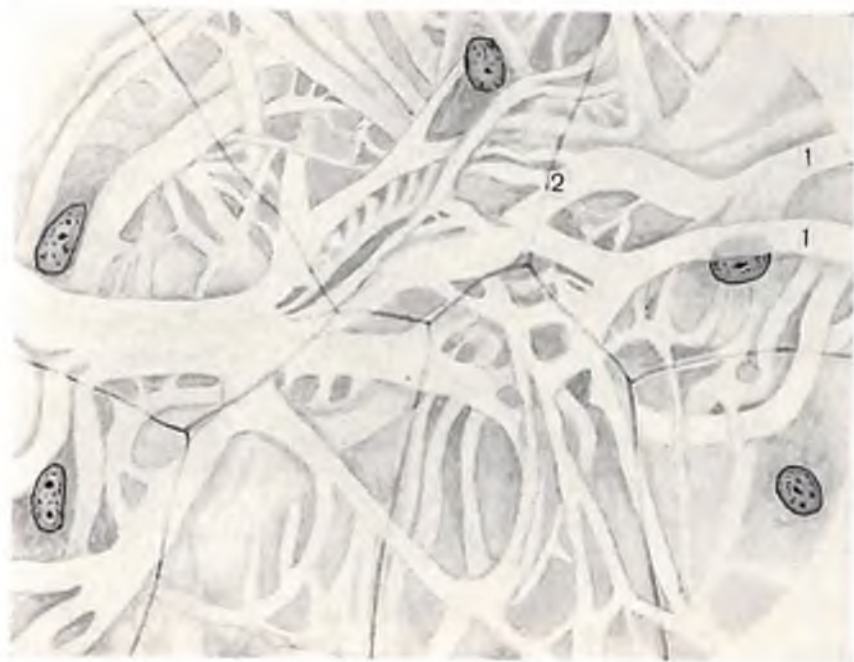


Рис. 101. Эпителий твердой мозговой оболочки головного мозга с отпечатками на базальной поверхности подлежащей соединительной ткани. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

1 — отпечатки пучков коллагеновых фибрилл; 2 — границы клеток эпителия.

тонок и тесно связан с соединительной тканью, выявить разделяющую обе ткани базальную мембрану не представляется возможным. Однако совершенно бесспорно, что эти две ткани имеют различную природу. Поэтому высказывания отдельных авторов о соединительнотканном происхождении выстилки мозговых оболочек лишены каких-либо оснований.

С внутренней стороны субдуральная полость ограничена эпителиальной выстилкой паутинной оболочки (рис. 102). Она, подобно выше рассмотренному эпителию, также представляет тонкий пласт, образованный одним рядом плоских клеток. Основу паутинной оболочки составляет рыхлая соединительная ткань, с которой эпителий тесно связан. Об этом свидетельствует то, что, будучи отделенным от соединительной ткани, он имеет на базальной поверхности четкие отпечатки подлежащей структуры. Эпителий состоит из однотипных по форме и строению клеток. Некоторое разнообразие вносит наличие многоядерных клеток, имеющих два ядра и более. Соответственно возрастанию числа ядер размер клеток также увеличивается. Очень редко встречаются клетки с гигантскими ядрами, превышающими размер обычных в 10 раз и более. В составе эпителия часто

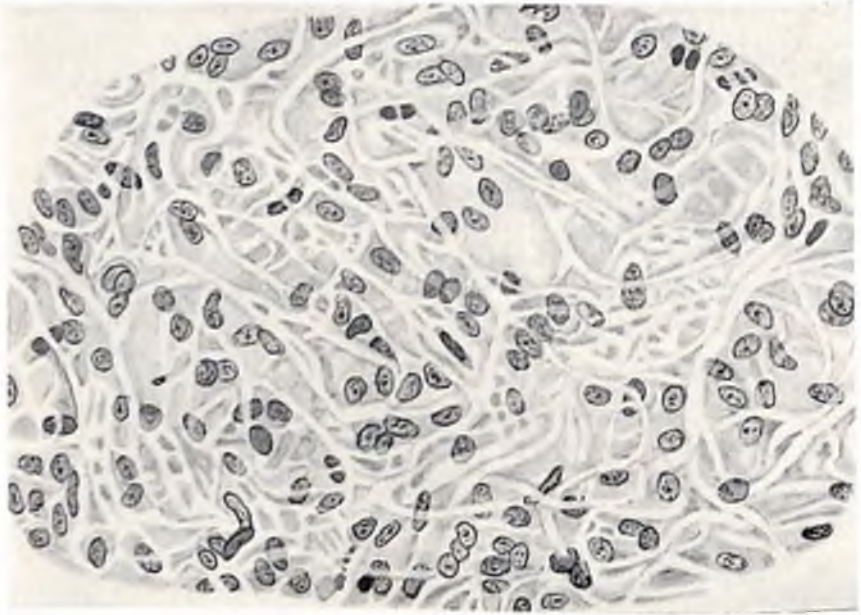


Рис. 102. Эпителий паутинной оболочки головного мозга с отпечатками подлежащей ткани. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90. Стрелками указаны отпечатки пучков коллагеновых фибрилл.

встречаются клетки с перешнуровывающимися ядрами. Очевидно, следует считать, что многоядерные клетки возникли в результате многократного амитоза без последующей цитотомии. Изучение значительного числа плоскостных препаратов не выявило в эпителии митозов. По-видимому, физиологическая регенерация эпителия мозговых оболочек осуществляется за счет амитозов.

Клеточная дифференцировка эпителия субдуральной полости выражается исключительно в образовании гладкой кроющей структуры, лишенной каких-либо других признаков специализации. Без сомнения, эта структура осуществляет и адекватную деятельность, которую следует считать жизненно важной. Принимая во внимание мягкую и весьма подвижную консистенцию головного мозга, значение указанного эпителия трудно переоценить. Наличие в субдуральной полости этой выстилки позволяет ее внутреннему слою осуществлять свободные, скользящие смещения по поверхности наружного, неподвижного слоя, который благодаря связи с подлежащим костным скелетом прочно фиксирован. Подобные скольжения внутреннего слоя возникают всякий раз при движении головы или всего тела при ходьбе и беге, особенно тогда, когда движение осуществляется неравномерно и рывками. В этом случае выстилка субдуральной полости вместе с находящейся здесь, хотя и в незначительном количест-



Рис. 103. Эпителий мягкой мозговой оболочки прилегающей к поверхности коры больших полушарий. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 7, об. 90.

ве, жидкостью выступает амортизирующим и ограждающим аппаратом, сглаживающим действия механических факторов. Вместе с этим незначительные, но постоянные, имеющие ритмичный характер скольжения внутреннего слоя осуществляются под влиянием изменяющейся гемодинамики богато развитого сосудистого русла коры больших полушарий.

Паутинная оболочка на значительном протяжении срастается с мягкой мозговой оболочкой. В определенных местах между ними сохраняются полости (цистерны), выстланные эпителием, подобным рассмотренному. Мягкая мозговая оболочка непосредственно связана на всем протяжении с корой больших полушарий. Морфологическая структура этой связи заслуживает особого рассмотрения.

Как известно, основу мягкой мозговой оболочки составляет рыхлая неоформленная соединительная ткань, богатая свойственными ей клетками и сравнительно бедная промежуточным веществом. Эта ткань содержит много кровеносных сосудов, которые поступают из нее в кору больших полушарий. Вместе с этим на фиксированном материале мягкая мозговая оболочка сравнительно легко отделяется от поверхности коры. Это объясняется тем, что внутренняя, прилегающая к коре, поверхность оболочки покрыта весьма тонким однослойным пластом клеток, имеющих вид широких пластинок (рис. 103). От поверхности

этого слоя отходят отростки, которые вертикально проникают в кору. Они различной величины и расположены без особого порядка. С их помощью осуществляется связь этого пласта с поверхностью мозга. Снаружи от пласта лежит соединительная ткань мягкой мозговой оболочки.

Из сказанного следует, что рассматриваемая структура находится на разделе невралных элементов, образующих кору, и соединительной ткани мягкой мозговой оболочки. Она имеет полное морфологическое сходство и, по-видимому, общность в генетическом отношении с рассмотренным выше эпителием, выстилающим субдуральную полость, хотя апикальная поверхность этой ткани не выглядит свободной. Она является пограничной (разграничительной) эпителиальной тканью, лежащей между элементами нервной системы и тканью внутренней среды. С последней она связана базальной поверхностью и в трофическом отношении полностью от нее зависит. Эта разграничительная ткань может быть названа эпителием мягкой мозговой оболочки. Апикальная поверхность клеток этой ткани обращена в сторону коры, а отходящие от них отростки являются в некотором роде признаками их дифференцировки, в то же время указывая на наличие гетерополярности в пласте. В местах выхода из мягкой мозговой оболочки сосудов и погружения их в кору указанный эпителий окружает их наподобие воронок. Проследить распространение этой ткани по ходу сосудов в коре не представляется возможным. Весьма вероятно, что она сопровождает их на всем протяжении, отделяя элементы нервной системы от производных мезенхимы. Возможно, что в гистологической организации периваскулярных пространств сосудов мозга, наличие которых в настоящее время считается бесспорным, указанной ткани принадлежит значительное место.

Оболочки спинного мозга являются продолжением одноименных оболочек головного мозга и, несмотря на некоторые анатомические особенности, по своей гистологической структуре мало отличаются от последних. Выстилка расположенных между ними пространств имеет те же основные черты строения, что и рассмотренный выше эпителий, прямым продолжением которого она является.

Перейдем к рассмотрению клеточной дифференцировки выстилки периневральных влагалищ нервных стволов. Вначале необходимо установить преимущество ее по отношению к выстилке оболочек спинного мозга. Область сближения переднего и заднего корешка является одновременно и местом соединения всех трех оболочек спинного мозга, которые вместе образуют вокруг спинального ганглия одну общую капсулу. Последнюю принято рассматривать как оболочку, состоящую из плотной волокнистой соединительной ткани, строение которой не отличается какими-либо особенностями. В составе этой оболочки удастся выделить особого рода ткань, которая, подобно опи-

санному выше эпителию оболочек мозга, представлена слоем плоских клеток. Один пласт этой ткани прилежит непосредственно к ганглию и является висцеральным листком; другой пласт, расположенный снаружи от него, составляет париетальный листок. Оба листка эпителия прилегают друг к другу апикальными поверхностями. Они ограничивают щель, охватывающую спинальный ганглий и являющуюся продолжением субарахноидального пространства. Ее можно назвать периганглионарным пространством, или влагалищем. Оно не является сплошным на всем протяжении поверхности ганглия, а кое-где прерывается. Строение выстилки периганглионарного пространства имеет те же черты, что и строение выстилки мозговых оболочек. Она складывается из слоя плоских клеток полигональной формы с ядром, расположенным в центре. В составе выстилки наблюдаются амитозы, которые не всегда завершаются цитотомией, так как в составе пласта находятся многоядерные клетки. Эта выстилка является продолжением выстилки субарахноидального пространства. Поэтому соединительная ткань, связанная с висцеральным листком, служит продолжением мягкой мозговой оболочки, а одноименная ткань, связанная с париетальным листком, вместе составляет продолжение структуры паутинной и твердой мозговых оболочек. Из сказанного следует, что выстилка периганглионарного влагалища является непосредственным продолжением эпителия мозговых оболочек и вместе с последним составляет в генетическом отношении родственную группу.

Оболочки спинальных нервов являются прямым продолжением оболочки спинальных ганглиев и представлены эндо-, периневрием. Они отличаются между собой топографическим положением, тогда как их образующая соединительная ткань составляет одно целое. Что касается периневральных влагалищ, то реальность их существования признается не всеми исследователями. Если же таковая и признается, то влагалища трактуются не более как щели в соединительной ткани. Это объясняется тем, что на срезах нервного ствола ни просвета влагалища, ни его выстилки видеть не удастся. Изучение периневральных влагалищ, а в равной степени и мозговых оболочек возможно лишь с помощью метода плоскостных препаратов.

Периневральные влагалища всегда существуют и располагаются в составе периневрия, окружающего пучки нервных волокон. Они образованы двумя обращенными друг к другу однослойными пластами плоских клеток, составляющими париетальную и висцеральную стенки влагалища. Оба пласта являются продолжением рассмотренной выше выстилки периганглионарного влагалища, которая распространяется на периферию по ходу спинальных нервов. Рассмотрим в качестве примера строение выстилки периневральных влагалищ седалищного нерва и его разветвлений. Взаимоотношение между выстилкой пари-

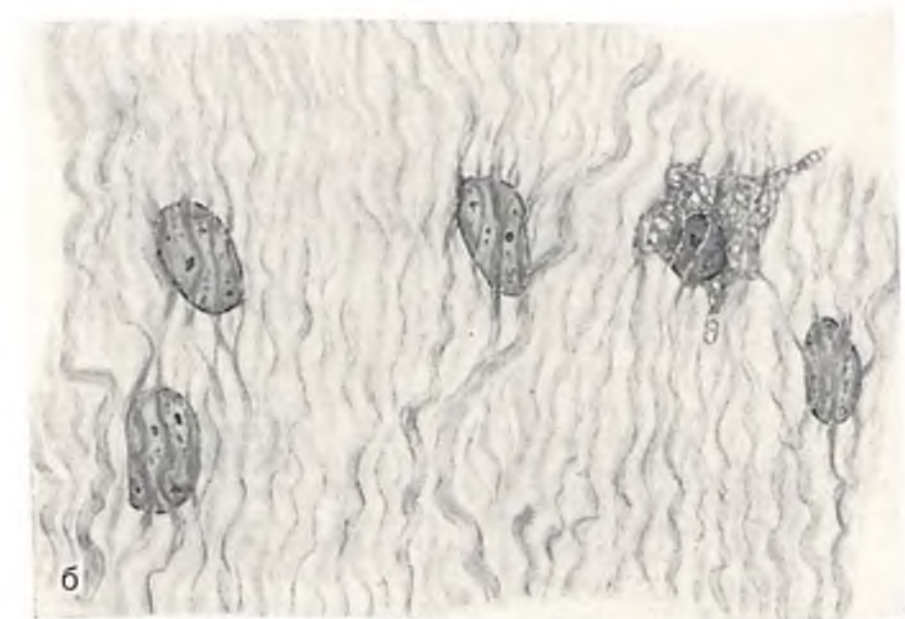
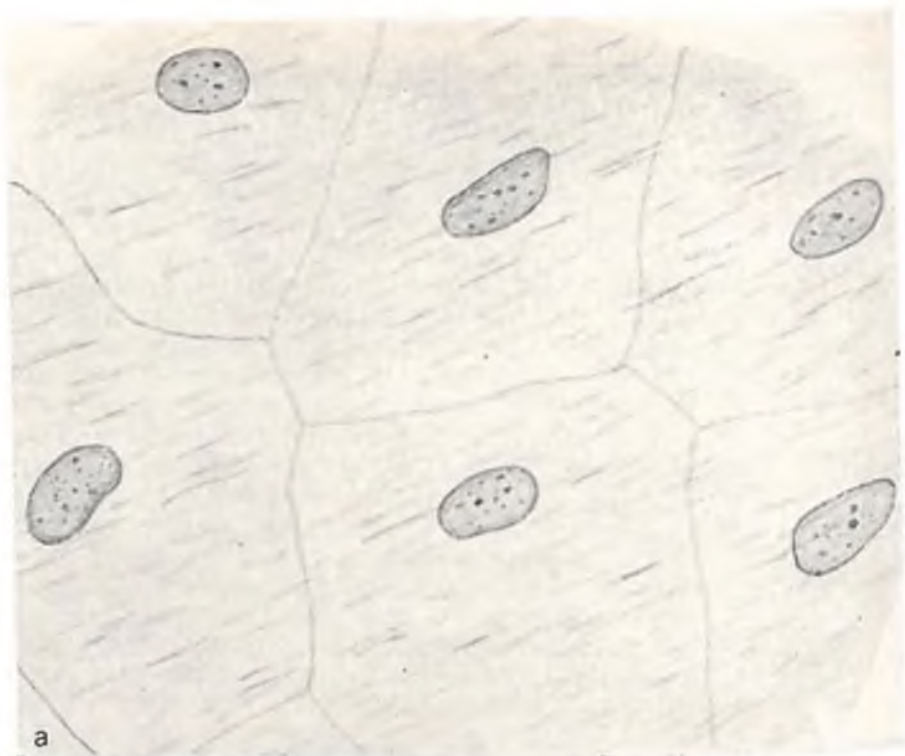


Рис. 104. Выстилка перикардиальных влагалниц.

а — эпителий париетальной стенки перикардиального влагалнца; б — тот же эпителий с подлежащей соединительной тканью. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.



Рис. 105. Эпителий и подлежащая соединительная ткань висцеральной стенки периневрального влагалища. Пленочный препарат. Ж. гем. Ок. 10, об. 90.

тальной и висцеральной стенок влагалища таково, что их свободные поверхности прилегают друг к другу, оставаясь на значительном протяжении не связанными. Они легко отделяются, сохраняя целостность пласта. В тех местах, где из периневрия в состав эндоневрия входят сосуды, оба листка выстилки связаны между собой и переходят один в другой.

Строение выстилки парietальной стенки периневрального влагалища в принципе весьма сходно с эпителием мозговых оболочек (рис. 104). Клеточная дифференцировка обуславливает наличие однотипных клеток, представляющих чрезвычайно тонкие значительного размера полигональные пластинки с ядром в центре. Количественное отношение между объемом ядра и объемом цитоплазмы низкое, что указывает на значительную кроющую способность клеток, а следовательно, и их высокую дифференцировку. В отдельных клетках отмечаются переинуровывания ядер, хотя многоядерные клетки встречаются весьма редко. Митозы на всем протяжении выстилки ни разу не наблюдались. Особенностью рассматриваемого пласта служит то, что на базальной поверхности его имеются отпечатки подлежащих структур соединительной ткани. В этом отношении он сходен с выстилкой субдуральной полости.

Выстилка висцеральной стенки периневрального влагалища имеет сходное строение. Отличием служит лишь то, что продольная ось клеток ее эпителия располагается преимущественно поперечно по отношению к длине нерва, в то время как клетки выстилки париетальной стенки в основном ориентированы вдоль нерва. Эту особенность, по-видимому, можно объяснить различным положением подлежащих волокнистых структур соединительной ткани. Следует отметить, что соединительная ткань висцеральной стенки периневрального влагалища характеризуется малым содержанием промежуточного вещества (рис. 105). Оно представлено тонкими аргирофильными и коллагеновыми фибриллами, лежащими в различных направлениях. Среди них имеются в большом числе клетки фибробластического ряда и гистиоциты, а также кровеносные капилляры. Эта ткань напоминает структуру мягкой мозговой оболочки.

На месте разделения нервных пучков происходит и разделение периневрального влагалища. Вокруг отделившегося пучка образуется новое влагалище, размер которого соответствует толщине пучка. Это дробление продолжается до разветвления нервного ствола на отдельные нервные волокна, что весьма убедительно показано в исследовании С. П. Семенова (1973).

Трактовка функционального значения периневральных влагалищ до последнего времени заключалась в признании необходимости постоянной циркуляции в них жидкости, имеющей в основном трофический характер. В соответствии с этим некоторые исследователи признают непосредственную связь их с кровеносными сосудами. Допускается также возможность их сообщения с лимфатическим руслом. Однако эти данные в морфологическом отношении остаются недостаточно аргументированными. Учитывая, что в нормальных условиях полости влагалища, в которой могла бы осуществляться циркуляция жидкости, в сущности нет, так как стенки его непосредственно смыкаются, есть основание пересмотреть указанную выше точку зрения. Очевидно, функцию влагалища следует понимать в ином аспекте. Наиболее вероятно, что выстилка его осуществляет сходную деятельность с выстилкой субдуральной полости. Особенно понятным становится наличие этой функции при движении конечностей, когда находящиеся в них нервные стволы испытывают состояние растяжения и расслабления. В этих условиях пучки нервных волокон в составе нерва благодаря наличию периневральных влагалищ имеют возможность смещаться, не испытывая ни растяжения, ни расслабления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дифференцировка клеток животного организма представляет собой определенное выражение индивидуального и исторического развития. Поэтому наиболее полное и глубокое изучение ее закономерностей возможно, лишь исходя из эволюционного принципа. Представленные выше материалы показывают необходимость исследования клеточной дифференцировки в широком историческом плане на основе данных органической и тканевой эволюции.

Как известно, определяющими факторами органической эволюции являются наследственность и изменчивость, а также творческий акт природы — естественный отбор, благодаря которому только и возможно возникновение новых видов. Ткани являются результирующими клеточными структурами всякого онтогенеза многоклеточных. Эволюция тканей является одной из главных, определяющих сторон эволюции животных.

В основе всех жизненных проявлений лежит обмен веществ, который осуществляется при взаимодействии организма с внешней средой. Поскольку у всех многоклеточных животных обмен веществ, а также возникшие на его основе функции, обуславливающие его прогресс, движение и возбудимость, имеют в принципе сходный характер, постольку проявляющие эту деятельность четыре взаимосвязанные системы тканей в общем плане своего строения идентичны независимо от различного положения животных в филогенетическом ряду. Единый принцип их тканевой организации отражает специфичность эволюции тканей, которая, согласно закону, открытому А. А. Заварзинным, протекает у разных типов животных параллельными рядами. Последние не являются в полной мере тождественными. Благодаря названным факторам эволюции они возникают преемственно и характеризуют тканевое развитие животных на разных уровнях. Помимо общетипового строения тканей, проявляются и частные особенности. Таким образом, параллелизм в развитии тканей обуславливают те же факторы, которые определяют и дивергентный ха-

ракет развития животных. Поэтому в органической эволюции имеет место определенное соотношение двух принципов — параллелизма и дивергенции, которые отражают характер развития структур разных уровней организации тела животного. Параллелизм тканевой эволюции обуславливает общий тип обмена веществ и служит основой эволюции животных, протекаемой дивергентно.

Форма действия названных выше факторов на эволюцию организмов и их тканей различна. Непосредственное воздействие этих факторов проявляется в ходе органической эволюции и сказывается на развитии тканей лишь опосредованно через организм. Одним из важных проявлений органической эволюции, оказавших исключительное влияние на ход тканевой эволюции, является процесс кефализации. Он определяет развитие и усложнение всех четырех систем тканей и вместе с тем развитие межтканевых отношений, характерных для различных органов, осуществляющих пищеварительную, дыхательную, выделительную и ряд других функций. В области головного конца тела животных получили развитие многие структуры. К ним относятся эпителиальная выстилка переднего отдела пищеварительного тракта с ее различными секреторными и другими производными, соматическая мускулатура, нервная система с органами чувств, вторичная полость тела с ее специфической выстилкой мюгеной природы — мезотелием, эндотелий кровеносной системы и некоторые другие. Словом, процесс кефализации является одной из главных форм опосредованного через эволюцию организмов действия указанных факторов на эволюцию тканей.

В процессе кефализации имеет место определенная последовательность возникновения и дифференцировки тканей, а также усложнение их взаимных связей. Раньше всего в ходе эволюции произошло разрастание кожного эпителиального покрова в сторону кишечника, у которого вследствие этого появился передний отдел. Впервые эта структура наблюдается у кишечнополостных, при этом клеточная дифференцировка ее по сравнению с кожным покровом определила более сложный, специальный характер строения эпителия. Последний способен к секреции. В связи с этим эпителием более значительное развитие получили мышечные и нервные чувствительные элементы. Кроме того, в окружности орального отверстия образовались различного рода специальные эпителиальные структуры — щупальцы, служащие для привлечения источников питания. Таким образом, возникновение эпителия переднего отдела пищеварительного аппарата, находящегося в связи с нервными и мышечными структурами, можно рассматривать как начало кефализации.

В значительной степени кефализация определяет и эволюцию соматической мускулатуры. Начальный этап ее был рассмотрен у некоторых представителей кишечнополостных. Источником развития мускулатуры также служит кожный покров. Ее раз-

витне можно проследить с самого начала от подлинно эпителиально-мышечных клеток (вначале более эпителиальных, чем мышечных, а позднее наоборот) до совершенно обособленных от эпителия мышечных клеток, образующих у орального конца тела слой, расположенный под эпителием. У некоторых животных рассматриваемого типа дифференцировка клеток соматической мускулатуры идет независимо от кожного покрова, минуя начальный этап, и достигает наиболее высокого уровня, представленного симпластической поперечнополосатой структурой.

Последующий период кефализации наблюдается у сколецид, причем наиболее широкое развитие тканей и их взаимоотношений происходило у немертин. Развитие у них головного конца тела обуславливается дальнейшим усложнением его тканевого состава. Клеточная дифференцировка эпителия переднего отдела пищеварительного аппарата приводит к образованию хобота и выделительного эпителия — протонефридий. В этом отделе происходит значительная концентрация нервных элементов. Здесь же впервые возникают кровеносные сосуды с характерной для них тканью — эндотелием. Корреляция последнего с кожным и выделительным эпителием обуславливает возникновение специфических межтканевых отношений, свойственных дыхательному и выделительному аппарату.

Наиболее значительным и при этом весьма специфическим проявлением кефализации у немертин служит наличие хобота. Его влагалнице (ринхоцель), как показывают приведенные материалы, является прообразом целома. Доказательством этого служит морфологическое и функциональное сходство его эпителиальной выстилки с мезотелием вторичнополостных животных. Ринхоцель в целом осуществляет гидростатическую функцию. Вместе с этим четко выступает многогенное происхождение выстилки ринхоцеля. Эти данные показывают многогенную природу мезотелия и подтверждают сформулированную Н. А. Ливановым многоцельную теорию возникновения целома.

Более выраженными становятся специфичность и разнообразие клеточной дифференцировки в тканевых структурах у аннелид. Уже у них отчетливо выступают основные типы межтканевых отношений. Одним из важных определяющих факторов указанных отношений является развитие кровеносной системы. Ткани последней (эндотелий вместе с клетками крови и соединительной тканью) осуществляют общую трофическую и защитную функцию. Они участвуют в отравлении и ряде других жизненно важных функций.

Кровеносные сосуды находятся в определенных взаимоотношениях с выделительным эпителием. Структура выделительного аппарата в принципе имеет сходное тканевое строение у всех животных, включая и хордовых. В других случаях корреляция кровеносных сосудов и кожного эпителия образует межтканевые

отношения, свойственные дыхательному аппарату, который является в принципе сходным в анатомически различных органах дыхания (жабры, легкие и др.). Кровеносные сосуды находятся в корреляции и со всеми другими тканевыми структурами организма. В каждом случае (пищеварительный аппарат, соматическая мускулатура, нервная система, кожный покров, скелетные образования, железы и т. п.) межтканевые отношения имеют свои характерные признаки. Большое влияние на клеточную дифференцировку различных тканей оказывает деятельность соматической мускулатуры. С начала своего развития она находится в непосредственном взаимоотношении с нервной системой, являясь ее эффекторным аппаратом. В то же время развитие соматической мышечной ткани, протекающее в корреляции с передним отделом пищеварительного аппарата, в процессе кефализации в конечном счете приводит к образованию мезотелия целома, являющегося ее вспомогательной структурой. Деятельность мышц также нашла отражение в клеточной дифференцировке тканей общего значения — кожного покрова и тканей внутренней среды. В результате этого у животных, относящихся к разным типам, возникают скелетные образования эпителиальной или соединительнотканной природы. На более поздних этапах органической эволюции под влиянием деятельности соматической мускулатуры в составе вспомогательного аппарата нервной системы возникают эпителиальные структуры, выстилающие полости и влагаллица, связанные со структурой нервной системы. Впервые подобная клеточная дифференцировка глии отмечается у артропод. Наиболее выраженной она становится у позвоночных. Названные межтканевые отношения служат проявлением различных форм клеточной дифференцировки. Они представляют лишь немногочисленные примеры развивающейся и углубляющейся в ходе эволюции тканей интеграции.

Взаимозависимая клеточная дифференцировка определяет на разных уровнях тканевой эволюции многочисленные и разнообразные по форме интеграции тканевых структур. Вместе с этим она протекает разновременно и с различной интенсивностью в разных тканях. Эта сторона клеточной дифференцировки, называемая гетерохронией, имеет два аспекта. Во-первых, она отражает очередность развития дефинитивных тканей и их взаимоотношений в онтогенезе, в результате чего одни клеточные структуры и их деятельность проявляются раньше других, развитие которых возможно лишь на более поздних стадиях. Во-вторых, в гетерохронии отражается адаптация организма к временным, преходящим условиям его развития. Примером подобной гетерохронии является развитие провизорных тканей. В эволюционном отношении оба аспекта в сущности имеют адаптивный характер, поскольку провизорные ткани являются производными общего гистогенеза вместе с дефинитивными тканями.

Гетерохронное развитие клеточных структур организма протекает на разных уровнях — клеточном, тканевом, межтканевых отношениях, функциональных систем и др. Во всех случаях оно определяется характером клеточной дифференцировки. В провизорных тканях клеточная дифференцировка протекает ускоренно, синхронно и исключительно по мономорфному типу, поскольку она завершается однородной идентичной специализацией всех клеток данной ткани. Вследствие этого в морфологическом и функциональном отношении, например, все клетки желточного эпителия или клетки амниотического эпителия сходны. Зоны интенсивности роста, соответствующие локализации камбиальности, отсутствуют. В definitivoных тканях клеточная дифференцировка протекает чаще по полиморфному типу и приводит клетки к различной специализации. Мономорфный характер дифференцировки клеток этих тканей обычно наблюдается тогда, когда они не имеют прямого контакта с внешними факторами. К таким структурам относятся мезотелий, эпителий эндомоглиального типа, некоторые разновидности тканей внутренней среды, соматическая мышечная ткань и др.

Развитие тканей представляет общий непрерывный процесс, который начинается с самого начала онтогенеза и продолжается до его конца. В ходе его осуществляется реализация наследственной информации, на основе которой возникает изменчивость структур в форме многочисленных адаптаций. Реализация наследственности выражается в ступенчато изменяющейся детерминации, характеризующей различные свойства клеточного материала на начальном, зачатковом и тканевом этапах гистогенеза. Выявление наследственности осуществляется лишь в органически целостной структуре животного, которой свойственна различная детерминация взаимозависимых систем тканей. Клеточная дифференцировка есть морфологическое и функциональное выражение детерминации и проявляется в различном строении клеточного материала. Она совершается на всем протяжении гистогенеза и для каждого его этапа имеет свои особенности. В окончательном виде она выступает на тканевом этапе гистогенеза и является необратимой. При некоторых условиях, например при повреждении ткани, клетки, теряя специализацию, могут становиться как бы дедифференцированными и проявляют интенсивную вегетативную деятельность. В этом состоянии клетки теряют частично или полностью только специализацию, но остаются дифференцированными, поскольку это состояние обусловливается их детерминацией. В системе тканей внутренней среды в отличие от других систем тканей детерминация свойственна всей системе в целом. Поэтому дифференцировка клеток является лабильной, вследствие чего в пределах этой системы тканей возможна метаплазия.

Клеточная дифференцировка служит проявлением гистогенеза. Свойства клеток по ходу гистогенеза значительно изменяют-

ся от тотипотентных на начальном этапе до клеток с весьма ограниченной потенцией на тканевом этапе, при этом у разных тканей потенция не идентична. Дифференцировка клеток разных систем тканей необратима и в каждой системе тканей имеет свои особенности. Основной клеточной дифференцировки является синтез нуклеиновых кислот и белков, что и составляет главное содержание ядерно-цитоплазмленного взаимоотношения. Он протекает на протяжении интерфазы и блокирован во время митотического деления. На основе синтеза в интерфазе осуществляется морфогенез клетки. Но закономерности, определяющие переход «химического в морфологическое», т. е. превращение результатов синтеза в различные морфологические структуры клетки, остаются невыясненными.

Этот важный этап дифференцировки клетки пока остается белым пятном в современной цитологии. Однако в общей суммарной форме морфогенез клетки находит отражение в определенном сдвиге в отношении размера ядра к размеру цитоплазмы. Это количественное ядерно-цитоплазмленное отношение в ходе дифференцировки, как правило, уменьшается, при этом в разных тканях в неодинаковой степени. Данный параметр является показателем дифференцировки и специализации клеток. Его содержание определяется реализацией результатов синтеза в морфологических процессах, совершающихся в цитоплазме, вследствие чего размер последней увеличивается. Наиболее отчетливо этот количественный показатель выступает при переходе зачаткового этапа в тканевый и на всем протяжении последнего.

На тканевом этапе гистогенеза важным проявлением интерфазы служит амитоз, в процессе которого деятельность клетки не прерывается, а продолжается с той же интенсивностью. Более того, в результате амитоза суммарная протяженность наиболее активной зоны матричного синтеза, представленной хроматиновым слоем, в дочерних ядрах по сравнению с аналогичным показателем материнского ядра увеличивается. Благодаря этому амитоз является механизмом клеточной дифференцировки, регулирующим деятельность тканевой структуры.

ЛИТЕРАТУРА

- Маркс К. Морализирующая критика и критицизирующая мораль.— В кн.: К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч. Т. 4. М., с. 291—321.
- Ленин В. И. Материализм и эмпириокритицизм.— Полн. собр. соч. Изд. 5-е. Т. 18. М., 1961, с. 7—381.
- Алфеева С. П. Alfejeva S. Über die entzündliche Histogenese des Bindegewebes beim Frosche.,—«Z. mikr.-anat. Forsch.», 1927, Bd 9, S. 234—303.
- Аникин А. В. Мезотелий, его морфология, функция и регенерация. Дис. докт. М., 1959.
- Астауров Б. Л. У истоков современной генетики (100-летний юбилей менделеевских законов наследственности).—«Природа», 1965, № 3, с. 87—92.
- Барон М. А. Реактивные структуры внутренних оболочек. Л., Медгиз, 1949, 463 с.
- Браун А. А., Михаилов В. П. Главные пути эволюции тканей у первично- и вторичноротых.—«Арх. анат.», 1966, № 4, с. 8—18.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— В кн.: Теоретические основы селекций растений. М., 1935; с. 1—91.
- Вавилов Н. И. Менделизм и его значение в биологии и агрономии.— В кн.: Г. Мендель. Опыт над растительными гибридами. М.—Л., 1935, с. 5—12.
- Васильева В. А. О регенеративной способности небольшого участка эпителия роговицы.— В кн.: Реактивность и пластичность тканей. М.—Л., 1953, с. 130—142.
- Величко М. А. О некоторых особенностях строения пищевода и желудка диких грызунов.—«Арх. анат.», 1939, т. 20, № 2, с. 363—376.
- Вермель Е. М. История учения о клетке. М., «Наука», 1970, 257 с.
- Видик Т. В. К вопросу о расщеплении поперечнополосатых мышечных волокон млекопитающих при повреждении.— В кн.: Гистогенез и реактивность тканей. Л., 1958, с. 283—293.
- Волощенко А. А. К вопросу о реактивных свойствах почечного эпителия. В кн.: Гистогенез и реактивность тканей. Под ред. А. Я. Иванова. Л., 1958, с. 227—237.
- Герлович Е. Ш. Эволюционная динамика выстилки переднего отдела пищеварительной системы позвоночных животных и человека. Дис. канд. Л., 1951.
- Герлович Е. Ш. Развитие и реактивность больших слюнных желез в онтогенезе. Дис. докт. Л., 1961.
- Гладкий А. П. О закономерностях гистогенеза и регенерации мускулатуры и нервного аппарата стенки тонкой кишки. Дис. докт. Л., 1958.
- Графова Г. Я. Реактивные изменения элементов системы спинного мозга при повреждении. Дис. канд. Л., 1956.
- Гренберг Т. Ф. Сравнительно-гистологическое изучение развития эпидермиса позвоночных животных и человека. Дис. канд. Л., 1956.

- Григорьев Н. И. Реактивность эпителия тонкой кишки, желчного пузыря и печени позвоночных животных и человека. Дис. докт. Л., 1955.
- Женевская Р. П. Нервно-трофическая регуляция пластической активности мышечной ткани. М., «Наука», 1974, 239 с.
- Жинкин Л. Н. Синтез белка и регуляторные процессы в клетке.—«Арх. анат.», 1966, № 5, с. 5—13.
- Жукова Н. М. Реактивные изменения эпителия желудка в условиях регенерации. Дис. канд. Л., 1955.
- Заварзин А. А. Исследования по сравнительной гистологии мышечной ткани V. О регенерации соматических мышц у рыб (*cottus cottus*). «Арх. анат.», 1938, т. 19, № 3, с. 353—381.
- Заварзин А. А. Избранные труды. Т. 3. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950, 420 с.
- Заварзин А. А. Избранные труды. Т. 4. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953, 718 с.
- Заварзин А. А., Шелкунов С. И. Руководство по гистологии. Л., Медгиз, 1954, 700 с.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). М., «Сов. наука», 1949, 395 с.
- Иванов Л. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., «Наука», 1968, 287 с.
- Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М.—Л., Биомедгиз, 1937, 809 с.
- Иванова В. Ф. О гистогенезе и регенерации мезотелия плевры. Дис. канд. Л., 1957.
- Иванова В. Ф. О некоторых особенностях восстановительной способности мезотелия. «Арх. анат.», 1961, № 12, с. 18—29.
- Ильина К. Б. Защитная реакция соединительной ткани при непосредственном воздействии внешних факторов. Дис. канд. Л., 1970.
- Имерлишвили И. А. Изучение пластичности и реактивности суставного хряща в условиях репаративной регенерации. Дис. канд. Л., 1957.
- Карымбаев С. Р. Вопросы восстановления и новообразования кровеносных сосудов. Алма-Ата, «Наука», 1970, 114 с.
- Кацнельсон З. С. Гистогенез поперечнополосатой мышечной ткани.—«Успехи совр. биол.», 1936, № 6, с. 1024—1053.
- Кацнельсон З. С. Экспериментальные данные в пользу мультицеллюлярной теории миогенеза.—«Труды Воен.-мор. мед. акад.», 1945, т. 5, 4, 1, с. 14—25.
- Кацнельсон З. С. Клеточная теория в ее историческом развитии. Л., Медгиз, 1963, 344 с.
- Кашшов А. А. Гистогенез соматической мускулатуры и ее нервных элементов. Дис. канд. Л., 1960.
- Кашшов А. А. Вопросы гистогенеза, регенерации и малигнизации соматической мускулатуры. Дис. докт. Л., 1965.
- Кнорре А. Г. К вопросу о развитии яйцевых клеток у птиц и амфибий.— В кн.: Новые данные по проблеме развития клеточных и неклеточных форм живого вещества. М., 1954, с. 108—109.
- Кнорре А. Г. Эмбриональный гистогенез. Л., «Медицина», 1971, 432 с.
- Колосов Н. Г. Иннервация внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1954, 267 с.
- Лаверенко В. В. Экспериментально-гистологическое исследование первичной почки. Дис. канд. Л., 1952.
- Лазаренко Ф. М. Закономерности роста и превращения тканей и органов в условиях культивирования (имплантации) их в организме М., Медгиз, 1959, 400 с.
- Левина М. Я. К сравнительной гистологии крови и соединительной ткани. О реактивном образовании соединительной ткани у *Arenicola marina*.—«Арх. анат.», 1937, т. 17, № 2—3, с. 264—278.
- (Ливанов Н. А.) Livanov N. A. Die Darmmuskulatur der Oligochaeten und Hirudineen.—«Zool. Anz.», 1904, Bd 27, S. 585—589.

- Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М., «Сов. наука», 1955, 399 с.
- Лобашов М. Е. Генетика. Курс лекций. 1963, Л., Изд-во Ленинградск. ун-та. 489 с.
- (Максимов А. А.) Maximow A. Bindegewebe und blutbildende Gewebe. In: W. Möllendorff. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Berlin, 1927, Bd. 2. T. 1, S. 233—583.
- Мечников И. И. Избранные произведения. М., Учпедгиз, 1956, 416 с.
- Мыкина З. М. Рост и превращения эпителия производного переднего отдела эмбриональной кишки в культурах *in vivo*.—«Докл. АН СССР», 1949, т. 67, № 1, с. 149—152.
- Насонова С. Н. Экспериментальное исследование мезотелия у лягушки.—«Арх. анат.», 1937, т. 17, № 1, с. 21—29.
- Насонова С. Н. О репаративной регенерации мезотелия многи.—«Арх. анат.», 1940, т. 23, № 1—2, с. 128—134.
- Пестова И. М. Кровотворная способность сосудистого эндотелия в онтогенезе костистых рыб.—«Арх. анат.», 1954, т. 31, № 4, с. 17—24.
- Подвысоцкий В. В., Пиронэ Р. Г. К вопросу о гигантских клетках эпителиального происхождения в связи с изменениями, вызванными в кожном эпителии при охлаждении.—«Арх. биол. наук», 1906, т. 12, 3, с. 214—223.
- Пожидаев К. А. Реактивные изменения эпителия трахен в процессе репаративной регенерации. Дис. канд. Л., 1957.
- Роскин Г. И. Строение некоторых сократимых элементов клетки.—«Арх. анат.», 1918, т. 2, 1, с. 39—102.
- (Рубашкин В. Я.) Rubaschkin W. Zur Frage von der Entstehung der Keimzellen bei Säugetierembryonen. «Anat. Anz.», 1908, Bd. 32, S. 222—224.
- Румянцев А. В. Академик Алексей Алексеевич Заварзин и его эволюционные концепции. Биографический очерк. В кн.: Памяти академика Алексея Алексеевича Заварзина. М.—Л., 1948, с. 3—22.
- Румянцев А. В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей М., Изд-во АН СССР, 1958, 375 с.
- Светикова К. М. Реактивные изменения эндокарда при репаративной регенерации. Дис. канд. Л., 1959.
- Светлов П. Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке.—«Арх. анат.», 1963, № 4, с. 7—25.
- Свешников В. А. К вопросу о происхождении трохоформных животных.—«Вестн. Московск. ун-та», 1972, № 6, с. 63—70.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР, 1939, 610 с.
- Семенова-Тань-Шанская А. Г. Первичные половые клетки зародышей человека в период миграции к зачаткам гонад.—«Арх. анат.», 1969, № 6, с. 3—8.
- Семченко Ю. П. Структурная и гистохимическая характеристика эпителия глотки человека в онтогенезе.—В кн.: Морфология эпителия переднего отдела пищеварительной и дыхательной систем. Под ред. З. С. Хлыстовой. М., 1971, с. 22—29.
- Смирнова Л. И. Сравнительное и экспериментальное изучение регенерации эпителия кожи высших позвоночных животных и человека. Дис. канд. Л., 1956.
- Студитский А. Н. Экспериментальная хирургия мышц. М., Изд-во АН СССР, 1959, 338 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Иванов В. И. Некоторые вопросы фенотипетики.—В кн.: Актуальные вопросы современной генетики. М., 1966, с. 114—130.
- Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., Изд-во Ленинградск. ун-та, 1959, 268 с.
- Тюрин С. М. Сравнительное и экспериментальное исследование эпителия и нервных элементов слизистой оболочки толстой кишки позвоночных животных и человека. Дис. докт., Л., 1966.
- Фалин Л. И. Развитие половых желез и происхождение половых клеток в эмбриогенезе человека.—«Арх. анат.», 1968, 2, с. 3—29.
- Филиппченко Ю. А. Гальтон и Мендель. Серия: Библиографическая библиотека. М., 1925.

- Фляксбергер К. А. Грегор Мендель. В кн.: Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. М.—Л., 1935, с. 13—24.
- Фриденштейн А. Я. Экспериментальное висцеральное костеобразование. М.—Л., Медгиз, 1963, 236 с.
- Хилова Ю. К. Цито- и гистогенез эпителия некоторых провизорных органов. Дис. канд. Л., 1966.
- Хлопня Н. Г. Общественно-биологические и экспериментальные основы гистологии. М., Изд-во АН СССР, 1946, 491 с.
- Хлыстова З. С. Особенности роста эпителия различного происхождения, культивируемого в организме по методу Лазаренко.— В кн.: Морфология эпителия переднего отдела пищеварительной и дыхательной систем. Под ред. З. С. Хлыстовой. М., 1971, с. 57—62.
- Хрущов Н. Г. Функциональная цитохимия рыхлой соединительной ткани. М., «Наука», 1969, 239 с.
- Чижикова Л. С. О топографических особенностях выстилки околосердечной полости и ее реактивных изменениях.— «Арх. анат.», 1975, № 1, с. 57—63.
- Шахлаев Э. Ф. Реактивные изменения поперечнополосатых мышечных волокон в обычных условиях и при введении в организм некоторых химических веществ. Дис. канд. Л., 1959.
- Шарый Л. А. Реактивность эпителия желудка при многократной регенерации. Дис. канд. Л., 1961.
- Шимкевич В. М. Меторизис как эмбриологический принцип.— «Изв. АН», серия 6, 1908, т. 18, с. 997—1008.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л. Изд-во АН СССР, 1938, 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946, 396 с.
- Шелкунов С. И. О некоторых закономерностях роста эпителия в условиях эксперимента.— В кн.: Реактивность и пластичность тканей. Под ред. Д. А. Жданова. М.—Л., 1953, с. 75—115.
- Шелкунов С. И. Клеточная теория и развитие тканей. Л., «Медгиз», 1958, 224 с.
- Шелкунов С. И. О реактивности и пластичности сосудистой стенки и эндокарда. «Арх. анат.», 1961, 4, с. 80—86.
- Шелкунов С. И. О структуре ядра в интеркинетический период жизни клетки.— «Арх. анат.», 1962, № 6, с. 44—63.
- Шелкунов С. И. К эволюции соматического цитогенеза.— «Арх. анат.», 1964, № 8, с. 3—17.
- Шелкунов С. И. Цитологический и гистологический анализ развития нормальных и малигнизированных структур. Л., «Медицина», 1971, 399 с.
- Шелкунов С. И. Эволюционная гистология и сравнительная патология. «Арх. анат.», 1975, № 1, с. 5—12.
- Яновский М. В. Клинические данные по вопросу о периферическом артериальном сердце.— «Научная медицина», 1922, № 10, с. 121—160.
- Яновский М. В. О функциональной способности артериального периферического сердца. «Научная медицина», 1923, № 11, с. 126—133.
- Argoud R. Recherches sur l'histotopographie des éléments contractiles et conjonctifs des parois arterielles chez les mollusques et les vertébrés.— «J. anat. physiol. Norm. Path.», 1908, v. 44, p. 328; 415; 522, 1909, v. 45, p. 65; 176.
- Bergh R. S. Über die Metamorphose von Nephelis.— «Z. wiss. Zool.», 1885, Bd 41, S. 284—300.
- Boveri Th. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Würzburg, 1902.
- Boveri Th. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena, 1904.
- Boveri Th. Zellenstudien. V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahlen der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena, 1905.

- Bucher O.* Die Amitose der tierischen und menschlichen Zelle. Protoplasmatologia. Wien, 1959.
- Bürger O.* Die Nemertinen des Golfes von Neapel und angrenzenden Meeresabschnitte.—«Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel», 1895, Bd 22, S. 7—43.
- Cuënot L.* Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale.—«Arch. zool. exp.» (2 série), 1891, v. 9.
- Darlington C. D.* Recent advances in cytology. London, 1937.
- Darlington C. D.* What is a hybrid?—«J. Hered.», 1937, v. 28, p. 308—311. (*Darwin Ch.*) Дарвин Ч. Происхождение видов. Пер. с англ. М.—Л., 1937, 762 с.
- De Robertis E., Nowinski W., Caez F.* Де Робертис Э., Новинский В., Сазс Ф. Биология клетки. Пер. с англ. М., «Мир», 1973, 487 с.
- Ehner V.* Gewebeentwicklung und Phylogenese.—«Anat. Anz.», 1911, Bd 38, S. 3—14.
- Everett N. B.* Observational and experimental evidences relating to the origin and differentiation of the definitive germ cells in mice.—«Exp. Zool.», 1943, v. 92, p. 49—92.
- Fernandez M.* Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Nebst Bemerkungen zur Phylogenese des Blutgefäßsystems im allgemeinen.—«Jen. Zeitschr. Naturwiss.», 1905, Bd 39, S. 323—422.
- Fuss A.* Über extraregionäre Geschlechtszellen bei einem menschlichen Embryo von 4 Wochen.—«Anat. Anz.», 1911, Bd 39, S. 407—409.
- Gamble F. W., Aschworth J. H.* The anatomy and classification of the arenicolidae.—«Quart. J. micr. Sci.», 1900, v. 43, p. 419—571.
- Goodrich E. S.* On the nephridia of polychaeta.—«Quart. J. micr. Sci.», 1897, v. 40, p. 41—43.
- Haackel E.* Ursprung und Entwicklung der tierischen Gewebe.—«Jen. Zeitschr. Naturwiss.», 1885, Bd 18, S. 206—275.
- Hägquist G.* Gewebe und Systeme der Muskulatur. In W. Möllendorf. Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Berlin, 1931, Bd. 2, T. 3.
- Hertig A. T.* On the development of the amnion and exocoelomic membrane in the pre-villous human ovum.—«Yale J. Biol. Med.», 1945, v. 18, p. 107—115.
- Hertig A. T., Bock J.* Two human ova of the previllous stage, having an ovulation age about 11 and 12 days respectively.—«Contrib. Embryol.», 1941, v. 29, p. 127—156.
- Hertig A. T., Bock J., Adams E. C., Mulligan W. J.* On the preimplantation stages of the human ovum: a description of four normal and four abnormal specimens ranging from the second to the fifth day of development.—«Contrib. Embryol.», 1954, v. 35, p. 199—220.
- Hartwig O.* Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena, 1906.
- Johansson L.* Über die Kiefer der Herpobdelliden.—«Zool. Anz.», 1910, Bd 35, S. 146—154; 705—714.
- Keibel F.* Die Bulbus und Arterienwulste bei Petromyzonten.—«Z. mikr. anat. Forsch.», 1926, Bd 5, S. 353—370.
- Lang A.* Beiträge zu einer Tropocoltheorie.—«Jen. Z. Naturwiss.», 1903, Bd 38, S. 1—376.
- Maurer H.* Die Entwicklung des Muskelsystems.—In: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena, 1906, Bd 3, T. 1.
- (*Mendel G.*) Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. Пер. с нем. М.—Л., Сельхозгиз, 1935, 111 с.
- (*Mendel G.*) Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. Пер. с нем., М. «Наука», 1965, 158 с.
- Minot Ch. S.* Die Entstehung des Angioblastes und die Entwicklung des Blutes.—F. Keibel, F. P. Mall. In: Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Menschen herausg. Leipzig, 1910, Bd 2, S. 483—731.
- Mozejko B.* Untersuchungen über das Vaskularsystem von Petromyson fluviatilis.—«Anat. Anz.», 1912, Bd 40, S. 469—486.

- Nussbaum J., Oxner M.* Studien über die Regeneration der Nemertinen.—
«Arch. Entwickl. mech.», 1910, Bd 30, S. 74—132.
- Oka A.* Über das Blutgefäßsystem der Herudineen.—«Annotaciones Zool. Jap.»,
1902, Bd. 4, S. 2.
- Pinkerton J. H., McKay D. G., Adams E. C. c. a.* Development on the hu-
man ovary a study using histochemical technics.—«Obstet. and Gynec.»,
1961, v. 18, p. 152—181.
- Polizer F G. Z.* Über einen menschlichen Embryo mit 18 Ursegmentpaaren.—
«Z. Anat. Entwickl-Gesch», 1928, Bd 87, S. 674—727.
- Polizer G. Z.* Die Keimbahn des Menschen.—«Z. ges. Anat. Entwickl-Gesch»,
1933, Bd. 100, Abt. I, S. 331—361.
- Prenant M.* Recherches sur le parenchyme des plathelminthes. Paris, 1922.
- Romier M.* Recherches histophysiologicalues sur le sang et sur le corps cardia-
que des annelides polychetes.—«Arch. morphol. gen et exp. histol.», 1923,
v. 17, p. 11—339.
- Schneider K. C.* Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, 1902.
- Spemann H.* Embryonic development and induction. New Haven, 1938.
- (*Stahl W.*) Сталь Ф. Основы современной генетики. Механизмы наследст-
венности. Пер. с англ. М., «Мир», 1966, 239 с.
- (*Stent G. S.*) Стент Г. Молекулярная генетика. Пер. с англ. М., «Мир»,
1974, 535 с.
- Sutton W. S.* The chromosomes in heredity.—«Biol. bull.», 1903, v. 4.
p. 231—251.
- Vejdowsky F.* Zu Haemocoeltheorie.—«Z. wiss. Zool.», 1905, Bd 82, S. 80—170.
- Vialleton C.* Systeme vasculaire des Cyclostomes.—«Arch. d'anat. Micr.»,
1904, v. 7, p. 63.
- Vogt W.* Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Viralfärbung.—
«Arch. Entwickl.», 1925, Bd 106, S. 542.
- (*Waddington C.*) Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. Пер. с англ. М.,
«Мир», 1964, 259 с.
- Weismann A.* Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1892.
- Wetzmann W. R.* Zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen im Mesoderm
der Oligohaten.—«Arch. Entwickl. Mech. Org.», 1927, Bd 110, S. 301—340.
- Wilson E.* The Cell—lineage of Nereis.—«J. Morph.», 1892, v. 6.
- (*Wilson E.*) Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. Пер. с англ. М., «Мир»,
1964, 259 с.
- Witschi E.* Migration of the germ cells of human embryos from the yock sac
to the primitive gonadae folds.—«Cotr. Embryol. Carneg. Inst.», 1948,
v. 32, p. 67—80.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Общие черты клеточной дифференцировки	7
Отношение между эволюцией организма и эволюцией его тканей	7
Пути гистогенеза животных различных типов и человека	12
Истоки основных форм межтканевых отношений	38
Факторы гистогенеза	48
Дифференцировка и специализация	48
Интеграция	52
Гетерохрония	62
Детерминация	64
Гистогенез и наследственность	67
Частные особенности клеточной дифференцировки	84
Ткани провизорных органов	84
Ткани definitivoных органов	99
Ткани кожного покрова	99
Ткани переднего отдела пищеварительного тракта	122
Соматическая мышечная ткань	130
Ткани целома	148
Ткани кровеносной системы	179
Ткани органов выделения	211
Ткани органов дыхания	221
Ткани оболочек нервной системы	233
Заключение	243
Литература	249

Щелкунов Серафим Иванович
ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

Редактор З. С. Хлыстова

Редактор издательства Л. В. Лепушкина

Художественный редактор С. М. Большакова

Технический редактор Н. А. Пошкребнева

Корректор Л. В. Юрина

Сдано в набор 1/X 1976 г. Подписано к печати 21/II 1977 г.
Формат бумаги 60·90^{1/16} 16,0 печ. л. (условных 16,0 л.)
17,35 уч.-изд. л. Бум. мелоп. Тираж 3000 экз. 101375
МП-71. Заказ 6487. Цена 2 р. 79 к.

Издательство «Медицина». Москва, Петроверигский пер.,
6/8.

Типография издательства «Горьковская правда», г. Горь-
кий, ул. Фигнер, 32.

2 р. 79 к.

В монографии рассматриваются факторы, обуславливающие развитие клеточных структур на протяжении онтогенеза. Разбираются особенности различной дифференцировки клеток в разных условиях и их реактивные изменения при экстремальных воздействиях и в патологии. Дается анализ регенерации и метapлазии тканей и затрагиваются некоторые аспекты тканевой несовместимости.

Представленные данные имеют теоретическое и практическое значение. Они находятся в сфере интересов представителей биологии и медицины.

МЕДИЦИНА • 1977

