

РАЗВИТИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Млекопитающие, прозойдя от яйцекладущих предков — рептилий¹, перешли в процессе эволюции к живорождению, сопровождаемому вынашиванием развивающихся зародышей в специальном органе материнского организма — матке, где зародыши обеспечиваются питательными веществами и кислородом за счет материнского организма. В связи с этим отпала необходимость в снабжении яйцеклетки большим количеством желтка; яйца млекопитающих приобрели вновь микроскопически малую величину, наподобие яйцеклеток ланцетника, вследствие этого дробление стало опять полным. Однако происхождение от предков с богатыми желтком яйцами не прошло бесследно: в развитии млекопитающих сохранились и развились дальше многие черты, обусловленные их происхождением от рептилий, и, несмотря на возврат к полному дроблению, характерному для голобластических яиц, развитие млекопитающих происходит по меробластическому типу (см. ниже).

РАЗВИТИЕ ЯЙЦЕКЛАДУЩИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Наиболее примитивные из современных млекопитающих — подкласс однопроходных (австралийские ехидна и утконос) сохранили тот же способ размножения и развития, какой свойствен большинству рептилий. Яйцеклетка у этих животных имеет довольно крупные размеры (диаметр желтка почти 0,5 см) и одета кожистой скорлупой. Ехидна вынашивает чаще всего только одно яйцо в сумке — кожистой складке на брюшной стороне тела. Утконоса сумки нет, и он высиживает отложенные яйца (несколько штук) в норе. Дробление дискоидальное (рис. 57, А). Гастрюляция протекает как у рептилий (см. рис. 57, Б). Детеныши вылупляются из яиц и питаются секретом кожных желез матери, напоминающим молоко, слизывая его с поверхности кожи и высасывая из шерсти (сосков у однопроходных нет).

Все остальные млекопитающие рожают на свет детенышей, которых перед этим некоторое время вынашивают в матке. Внутритру-

¹ Среди рептилий имеются живорождающие формы, у которых зародыш формируется в яйце и вылупляется из яйцевых оболочек еще во время продвижения по половому тракту материнского организма. У некоторых из них (живорождающая ящерица *Seps* и др.) отдельные участки яйцевой скорлупы разрушаются, и ткани зародыша (выросты серозной оболочки) выступают в тесные взаимоотношения со слизистой оболочкой «матки» (расширенного участка яйцевода) — образуется орган связи зародыша с материнским организмом или плацента. Млекопитающие могли бы, вообще говоря, произойти от таких живорождающих рептильных предков. Однако против этого говорит, наряду с другим, тот факт, что наиболее примитивные из современных млекопитающих являются яйцекладущими.

период развития у разных млекопитающих имеет весьма разную длительность. Неодинаков и характер связи зародыша с материнским организмом.

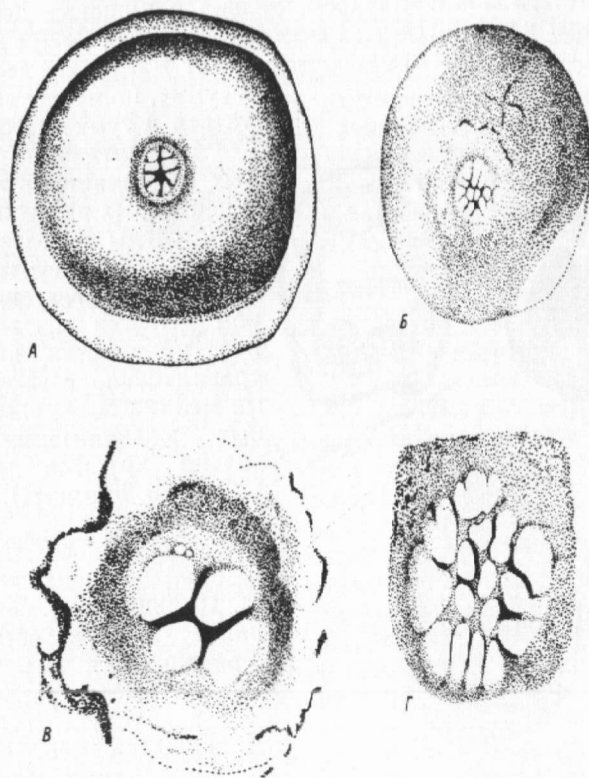


Рис. 57. Стадии дискоидального дробления у однопроходных (по Флинн—Хилл, 1939, из Штарка, 1959).

А — яйцо утконоса в скорлупе, стадия 8 бластомеров; Б—Г — яйцо ехидны с удаленной скорлупой; Б — общий вид дробящегося яйца при малом увеличении; В и Г — две стадии дробления при большем увеличении; В — 4 бластомера; Г — более поздняя стадия дробления.

РАЗВИТИЕ СУМЧАТЫХ

Подкласс сумчатых характеризуется весьма коротким периодом внутритрубногo развития (у многих видов не более недели) и примитивной несовершенной формой связи зародыша со слизистой оболочкой матки. В большинстве случаев зародыш просто прилегает к поверхности слизистой оболочки. Только у немногих видов сумчатых (бандикут, или сумчатый барсуk) стенка плодного пузыря образует выросты, входящие в углубления слизистой оболочки матки. Поэтому у большинства сумчатых детеныш рождается крайне недоразвитым. Например, у исполченного кенгуру, самцы которого достигают во взрослом состоянии человеческого роста, детеныши рождаются на свет величиной немногим более семени фасоли. Они не только слепы и голы, но неспособны даже сосательным движениям. Детеныши донашиваются в сумке на брюхе матери, первое время пассивно висят на находящихся здесь сосках.

альной мускулатуры в области млечных желез вырывается детенышам молоко в пищеварительную трубку. Хоаны временно вступают в непосредственную связь с отверстием дыхательного горла, что является своего рода личиночным приспособлением к беспредельному дыханию, несмотря на материнский сосок, вросший в пищевод. Донашивание в сумке у некоторых сумчатых производится долго; иногда детеныш кенгуру сам приступает к размножению и имеет маленьких детенышей

в сумке, но продолжает прятаться в сумке матери.

Политивность сумчатых связана в том, что у некоторых из них сохранились следы неполного дробления. Так, у сумчатой куницы (*Dasyurus*) при первом делении оплодотворенной яйцеклетки, имеющей сравнительно с яйцеклетками мелких видов плацентарных млекопитающих довольно крупные размеры (200 м в диаметре), кроме двух бластомеров, обособляется еще небольшое шарообразное скопление желтка. Дальше этот обособившийся желток обрастают образующиеся бластомеры. Желток быстро разжижается, и в результате образуется пузырек со стенкой из однородных бластомеров и с полостью, заполненной желковой жидкостью (рис. 58).

У спосума, или сумчатой крысы (*Didelphys*), яйцеклетки еще мельче и бед-

нее желтком, желток обособляется от бластомеров не в виде шара, а выталкивается из протоплазмы в виде отдельных мелких зерен.

Образовавшийся в результате дробления пузырек только внешне похож на целобластулу. Позднее у одного из полюсов его стенка рассеивается на два слоя. Внутренний становится энтеродермой, а в наружном образуется первичная полоска и разыгрываются те же формообразовательные процессы, что в бластодиске птиц. Остальная, остающаяся некоторое время однослойной часть стенки пузырька играет роль в питании зародыша. Прилегая к слизистой оболочке матки, она всасывает питательные вещества — так называемое маточное молоко, выделяемое железами слизистой оболочки. Эта часть стенки бластоцисты соответствует внезародышевой эктодерме серозы рептилий и птиц. У плацентарных (см. выше) она заменяется трофобластом¹.

РАЗВИТИЕ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

У представителей высшего подкласса млекопитающих — плацентарных (Placentalia) выработалась более тесная связь зародыша с материнским организмом, осуществляемая посредством специального органа — плаценты, образуемой как тканями зародыша, так и тканями материнского организма. Благодаря тому, что зародыш снабжается гаточным количеством питательных веществ и кислорода из крови матери и вынашивается в матке достаточно продолжительное время, рождается на свет значительно более крупным и более развитым, у сумчатых. Вместе с тем отпадает всякая необходимость в снабжении яйцеклетки желтком. Яйцеклетки очень мелки (100—200 м в диаметре), содержат ничтожное количество желточных гранул, довольно равномерно распределенных в цитоплазме (изолецитальный тип).

ДРОБЛЕНИЕ. ОБРАЗОВАНИЕ БЛАСТОЦИСТЫ

По признаку полного дробления яйцеклетки плацентарных (и сумчатых) млекопитающих могут быть отнесены к голобластическому типу. Если происхождение млекопитающих от предков с богатыми желтком яйцеклетками не прошло для них бесследно, и в самом ходе эмбриогенеза, начиная с дробления и гаструляции и кончая образованием желточного мешка, ясно выражены черты меробластического типа развития. При первом делении оплодотворенного яйца, например, кролика исходит выталкивание отдельных мелких желточных зерен из бластомеров, что является как бы остатком процессов обособления бластомеров от желтка при дискоидальном дроблении.

Само дробление у высших млекопитающих отличается резко выраженной неправильностью: бластомеры получаются неодинаковой величины, а геометрическая прогрессия в увеличении их числа резко нарушена: после стадии 2 бластомеров следует, например, стадия 3, 4, 5, 11 и т. д. без какой-либо правильности и с большими видовыми и индивидуальными колебаниями.

Другая черта меробластического типа развития — раннее обособление внезародышевых частей и ясно выраженные процессы образования.

Уже с первых делений дробления (а у летучей мыши даже начиная с стадии 2 бластомеров) становятся различимы два рода бластомеров: мелкие светлые и более крупные темные (рис. 59). Светлые бластомеры, располагаясь поверхностно, обрастают кучку темных, постепенно покрывая их со всех сторон одним слоем. Темные бластомеры, окружающие центральную кучку, идут на образование как тела самого зародыша, так и некоторых внезародышевых частей (амнион, желточный мешок); они составляют так называемый эмбриобласт (т. е. эмбрион зародыша). Светлые поверхностные бластомеры представляют собой трофобласт (т. е. «питающий зачаток»); они вступают в непосредственный контакт с тканями слизистой оболочки матки.

Еще продвигаясь в яйцевом по направлению к матке, зародыш начинает всасывать из полости яйцевода жидкость, которая скапливается между трофобластом и эмбриобластом, вследствие чего здесь накапливается жидкостью полость, все более увеличивающаяся. Эта стадия морулы (плотного клеточного скопления) переходит в стадию бластоцисты (зародышевого, или плодного, пузыря). Стенка бластоцисты образована одним слоем клеток трофобласта, а полость

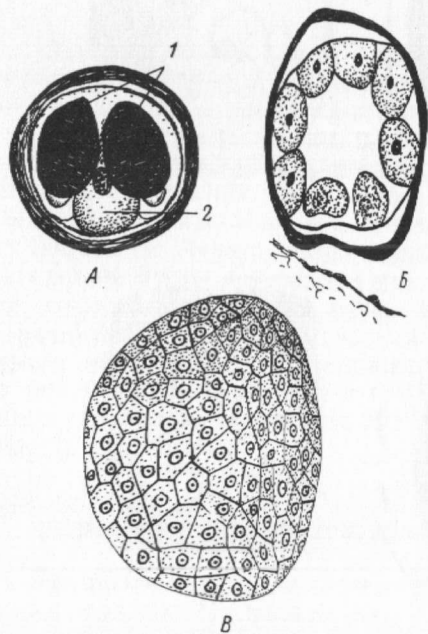


Рис. 58. Ранние стадии развития сумчатой куницы (по Гиллу, из П. П. Иванова).

А — стадия двух бластомеров (1 — бластомеры; 2 — желток); Б — стадия около 30 бластомеров, окружающих разжиженный желток; В — бластомерический пузырек (бластоциста) к концу периода дробления.

¹ Tropho (греч.) — пища; blastos (греч.) — зародок, зачаток.

у плацентарных (и сумчатых) млекопитающих сходно с таковыми у птиц. Итогом гастрюляции являются возникновение трехслойности зародыша и формирование осевого комплекса зачатков (см. рис. 60).

Процессы обособления основных эмбриональных зачатков (образование нервной трубки, дифференцировка и сегментация мезодермы и т. д.) идут в основном так же, как у других позвоночных.

На стадии бластулы или в первой фазе гастрюляции зародыш попадает из яйцевода в матку и здесь имплантируется, т. е. внедряется целиком или только отростками трофобласта в слизистую оболочку матки, вступая с ней в тесные обменные взаимоотношения.

ТРОФОБЛАСТ И ОБРАЗОВАНИЕ ХОРИОНА

У многих млекопитающих участок трофобласта над зародышевым щитком после расслоения щитка на наружный и внутренний зародышевые листки редуцируется и отпадает, так что наружный слой зародышевого щитка, ранее прикрытый трофобластом, теперь переходит в действительно наружное положение и своими краями смыкается с уцелевшими частями трофобласта в один непрерывный слой. Отпавший участок трофобласта носит название рауберовского слоя. Из того факта, что эктодерма зародышевого щитка смыкается с остальным трофобластом в один непрерывный слой, вытекает, что трофобласт соответствует внезародышевой эктодерме (эктодерме серозы) птиц. Следовательно, у млекопитающих мы имеем дело с необычайно ранним обособлением внезародышевой эктодермы (в виде трофобласта) — задолго до обособления зародышевой эктодермы, возникающей лишь в процессе гастрюляции. А именно, как мы видели, трофобласт начинает обособляться уже в ходе первых делений дробления.

Трофобласт и является тем новым образованием, которого нет у нижестоящих позвоночных и которое впервые в ходе эволюции появляется только у млекопитающих. Даже у тех представителей этого класса, у которых трофобласт развит не особенно сильно (как, например, у кролика), первые стадии развития зародыша проходят под защитой трофобласта; лишь затем часть трофобласта, покрывающая зародышевый щиток, сбрасывается в виде рауберовского слоя, и зародышевый щиток на некоторое время, впредь до образования амниона, обнажается. У многих других млекопитающих, в том числе у человека, слой трофобласта все время (с момента своего возникновения) образует сплошной покров вокруг остальных частей зародыша.

Трофобласт образует вначале простые выросты, внедряющиеся в слизистую оболочку матки или, в более простых случаях, входящие в ее углубления, как пальцы в перчатку. Такие выросты, состоящие только из одного трофобласта, называются первичными ворсинками. Позднее образуются ворсинки, покрытые снаружи трофобластом, а внутри содержащие мезенхиму с сосудами, врастающими сюда из мезодермы аллантоиса. Такие ворсинки называются вторичными ворсинками. Трофобласт вместе с подстилающей его мезенхимой и сосудами в совокупности образуют ворсинчатую оболочку, или хорион, представляющую собой эволюционное усложнение серозной оболочки рептилий и птиц.

ЖЕЛТОЧНЫЙ МЕШОК

Весьма характерно, что, несмотря на отсутствие желтка, у плацентарных млекопитающих все же образуется желточный мешок. Отщепившаяся в первой фазе гастрюляции энтодерма своими свобод-

ными краями начинает разрастаться по внутренней стороне трофобласта, обрастая полость бластоцисты. Когда обрастание полости заканчивается, стенка бластоцисты становится двуслойной, состоя теперь из офобласта и энтодермы. Тем самым полость бластоцисты становится лостью желточного мешка. Та часть энтодермы, которая относится зародышевому щитку, представляет кишечную энтодерму, а та, которая выстилает изнутри трофобласт, — желточную энтодерму. Немного позднее энтодермы в обрастании полости пузыря принимает асти и мезодерма, которая после ее образования за счет первичной лоски разрастается за пределы зародышевого щитка и врастает в омежуток между трофобластом и энтодермой. В возникшем таким разом мезодермальном слое желточного мешка развиваются кровяные островки, а позднее из них — сеть сосудов желточного круга кровообращения. Первое время эти сосуды обеспечивают дыхание и питание зародыша, так как через посредство трофобласта и его выростов связаны со слизистой оболочкой матки. Таким образом, хотя желточный мешок и не выполняет более роли резервуара желтка и органа переваривания желтка, однако за ним остаются важные функции первого органа кроветворения, первого органа дыхания, а также (через посредство сосудов, воспринимающих питательные вещества из тканей и крови матери) участие в обеспечении питания зародыша. Сосуды желточного мешка образуют так называемый желточный круг кровообращения, не только связывающий желточный мешок с сосудами самого зародыша, но на ранних стадиях развития играющий большую роль и в установлении связи зародыша с материнским организмом.

РАЗВИТИЕ АМНИОНА

Амнион образуется у зародышей всех млекопитающих, но разными способами. В простейшем случае он возникает, как у рептилий и птиц, в форме двух амниотических складок внезародышевой эктодермы и сопровождающего ее париетального листка внезародышевой мезодермы. Так обстоит дело, например, у кролика (рис. 61), а также у некоторых насекомых (рис. 62, А) и копытных. У рукокрылых (летучие мыши) и некоторых насекомых еще на стадии зародышевого узелка среди клеток появляется небольшая полость, и узелок приобретает вид пузырька с более тонкой верхней (наружной) стенкой и более толстой нижней, прилегающей к энтодерме. Верхняя стенка представляет эктодерму амниона, полость пузырька — амниотическую полость, а толстая нижняя стенка представляет наружный слой зародышевого мешка, в составе которого и образуется затем первичная полоска. Таким образом, уже у этих довольно примитивных млекопитающих мы имеем ускоренное образование амниона на более ранней, чем обычно, стадии развития зародыша, и притом не в форме амниотических складок, а путем раздвигания клеток зародышевого узелка (см. рис. 62, Б, В). Как увидим, именно такой способ возникновения амниона встречается также у приматов и человека.

Еще более сложные отношения наблюдаются у некоторых грызунов, например у крысы (см. рис. 62, Г, Д), которая в последнее время стала одним из обычных объектов экспериментальной эмбриологии. В этом случае зародышевый узелок не раздвигается и не превращается непосредственно в зародышевый щиток, как у кролика, а вытягивается в длину, вдаваясь в полость бластоцисты, как у кролика, и в результате последние становятся как бы наружными зародышевыми листками, одевающими зародышевый щиток снаружи, со стороны полости бластоцисты. Затем в столбике возникает желточный мешок, расположенные одна над другой по длине такого цилиндрического зачатка. Верхняя, ближайшая к трофобласту полость носит название

полости ножки зародыша, вторая называется лжеамнионом, третья (ближайшая к энтодерме) — амниотической полостью. Утолщенная стенка амниотической полости, прилегающая к энтодерме, представляет собой наружный слой зародышевого щитка, противоположная — эктодерму амниона. Зародышевый щиток, таким образом, чаше-видно вогнут, и получается как бы временное «извращение» (инверсия) зародышевых листков: энтодерма одевает эктодерму зародышевого щитка снаружи. Позднее в результате формирования зародыша отношения между энто- и эктодермой становятся обычными.

АЛЛАНТОИС

Аллантоис у большинства млекопитающих хорошо развит, несмотря на то, что его функция мочевого мешка за ненадобностью отпала вследствие установления связи зародыша с материнским организмом. Продукты обмена (углекислый газ, азотистые продукты белкового распада и т. д.) из крови зародыша через посредство хориона переходят в кровь матери. Таким образом зародыш млекопитающего непрерывно освобождается от вредных продуктов обмена, а на почки и легкие матери ложится дополнительная функциональная нагрузка. Аллантоис же сохраняет свое участие в газообмене и питании зародыша, причем то и другое осуществляется исключительно его сосудами, которые разрастаются в мезодерме хориона и отдают тонкие веточки во все вторичные ворсинки. Аллантидальный (пупочный) круг кровообращения приходит на смену желточному, так

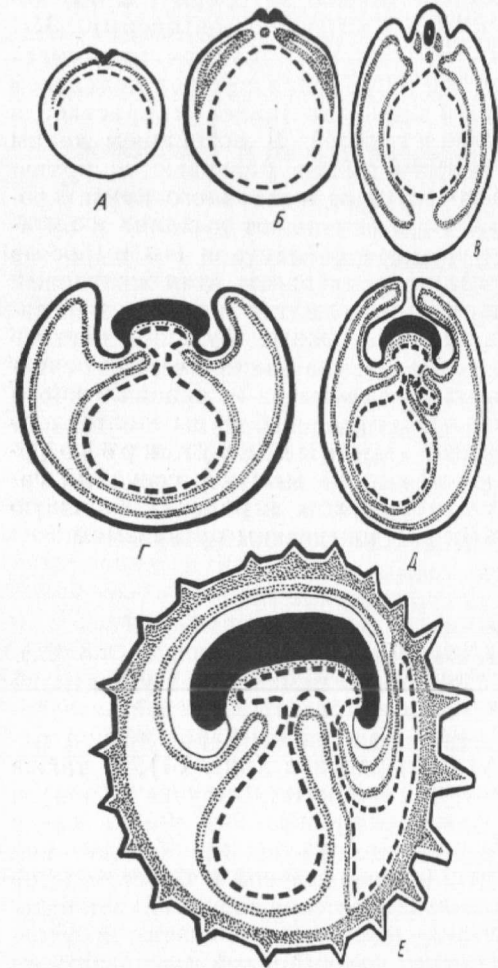


Рис. 61. Схема развития желточного мешка и зародышевых оболочек у млекопитающих (шесть последовательных стадий) (из А. А. Заварзина).

Обозначены: трофобласт и эктодерма — жирной черной линией; энтодерма (и выстилка аллантаиса) — пунктиром; мезодерма — точками. А — процесс обрастания полости желточного пузыря энтодермой и мезодермой; Б — образование замкнутого энтодермального пузырька — выстилка желточного мешка; В — начало образования амниотических складок и кишечного желудка; Г — обособление тела зародыша от внезародышевых частей; Д — смыкание амниотических складок, начало развития аллантаиса; Е — замкнутая амниотическая полость, развитый аллантаис, развитие ворсинок хориона.

как желточный мешок со своей сосудистой сетью у млекопитающих развит слабо и может обеспечивать дыхание и питание зародыша (за счет кислорода и питательных веществ, забираемых хорионом из материнской крови) лишь на ранних стадиях развития, пока сам зародыш невелик и сравнительно просто организован. По мере роста и усложнения организа-

зародыша желточный круг кровообращения, быстро отставая в развитии, теряет свое значение. Сосуды аллантаиса, разрастаясь в мезодерме иона и его ворсинках, начинают обеспечивать зародыша как кислородом, так и питательными веществами из того же источника — материнской крови. Таким образом, если у рептилий и птиц сосуды аллан-

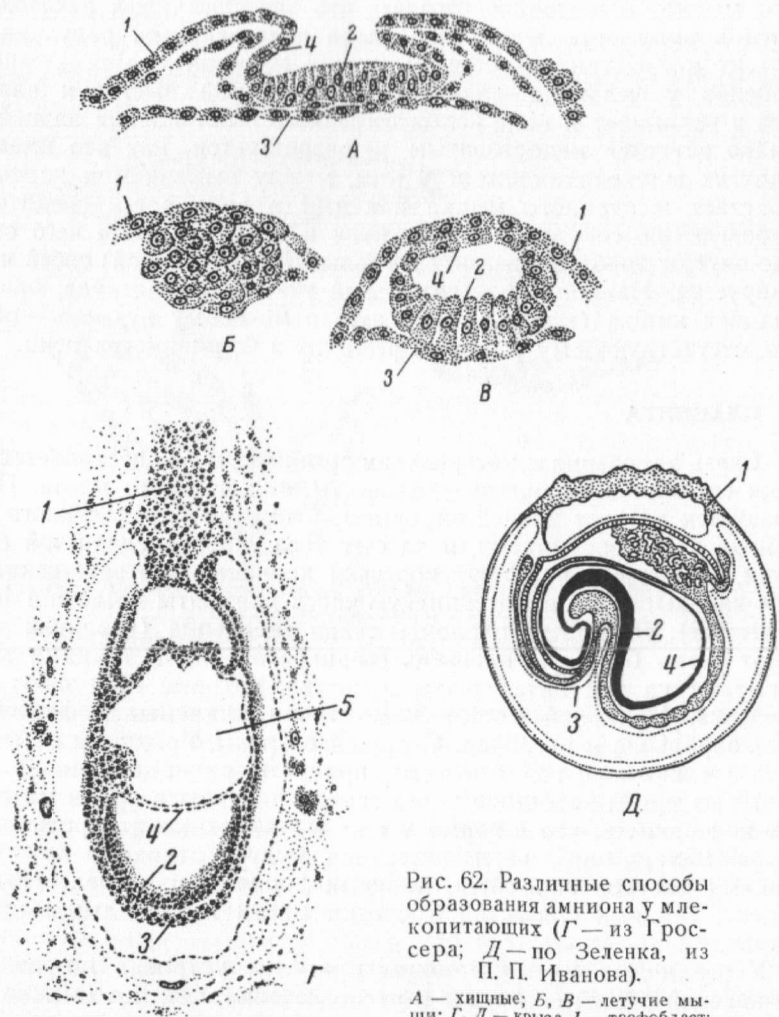


Рис. 62. Различные способы образования амниона у млекопитающих (Г — из Гроссера; Д — по Зеленка, из П. П. Иванова).

А — хищные; Б, В — летучие мыши; Г, Д — крыса. 1 — трофобласт; 2 — наружный слой зародышевого щитка; 3 — кишечная энтодерма; 4 — амнион; 5 — лжеамнион.

а, подросшие к серозе, получают кислород из воздушной камеры упом конце яйца, то у млекопитающих таким источником кислорода является кровь матери. Если у птиц участие сосудов аллантаиса в трофической функции является вспомогательным, второстепенным и своим же источником питания составляет желток, воспринимаемый гочным кругом кровообращения), то у млекопитающих за немемг желтка и в связи с быстрой редукцией желточного круга кровообращения аллантаидальные (пупочные) сосуды берут на себя пол-

ностью обеспечения зародыша питательными веществами. Таким образом, возникнув у рептилий, аллантоис проработал в ряду высших позвоночных эволюцию, сопровождавшуюся изменением функций.

Поскольку существенной частью аллантоиса, не теряющей и даже усиливающей свое значение у млекопитающих, являются сосуды, тогда как эпителиальный компонент аллантоиса теряет свое значение мочевого мешка, естественно ожидать, что эпителиальный зачаток аллантоиса в ряду этих животных должен подвергнуться редукции. Так и обстоит в действительности: у высших млекопитающих — приматов и особенно у человека — зачаток эпителиальной выстилки аллантоиса хотя и возникает в виде колбасообразного выпячивания задней кишки, однако остается недоразвитым, не разрастается, как это имеет место у других млекопитающих и у птиц, между амнионом и хорионом, не обрастает желточного мешка и т. д. Его роль здесь сводится лишь к проведению сосудов в направлении к хориону, после чего он еще в ходе внутриутробного развития в большей (дистальной) своей части редуцируется. Наиболее проксимальный участок аллантоиса, ближайший к задней кишке (клоака), дает начало мочевому пузырю — образованию, отсутствующему у многих рептилий и большинства птиц.

ПЛАЦЕНТА

Связь зародыша с материнским организмом осуществляется при помощи специального органа — плаценты, или детского места. Плацента образуется за счет тканей зародыша, а именно определенного участка хориона с его ворсинками, и за счет того участка слизистой оболочки матки, в который вырастают ворсинки хориона. Соответственно различают зародышевую и материнскую части плаценты (*placenta foetalis* и *pl. uterina*). В области плаценты ткани зародыша (ворсинки хориона) имеют очень большую площадь соприкосновения с тканями матери и всасывают из них питательные вещества, которые поступают в кровь зародыша. Из крови матери через ткани плаценты диффундирует в кровь зародыша и кислород. С другой стороны, продукты обмена зародыша (углекислый газ, азотистые продукты распада белков) диффундируют из крови зародыша через ткани плаценты в кровь матери. Следует подчеркнуть, что в норме у всех млекопитающих кровь зародыша и кровь матери нигде не смешиваются, будучи отделены друг от друга стенками сосудов зародыша, тканями хориона и, в некоторых типах плацент, тканями слизистой оболочки матки и стенками материнских сосудов.

У различных млекопитающих плацента устроена по-разному как в отношении общей ее формы и расположения, так и в смысле отношений ворсинок хориона к тканям слизистой оболочки матки.

По внешней форме плаценты весьма разнообразны. Наиболее распространены следующие типы: диффузная, котиледонная, поясная (зонарная) и дисковидная плаценты. Диффузная плацента характерна, например, для свиньи (рис. 63, А): почти вся поверхность хориона у зародыша свиньи равномерно (диффузно) покрыта ворсинками, причем плодный пузырь, т. е. хорион, всей своей поверхностью прилегает к стенкам матки. У жвачных ворсинки собраны в группы — котиледоны (см. рис. 63, Б), между которыми поверхность хориона гладкая, лишена ворсинок. Котиледоны покрывают всю или почти всю поверхность плодного пузыря (котиледонная плацента). У многих хищных, например у собаки, плацента, т. е. снабженная ворсинками часть хориона, имеет форму широкого пояса или муфты, опоясывающей плодный пузырь

(поясная плацента, см. рис. 63, В). Наконец, у павианов, человекообразных обезьян и человека плацента, или ворсинчатый участок хориона, имеет форму диска (дискоидальная плацента, см. рис. 63, Г). У некоторых животных (мартышек, макаков, а из хищных, например, у хорька) в составе хориона имеется два таких дисковидных участка, врастающих ворсинками в ткани слизистой оболочки матки — бидискоидальная плацента.

Однако более существенное значение, чем анатомическая форма плаценты, имеет характер взаимоотношений тканей зародыша (ворси-

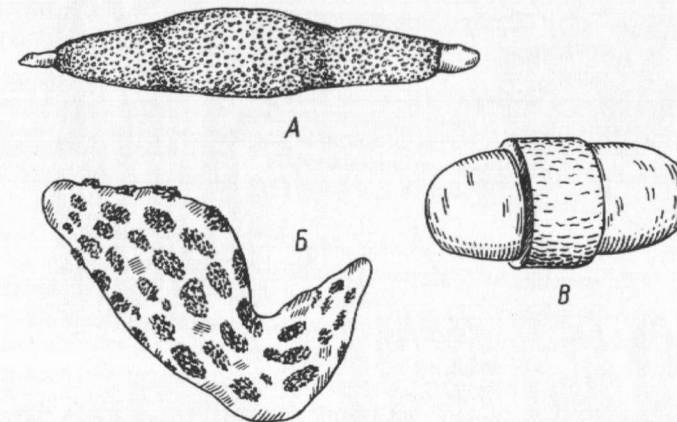


Рис. 63. Различные типы плодных пузырей и плацент у млекопитающих (из Хюттнера).
А — диффузная плацента свиньи; Б — котиледонная плацента жвачных;
В — поясная (зонарная) плацента собаки.

ок хориона) с тканями слизистой оболочки матки. Ворсинки хориона, растая в слизистую оболочку матки, либо только соприкасаются с эпителием, вдаваясь в его углубления (крипты), либо в большей или меньшей степени разрушают ткани слизистой оболочки, внедряясь в ее толщу. Чем сильнее разрушаются ткани слизистой оболочки, тем больше приближаются ворсинки хориона к источнику питания — материнским сосудам, тем, следовательно, физиологически совершеннее связь зародыша с материнским организмом.

Различные типы плацент у млекопитающих можно расположить в нисходящий ряд по степени совершенства связи зародыша с тканями матери или, что то же самое, по степени разрушения тканей слизистой оболочки матки ворсинками хориона (рис. 64). Следует оговориться, что не всегда степень совершенства этой связи, т. е. сложность устройства плаценты, соответствует уровню организации данного млекопитающего и его месту в системе и на родословном древе.

Наиболее просто устроена эпителиохориальная плацента, или полу-плацента. При этом типе связи хорион зародыша только прилегает эпителию слизистой оболочки матки. Ворсинки хориона входят в углубления (железы, крипты) слизистой оболочки, не разрушая ее тканей. Поэтому питательные вещества и кислород поступают в кровь зародыша не непосредственно из крови матери, а через посредство выделяемого маточными железами эмбриотрофа, или «маточного молока» (туда такие плаценты называются также эмбриотрофными). При этом ворсинки хориона вытягиваются из маточных желез, как пальцы

из перчатки, причем никаких разрушений тканей слизистой оболочки и ее сосудов не происходит, слизистая оболочка матки вслед за плодом не отторгается, кровотока не бывает. Такие полуплаценты появляются уже у некоторых сумчатых (Perameles — бандикут, или сумчатый барсук), где ворсинки хориона весьма немногочисленны и почти не разветвлены. Более многочисленны и иногда в большей или меньшей степени

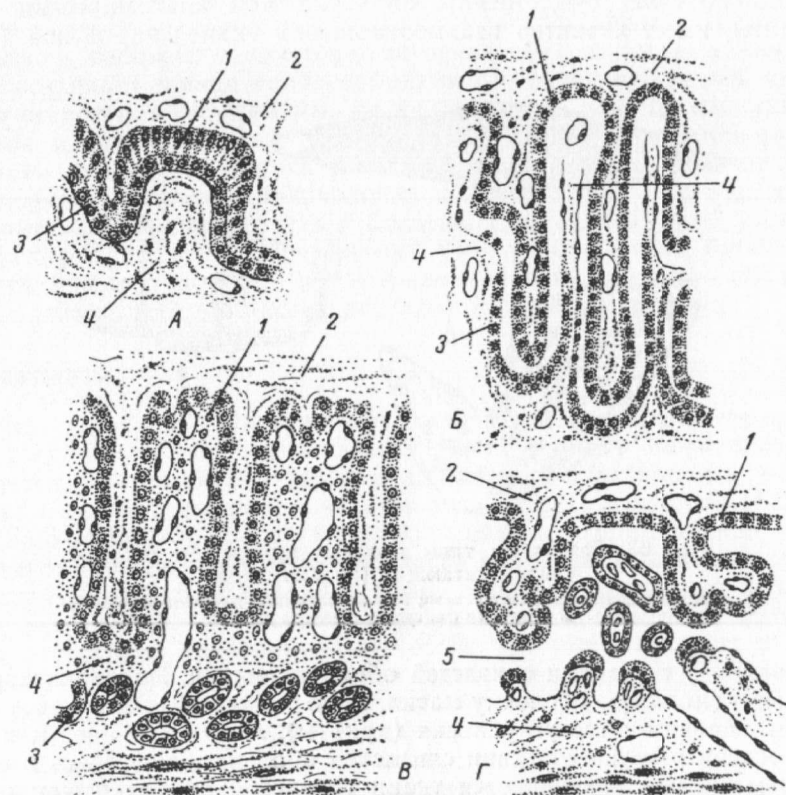


Рис. 64. Взаимоотношение зародышевых и материнских тканей в плацентах различных типов (по Гроссеру, схематизировано).

А — эпителиохориальная плацента (свинья); Б — десмохориальная плацента (жвачные); В — эндотелиохориальная плацента (хищные); Г — ворсинковая гемохориальная плацента (обезьяны, человек). 1 — трофобласт; 2 — соединительная ткань хориона с зародышевыми сосудами; 3 — эпителий матки; 4 — соединительная ткань слизистой оболочки матки с материнскими сосудами; 5 — кровеносные лакуны.

ветвятся ворсинки у свиньи (см. рис. 63, А и 64, А), бегемота, верблюда, лошади, тапира, китообразных и некоторых других млекопитающих.

У жвачных ворсинки ветвятся сильнее и не просто прилегают к эпителию слизистой оболочки матки и ее желез, а внедряются, разрушая эпителий в соединительную ткань (см. рис. 64, Б). Таким образом, сосуды зародыша оказываются более приближенными к сосудам матери (десмохориальная плацента; по-гречески *desmos* — связь, соединение, здесь — в смысле соединительной ткани). Все же, как и в случае эпителиохориальной плаценты, контакт матери и плода остается не очень тесным; это компенсируется сильным увеличением поверхности плодного пузыря путем его сильного разрастания в длину и соответственным вырастанием аллантаиса. Плодный пузырь принимает червеобразную

форму, в сотни раз превосходя по объему самого зародыша на ранних стадиях его развития (см. рис. 63, Б). При родах после отделения плода с слизистой оболочки матки на поверхности последней остаются участки, лишенные эпителия. Однако очень скоро целостность эпителиального покрова восстанавливается за счет разрастания уцелевших участков эпителия.

У хищных связь зародыша с матерью становится более тесной: ворсинки хориона разрушают не только эпителий слизистой оболочки матки, но и ее соединительную ткань и стенки сосудов вплоть до их эндотелия (см. рис. 64, В). Трофобласт ворсинок вплотную прилегает к эндотелию материнских сосудов и только этим эндотелием отделен от материнского кровотока (эндотелиохориальная, или вазохориальная, плацента).

Как показали новейшие исследования З. П. Жемковой, в некоторых участках плаценты хищных (кошка, собака) разрушаются даже стенки сосудов, и ворсинки хориона вступают в непосредственный контакт с материнской кровью. В таких участках связь зародыша с матерью осуществляется по гемохориальному типу (см. ниже), каковому З. П. Жемкова и относит плаценту хищных.

Более совершенное снабжение плода кислородом и питательными веществами устраняет необходимость столь сильного, как у жвачных, разрастания плодного пузыря в интересах увеличения его поверхности. Поэтому плодный пузырь у хищных относительно меньше, чем у жвачных. Кроме того, как уже говорилось, ворсинки хориона у многих хищных находятся не на всей поверхности плодного пузыря, а опоясывают его среднюю часть неширокой полосой (поясная плацента, см. рис. 64, В). При родах часть тканей слизистой оболочки матки отторгается вместе с плодом, но кровотечение не бывает особенно сильным, и образовавшиеся раны слизистой оболочки быстро заживают.

Наиболее совершенным типом плаценты является гемохориальная плацента (по-гречески *haima* — кровь), в которой хорион разрушает не только эпителий и соединительную ткань слизистой оболочки, но и ее сосуды, включая их эндотелий, и трофобласт соприкасается непосредственно с материнской кровью. При этом увеличение поверхности соприкосновения трофобласта с кровью достигается либо путем возникновения разветвленных трубчатых выпячиваний трофобласта, сливающихся в сложный лабиринт каналов, в которые и втекает материнская кровь (лабиринтная гемохориальная плацента насекомых и грызунов), либо путем образования сложно ветвящихся ворсинок хориона, купающихся в материнской крови (ворсинковая гемохориальная плацента обезьян и человека).

У грызунов каналы лабиринта в трофобласте образуются только на том участке плодного пузыря, имеющем форму диска, которым зародыш имплантировался в стенку матки (дискоидальная плацента). У обезьян и человека ворсинки сначала образуются на всей поверхности хориона (диффузная плацента), но затем на большей части этой поверхности исчезают и разрастаются лишь на том дискоидном участке хориона, к которому подходят пупочные сосуды (дискоидальная плацента). Более подробно строение гемохориальной плаценты будет рассмотрено на примере плаценты человека (см. гл. VIII). Здесь же отметим лишь, что при родах вследствие столь тесной связи тканей плода с тканями матки происходит отпадение слизистой оболочки матки, сопровождаемое сильным кровотечением. Отпадающая часть (слой слизистой оболочки матки получила название *decidua* (отпадающая оболочка)). Вместе с плацентой и другими «внезародышевыми» образо-

ваниями она, уже после рождения плода, «рождается последней» — отсюда эти части в совокупности получили название последа. У многих млекопитающих мать при родах перекусывает пуповину новорожденным детенышам, и те с прекращением доступа кислорода из материнской крови переходят на легочное дыхание.

Степень развития плода к моменту рождения у разных млекопитающих весьма неодинакова, что, однако, не стоит в связи с типом плаценты. Так, десмохориальная плацента жвачных обеспечивает развитие и появление на свет весьма развитых, зрячих и подвижных детенышей, тогда как крольчата, несмотря на наличие гемохориальной плаценты, рождаются сильно недоразвитыми. В значительно большей мере степень развития плода к моменту рождения зависит от длительности внутриутробного развития, определяемой экологическими особенностями тех или иных видов животных. У крыс, мышей и кроликов, живущих в норах, детеныши рождаются голыми, слепыми и способными первое время главным образом лишь к сосательным движениям. У других грызунов (заяц, морская свинка — животные, не роющие нор и потому хуже укрытые от врагов) в связи с большей длительностью внутриутробного развития детеныши рождаются более доношенными, покрытыми шерстью и зрячими. Особенно развитыми рождаются детеныши копытных, которые чуть ли не на другой день способны бегать.

У некоторых млекопитающих (косуля, соболь, куница) развитие приостанавливается на стадии бластоцисты на несколько месяцев, в результате чего рождение детенышей как бы подгоняется к более благоприятному сезону, когда мать может быть обеспечена большим количеством пищи. Беременность, соответственно, сильно удлиняется (у косули до 9 месяцев).

У человекообразных обезьян и человека, несмотря на большую длительность беременности и наличие гемохориальной плаценты, дети рождаются менее доношенными (менее подвижными), чем детеныши крупных копытных, имеющих ту же продолжительность беременности (у коровы, как и у человека, 9 месяцев). Это определяется, видимо, особой сложностью головного мозга у высших приматов, требующего больше времени для своего структурного и функционального созревания.

ОБЩИЙ ОЧЕРК ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЧЕЛОВЕКА

Процессы эмбрионального развития человека могут быть поняты только при сопоставлении их с развитием других позвоночных, в особенности млекопитающих. Это объясняется тем, что процессы развития человеческого зародыша являются результатом длительного эволюционного изменения онтогенезов в ряду позвоночных и потому очень сложны. Тому же ранние зародыши человека не часто попадают в руки исследователей в достаточно сохранном виде. Обычно проходит некоторое время с момента извлечения зародыша (при оперативном аборте) до момента помещения зародыша в фиксирующую жидкость, и зародыш успеваает в той или иной степени мацерироваться. Тем более это имеет место в тех случаях, когда зародыш обнаруживается при вскрытии, которое обычно производится спустя значительное время после смерти. До недавнего времени удавалось получать зародышей в возрасте не ранее 9—12 дней внутриутробного развития, и лишь в 1944 г. в руки исследователей впервые попал зародыш в возрасте 7½ дней, а в 1946—1953 гг. были добыты и изучены отдельные зародыши еще более ранних стадий (2—5 дней внутриутробного развития)¹.

В силу этого о процессах развития, протекающих в течение первой недели беременности у человека, приходится судить в большей степени на основании того, что известно о других млекопитающих, в первую очередь о ближайших родичах человека — обезьянах, ранние стадии развития которых (на примере макака резуса) изучены более полно (Хьюзер и Стритер, 1941).

ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОВУЛЯЦИЯ

Как у подавляющего большинства животных и растительных организмов, индивидуальное развитие человеческого организма начинается с момента оплодотворения, т. е. образования зиготы. Этому предшеств-

¹ Наиболее богатая и систематическая коллекция зародышей человека, в том числе относящихся к самым ранним стадиям развития, собрана в институте Карнеги (Балтимора, США). Американским исследователям (Гертиг, Рокк, Стритер и др.) принадлежат и наиболее полные исследования ранних стадий эмбрионального развития человека. Ценными собраниями ранних человеческих зародышей располагают также чехословацкие исследователи, среди которых особенно следует отметить погибшего в руки фашистских захватчиков Я. Флориана (см. также Мазанец, 1959). В нашей стране, по справедливости считающейся родиной эмбриологии как науки, изучение зародышевого развития человека является отстающим участком, настоятельно нуждающимся в интенсивной разработке. До настоящего времени в отечественной литературе имеются описания лишь двух нормальных зародышей на стадиях развития, предшествующих сегментации мезодермы (Г. М. Салганик, 1948; А. Г. Кнорре, 1956) и очень немногих зародышей более поздних стадий. В самое последнее время ряд зародышей на стадии зиготы и на начальных стадиях дробления добыт при хирургических операциях в лаборатории Б. П. Хватова (Симферополь); в той же лаборатории Г. Н. Петрову (1958) удалось в условиях культуры *in vitro* проследить процесс оплодотворения и первые деления дробления.

буют процессы развития половых клеток, происходящие в яичнике женщины (оогенез), и процессы развития мужских половых клеток, происходящие в семенниках мужского организма (сперматогенез), рассмотренные специально в главе, посвященной половым клеткам. Здесь важно лишь отметить некоторые особенности полового цикла, характерные для человека и в сходной форме представленные только у человекообразных обезьян.

В яичнике плода число оогониев в результате их митотического размножения достигает 400 000. К концу внутриутробного развития размножение оогониев прекращается, и они превращаются в ооциты I порядка. Каждый ооцит окружен одним слоем плоских клеток фолликулярного эпителия, вместе с которыми и составляет примордиальный фолликул (фолликул I порядка, рис. 65).

В отличие от сперматоцитов, которые в течение всего периода половой зрелости и до глубокой старости образуются в семеннике за счет непрерывно размножающихся сперматогониев, количество ооцитов в яичнике, начиная с момента рождения, по мнению большинства исследователей, уже не увеличивается, так как запаса оогониев в яичнике не остается¹. Более того, в течение всей жизни происходит постепенное уменьшение количества ооцитов главным образом в результате атрезии (гибели фолликулов). Атрезия происходит уже в яичнике зародыша и завершается полным исчезновением фолликулов с ооцитами к периоду старости (к 50—60 годам).

Лишь незначительная часть имеющихся в яичнике новорожденной девочки ооцитов созревает и дает начало яйцеклеткам. Этот процесс начинается с наступлением периода полового созревания и оканчивается чаще всего во второй половине пятого десятка лет жизни.

В процессе роста очередного ооцита окружающий его фолликулярный эпителий вследствие усиленного размножения его клеток делается многослойным (см. рис. 65, 2), а затем среди клеток фолликулярного эпителия появляется небольшая полость (см. рис. 63, 3), в которой скапливается жидкость. В силу все большего накопления жидкости фолликул приобретает вид граафова пузырька (см. рис. 65, 4), стенка которого состоит из фолликулярного эпителия, а большая полость заполнена жидкостью, содержащей некоторое количество белков, солей и т. д. Кнаружи от эпителия находится соединительнотканная theca folliculi с кровеносными сосудами. Растущий ооцит оказывается заключенным в утолщенном участке стенки фолликула, вдающемся в полость в виде яйценосного бугорка. Следовательно, ооцит по-прежнему со всех сторон окружен фолликулярными клетками, которые и осуществляют передачу (а, возможно, и переработку) питательных веществ, поступающих из кровеносных сосудов яичника и необходимых для роста и развития ооцита.

¹ В отношении времени размножения оогониев существуют большие разногласия. Со времени Вальдейера (Waldeyer, 1870) широко распространен взгляд, что незадолго до рождения девочки в ее яичнике размножение оогониев прекращается, все они превращаются в ооциты (см. гл. I), и женский организм от рождения на всю жизнь оказывается снабженным ограниченным количеством ооцитов, которые частично расходуются в течение периода половой зрелости на образование яйцеклеток, частично подвергаются атрезии.

По мнению других исследователей (Аллен — Allen, 1922; Ивэнс и Свези — Evans and Swezy, 1931, и др.), яйцеклетки возникают в течение всего половозрелого периода жизни женщин за счет циклической пролиферации зачаткового эпителия. Значение выяснения этого спорного вопроса выходит далеко за пределы теоретической эмбриологии, поскольку хирургические вмешательства при поражениях яичника должны быть более щадящими, если будет доказано, что даже маленький участок «зачаткового эпителия» яичника может продуцировать новые полноценные яйцевые клетки.

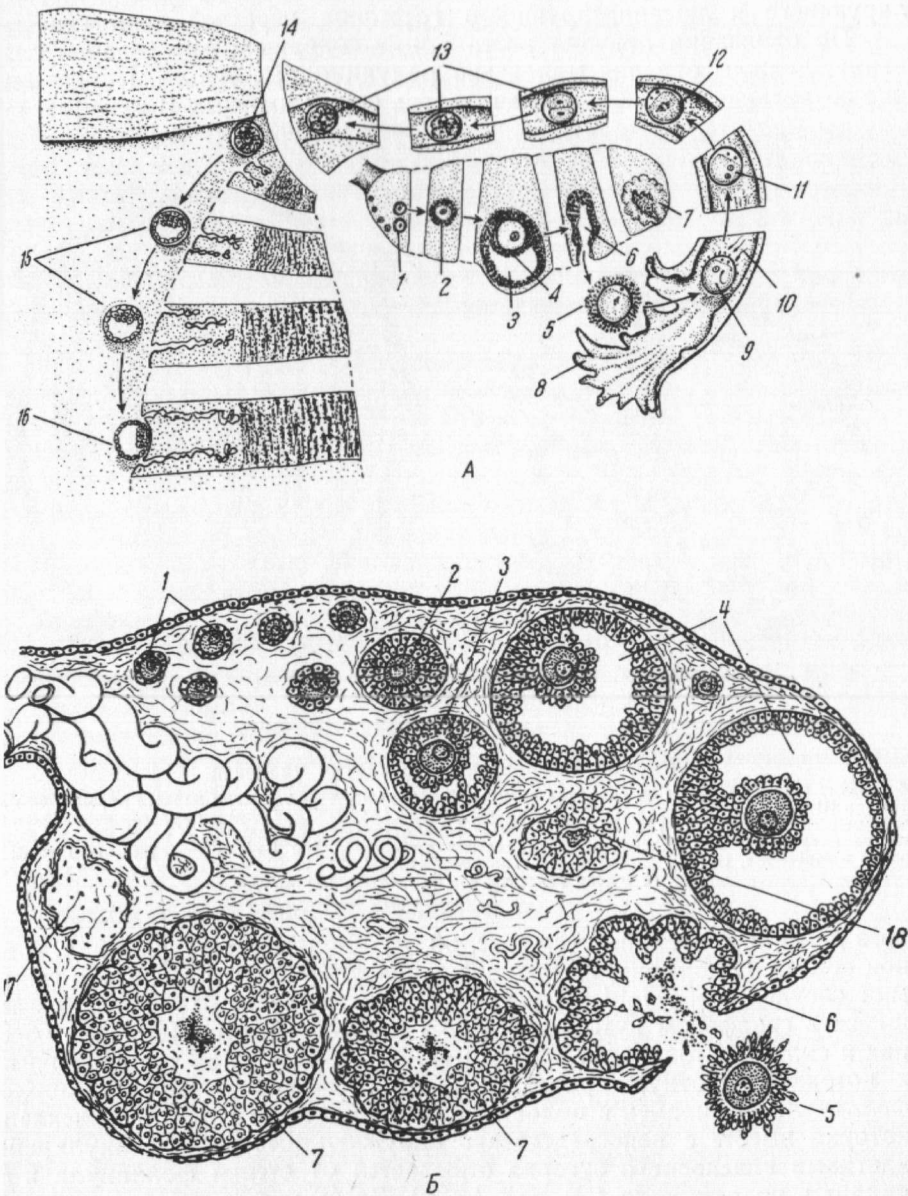


Рис. 65. Схема овуляции, оплодотворения, дробления и имплантации. — схема яичника, яйцевода и матки с нанесенными на нее разновременными этапами развития яйцекли и зародыша (из Гамильтона); Б — полусхематический разрез яичника при большом увеличении (Латтена). 1 — примордиальные фолликулы; 2 — растущий фолликул; 3, 4 — граафов пузырьки; 5 — провавшая яйцеклетка в метафазе 2-го деления созревания; 6 — спавшийся граафов пузырьки; 7 — ое тело; 8 — фимбри воронки яйцевода; 9 — яйцеклетка в момент проникновения в нее сперматоа; 10 — сперматозонды; 11 — зигота, сближение пронуклеусов; 12 — зигота в метафазе 1-го деления; 13 — дробление; 14 — морула; 15 — бластоциста; 16 — имплантация; 17 — corpus albicans; 18 — атретический фолликул.

Рост фолликула и его созревание в графов пузырек происходит под воздействием фолликулостимулирующего гормона, вырабатываемого передней долей гипофиза. Растущие фолликулы продуцируют эстроген — гормон, разрешающий менструации. Выработка эстрогена стимулируется синергичным (совместным) действием фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов передней доли гипофиза.

По окончании периода роста ооцит совершает два деления созревания, дважды отделяя маленькие редукционные тельца. Первое деление созревания (рис. 66, А) начинается еще в яичнике. В метафазе пер-

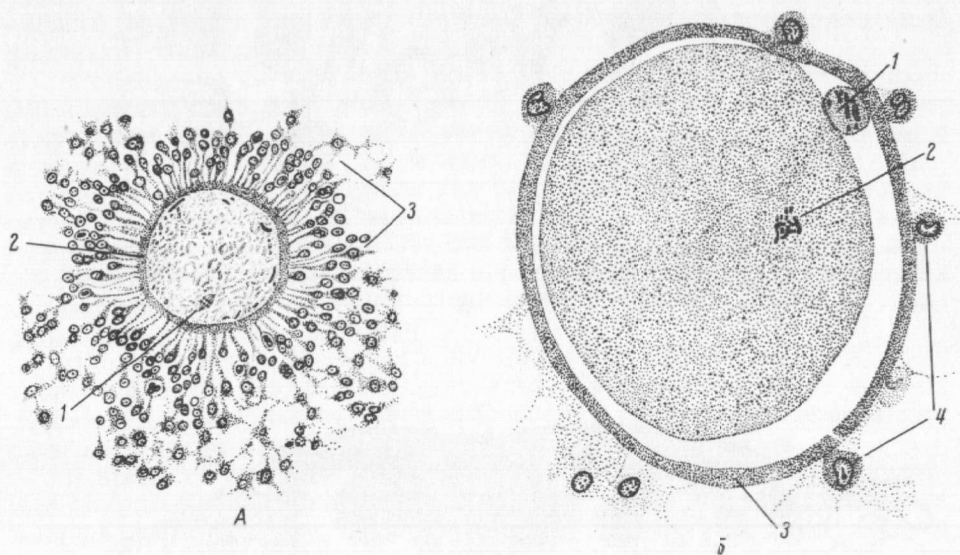


Рис. 66. Созревание яйцеклетки человека.

А — ооцит первого порядка из графова пузырька яичника человека. Фигуры: первого деления созревания (по Штиве из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952). 1 — веретено первого деления созревания; 2 — зона pellucida; 3 — согопа radiata, образованная фолликулярными клетками. Б — ооцит второго порядка вскоре после овуляции. Фигуры второго деления созревания (по Гамильтону, 1944, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952). 1 — первое редукционное тельце; 2 — веретено второго деления созревания; 3 — зона pellucida; 4 — фолликулярные клетки.

вого деления созревания (см. рис. 66, Б) происходит овуляция, т. е. выход ооцита (I порядка) из яичника в полость тела. В результате гиперемии сосудов theca folliculi увеличивается давление жидкости, скопившейся в графовом пузырьке. Стенка его разрывается (см. рис. 65, б), как и сильно истонченные в этом месте наружные слои тканей яичника, к которым вплотную прилегает зрелый графов пузырек. Жидкость фолликула, изливаясь в полость тела, увлекает за собой и яйцеклетку, которая вместе с непосредственно окружающими ее фолликулярными клетками яйценосного бугорка отрывается от стенки фолликула и попадает в полость тела (см. рис. 65, в). Здесь она током жидкости, направляемым мерцанием ресничек эпителия, выстилающего воронку яйцевода с ее фимбриями, а также благодаря перистальтическим сокращениям стенки яйцевода вовлекается в воронку последнего, зияющую рядом с яичником, и начинает медленно двигаться в яйцеводе по направлению к матке.

В последнее время показано, что у млекопитающих (по-видимому, не исключая и человека) воронка яйцевода активно засасывает яйце-

ку, плотно налегая на участок яичника с выдающимся на его поверхности графовым пузырьком и совершая периодические сокращения. Второе деление созревания происходит обычно уже в яйцеводе. В норме овуляция у половозрелой женщины происходит приблизительно каждые 28 дней, причем, как правило, в ее организме одновременно созревает лишь одна яйцевая клетка (большой частью поочередно в каждом из яичников). Чаще всего овуляция приходится на смену периода между двумя менструациями, впрочем, с частыми, более менее значительными отклонениями в ту или другую сторону, зависящими от состояния организма, индивидуальных особенностей и внешних воздействий. Основным внутренним фактором, определяющим овуляцию, является действие лютеинизирующего гормона, вырабатываемого гипофизом. По некоторым данным, половой акт, вызывая в жизни женщины определенные нервные импульсы, может при наличии зрелого графова пузырька в одном из яичников несколько ускорить овуляцию, которая в таком случае совпадает с введением спермы в женские половые пути, что благоприятствует встрече сперматозоидов с яйцеклеткой и оплодотворению.

Яйцеклетка человека имеет шарообразную форму, окружена бледной оболочкой (zona pellucida) и снаружи от нее — слоем фолликулярных клеток, образующих лучистый венец (согопа radiata). Последнее название обусловлено тем, что заостренные концы клеток, отходя во все стороны, напоминают лучи или зубцы короны. Цитоплазма зерниста и содержит ничтожное количество желточных зерен, жировых и липоидных капель. Ядро округлое, довольно крупное и с хорошо выраженной хроматиновой структурой. Ядрышко круглое. Диаметр яйцеклетки колеблется в пределах от 80 до 200 мк, в среднем 120—150 мк. Яйцеклетка в течение одного-двух дней сохраняет способность к оплодотворению, после чего постепенно отмирает и разрушается. Если оплодотворения в яйцеводе не произошло, то в матку током жидкости выводится яйцеклетка, уже неспособная к оплодотворению. Продвижение яйцеклетки по яйцеводу длится от двух до пяти дней.

В последнее время описаны неоднократные случаи нахождения зрелых яйцеклеток в яйцеводах. Кроме того, удалось изучить процессы созревания ооцитов, извлеченных из оперативно удаленных яичников, и оплодотворения in vitro (Шеттлз, 1955; Г. Н. Петров, 1958).

ЖЕЛТОЕ ТЕЛО И МЕНСТРУАЛЬНЫЙ ЦИКЛ

После овуляции оставшийся в яичнике опустевший графов пузырек спадается, его внутренняя оболочка, разрастаясь и претерпевая (под влиянием лютеинизирующего гормона передней доли гипофиза) железистый метаморфоз, дает начало так называемому желтому телу — важному эндометрическому органу (см. рис. 65, 7). Гормон, выделяемый желтым телом — прогестерон, оказывает влияние на весь женский организм и, в частности, на слизистую оболочку матки, в которой начинают совершаться изменения, подготовительные к восприятию зародыша (резкое усиление секреторной деятельности эпителия матки, переполнение ее сосудов и т. д.). Если оплодотворения и имплантации не произошло, то из опустевшего графова пузырька образуется периодическое менструальное, желтое тело, которое после короткого периода расцвета (1—2 недели) подвергается обратному развитию, перестав выделять гормон. В связи с этим подготовительные к беременности изменения слизистой оболочки матки разрешаются менструальным кровотечением, причем происходит отпадение части разросшегося

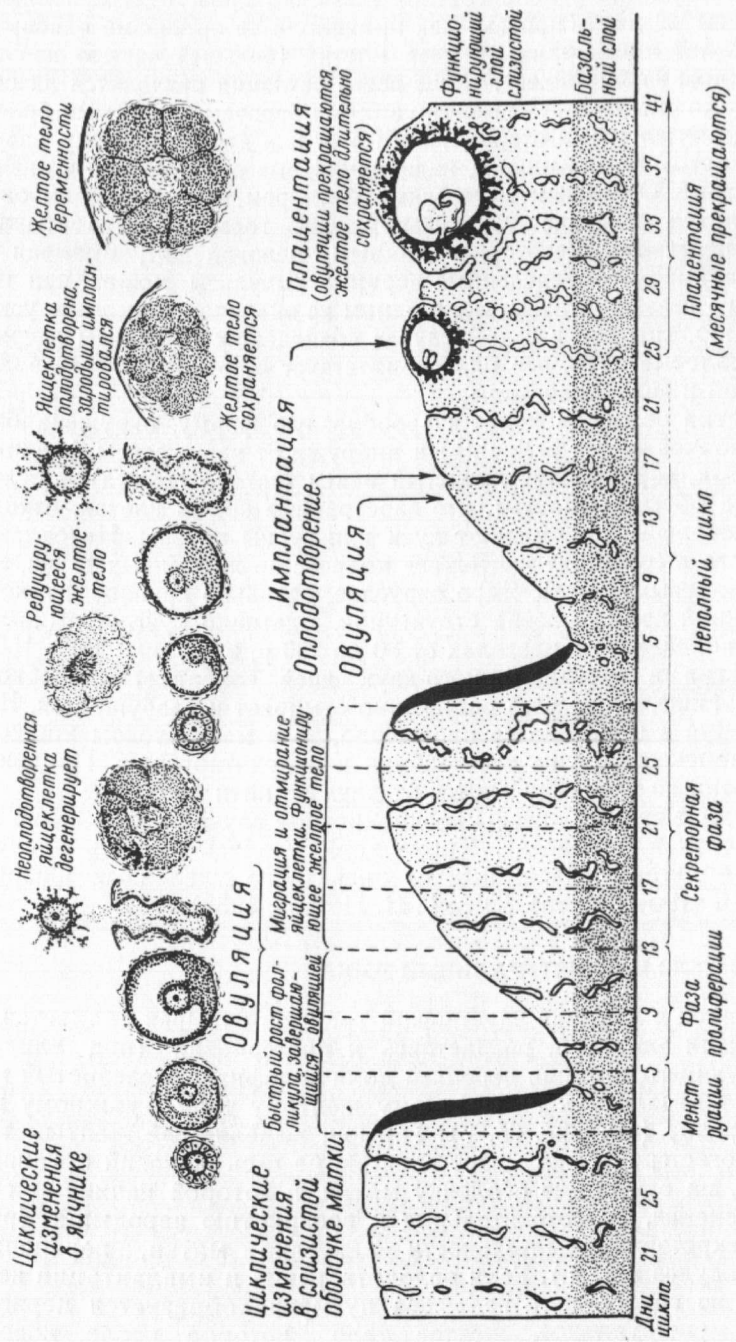


Рис. 67. Схема циклических изменений фолликулов яичника и слизистой оболочки матки половозрелой женщины (из Паттена).

пителия матки и подстилающей его соединительной ткани и вскрытие ровеносных сосудов слизистой оболочки.

Менструальный цикл (рис. 67), длительность которого подвержена индивидуальным колебаниям, делится моментом овуляции на преовуляционную и постовуляционную фазы. Именно первая из них (от начала редьдущей менструации до овуляции) подвержена наибольшим индивидуальным колебаниям, связанным с длительностью всего цикла в целом. Постовуляционная фаза (от момента овуляции до начала ближайшей следующей менструации) чаще всего равна 14 дням (14 ± 1 ; реже 4 ± 2).

Менструация совпадает с началом обратного развития (редукции) желтого тела и одновременно с усиленным ростом и созреванием очередного фолликула с ооцитом (превращением его в граафов пузырек). После прекращения менструального кровотечения, с которым из матки удаляются оставшие части слизистой оболочки, в оставшихся глубоких ложах слизистой оболочки начинается процесс регенерации эпителия, соединительной ткани и сосудов, и вскоре слизистая оболочка приобретает обычное, исходное строение («фаза покоя»).

Если же имело место оплодотворение и через несколько дней после того зародыш имплантируется в стенку матки, то образовавшееся желтое тело не подвергается обратному развитию, а вступает в период длительного расцвета, продуцируя свой гормон в течение, по крайней мере, нескольких месяцев беременности (желтое тело беременности). Это происходит в свою очередь под влиянием гормона, выделяемого в кровь материнского организма внедрившимся в стенку матки зародышем и плацентой. Гормон желтого тела беременности вызывает прекращение овуляций и менструаций на все время беременности и в той или иной степени на весь период лактации (кормления грудью). В случае наступления беременности поверхностные слои слизистой оболочки матки не только не отпадают, как это имеет место при менструальном кровотечении, но, напротив, совершают дальнейшую сложную перестройку, благоприятствующую установлению тесной связи между зародышем и материнским организмом.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение у человека, как у всех высших позвоночных, внутреннее и происходит лишь в результате введения спермы в женские половые пути. Спермии обладают свойством двигаться против тока жидкости. Поэтому они устремляются из влагалища в матку и из нее — в яйцеводы, поскольку ток жидкости в женских половых путях имеет противоположное направление — от яйцеводов к матке и влагалищу. Сперматозоиды очень скоро теряют подвижность при попадании в кислую среду. Поэтому, например, во влагалищном секрете, имеющем кислую реакцию, они теряют двигательную активность уже через несколько часов (не более 12). В матке и яйцеводах с их щелочной средой спермии могут переживать и сохранять подвижность несколько дней (до 3—4), но способность к оплодотворению сохраняют не более двух дней. Широко распространенное мнение, будто сперматозоиды могут сохранять в матке и яйцеводах свою подвижность и способность к оплодотворению в течение многих дней и даже недель, ошибочно. Спермии, проникшие через воронку яйцевода в брюшную полость, погибают здесь в течение первых же суток. Из огромного количества сперматозоидов, вводимых во влагалище при половом акте, лишь незначительная часть проникает в матку, а оттуда в яйцеводы. Продвижение сперматозоидов

валяга лица до воронки яйцеводов задерживается в среднем 1,5—2 ч. Некоторое их количество попадает через воронки яйцеводов в брюшную полость, где они быстро погибают. Дольше всего сперматозоиды сохраняются в яйцеводах, где они до двух суток сохраняют способность к оплодотворению. Если в течение этого времени произойдет овуляция и яйцеклетка начнет продвижение по яйцеводу к матке, то по пути она «атакуется» сперматозоидами, окружающими ее со всех сторон. Сперматозоиды биением своих жгутиков заставляют яйцеклетку вращаться вокруг своей оси со скоростью до 4 вращений в минуту, причем такое вращение может длиться до 12 ч (Шеттлз, 1955).

В результате оплодотворения образуется одноклеточный зародыш — зигота, представляющая организм нового, дочернего поколения. По-видимому, в зиготе после оплодотворения происходит сложная перестройка, так как первое деление дробления (образование двухклеточного зародыша, стадия двух бластомеров) наступает лишь на вторые сутки после овуляции. В норме оплодотворение происходит в верхней или средней третях яйцевода (см. рис. 65, А), но может иметь место также в воронке или даже в брюшной полости. Как исключение описана и яичниковая беременность, по-видимому, явившаяся результатом оплодотворения яйцеклетки, не вышедшей из граафова пузырька.

Как справедливо отмечает А. П. Дыбан (1959), данные, относящиеся к животным, не могут быть безоговорочно перенесены на человека. Этиологическое¹ значение в пренатальной смертности человека перезревания половых клеток, вероятно, еще более значительно, чем у ряда животных. Последнее связано с особенностями функции размножения у человека, благодаря которым осеменение практически может иметь место на протяжении почти всего менструального цикла и, следовательно, более вероятным становится участие в оплодотворении перезрелых половых клеток. Юнг (Young, 1953) указывает, что ряд прямых наблюдений, проведенных в последние годы за рубежом при искусственном осеменении субфертильных² женщин, свидетельствует о прямой связи появления патологически измененных зародышей с фактором перезревания половых клеток (подробнее см. А. П. Дыбан, 1959).

У человека перезревание половых клеток может быть обусловлено в каждом отдельном случае тем, что сперматозоиды попали в женские половые пути либо слишком задолго до овуляции (перезревание спермиев), либо, напротив, слишком скоро после нее (перезревание яйцеклетки).

Чаще и легче всего зачатие происходит у женщин, по одним данным (Штекель), сразу же после менструации и вплоть до второй недели после ее начала, тогда как совокупления, произведенные в последнюю неделю менструального цикла, т. е. перед следующей менструацией, редко влекут за собой оплодотворение. По другим наблюдениям (Кнаус), женщина с правильным 28-дневным менструальным циклом легче всего может зачать во время с 11-го по 17-й день, считая с первого дня последней менструации; с 18-го же дня до наступления следующей менструации она является физиологически бесплодной. Этим обстоятельством Кнаус рекомендует пользоваться для борьбы с бесплодием и для предохранения от нежелательной беременности.

У человека в результате гаметогенеза образуются один род яйцеклеток (каждая имеет по X-хромосоме) и два рода сперматозоидов (при редукционном делении одна мужская гамета получает X-хромосому, другая — Y-хромосому). Оба рода спермиев образуются в равном количестве, поэтому с точки зрения статистической вероятности яйцеклетка имеет одинаковый шанс быть оплодотворенной либо спермием с X-, либо спермием с Y-хромосомой. Однако физиологические условия оплодотворения вносят поправку в эти результаты (100 : 106 в пользу мужского пола). Ряд гинекологов (например, К. К. Скробанский) предполагает, что, например, трудности, связанные с прохождением сперматозоидов через узкую, неподатливую фаллопиеву трубу первобеременных (особенно пожилых) или затрудненное осеменение перезрелых яйцеклеток, которые сперматозоид встречает перед самой менструацией, увеличивают шансы для оплодотворения «мужским», более легким и подвижным сперматозоидом. Зигель (Siegel) установил, что если зачатие наступило от полового сношения перед самой менструацией, то в большинстве случаев рождаются мальчики. Это в известной мере разъясняется экспериментами Гертвига: если икра лягушки оплодотворяется своевременно, то получаются в одинаковом количестве женские и мужские особи; при задерж-

¹ Этиология — учение о причинах.

² Т. е. с пониженной способностью к зачатию.

оплодотворения несенной икры развиваются преимущественно или даже почти исключительно головастки мужского пола.

У человека может иметь значение для преимущественного оплодотворения яйцеклеток сперматозоидами типа X или типа Y гормональный баланс женского организма, о чем, как известно, изменяется на протяжении менструального цикла (поступление гормонов в определенные фазы цикла фолликулина, прогестерона и т. д.), что требует тщательной экспериментальной проверки на лабораторных млекопитающих.

ВНУТРИУТРОБНОЕ РАЗВИТИЕ

(эмбриональный и плодный периоды)

Индивидуальное развитие человека делится на два качественно различных и резко разграниченных периода: внутриутробный и внеутробный. Границу между этими периодами составляют роды (отсюда и говорить также о пренатальном и постнатальном периодах). Внутриутробный период длится в среднем и чаще всего 280 дней, или девять месяцев, однако нередко с индивидуальными отклонениями или другую сторону.

В акушерской практике называют развивающийся организм в течение первых месяцев внутриутробной жизни зародышем (эмбрионом), с третьего по десятый месяц — плодом (foetus). Однако в эмбриологии такое деление мало распространено, и, например, крупнейший советский эмбриолог П. П. Иванов называет зародышем развивающийся организм на любой стадии его развития — от оплодотворения до появления на свет (или, у яйцекладущих организмов, до вылупления из яйцевых оболочек). Термин «плод» он, как и многие другие эмбриологи, применяет к зародышу, находящемуся вместе с его плодовыми оболочками (амнион, хорион и т. д.), опять-таки на протяжении всех стадий развития от оплодотворения до рождения. С другой стороны, Шмидт говорит о зародышевом и плодном периодах развития, но наряду с ними выделяет еще предплодный период (у человека 3-й и 4-й месяцы внутриутробного развития). Учитывая назначение настоящего очерка, здесь будут применяться термины «зародыш» и «плод» в том смысле, в каком эти понятия укоренились в акушерской практике¹.

ДРОБЛЕНИЕ. ВОЗНИКНОВЕНИЕ БЛАСТОЦИСТЫ

В 1944 г. впервые удалось наблюдать дробление яйцевых клеток (из оперативно удаленных яичников) *in vitro* на соответствующей среде (плазма крови), после оплодотворения их чужеродной спермой (Менкин и Рокк, 1948). Большинство зигот не стало делиться дальше первого деления дробления, лишь одна из них сошла еще одно деление, образовав три бластомера. В последнее время (Шеттлз, 1955) удалось добиться в условиях *in vitro* и более поздних стадий развития зародыша (например, 11-клеточной). У нас в стране же изучение ранних стадий дробления проведено Г. Н. Петровым (1958). На основании характера первых делений дробления и особенностей первых бластомеров можно утверждать, что по крайней мере первые стадии дробления протекают у человека так же, как у других плацентарных млекопитающих.

Вместе с тем необходимо с самого начала категорически отвергнуть давно бытовавшее в научной эмбриологии, но широко, к сожалению, используемое клиницистами акушерско-фельдшерского жаргона «яйцо» и «плодное яйцо» в смысле «яйца» с его оболочками. Термин «яйцо» законно употреблять в науке только в отношении к яйцеклетке с ее оболочками. Но так как, наряду с этим, эмбриологи обозначают зародыш и зиготу, и дробящийся зародыш («дробление яйца»), и раннее образование, как куриное яйцо с его третичными оболочками (секреторный яйцевод и маткой), то здесь этот термин вообще не будет употребляться. Вместо него будут использованы более точные названия — «яйцеклетка», «зародыш на стадии дробления», «бластоцистический пузырек (бластоциста)»

Дробление зародыша человека, как и у всех плацентарных млекопитающих, полное, асинхронное, с резкой неправильностью в чередовании борозд дробления и в последовательности увеличения числа бластомеров: за стадией двух бластомеров (рис. 68, А) следует не стадия четырех, как у ланцетника и амфибий, а трех бластомеров. Описаны зародыши на стадиях 5, 8, 11—12 бластомеров (см. рис. 68, Б, В). С первых же делений намечаются два рода бластомеров: одни несколько более крупные и темные, другие — несколько мельче и светлее. Мелкие светлые бластомеры обрастают одним слоем кучку более крупных и темных бластомеров, окружая их в конце концов со всех сторон.

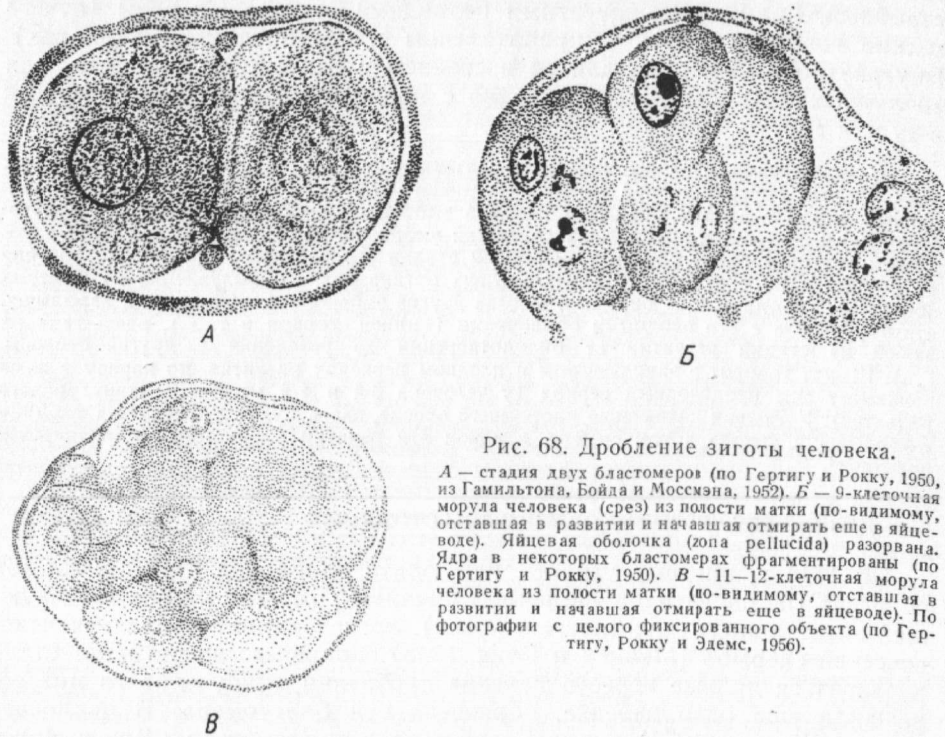


Рис. 68. Дробление зиготы человека.

А — стадия двух бластомеров (по Гертгигу и Рокку, 1950, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952). Б — 9-клеточная морула человека (срез) из полости матки (по-видимому, отставшая в развитии и начавшая отмирать еще в яйцевом). Яйцевая оболочка (zona pellucida) разорвана. Ядра в некоторых бластомерах фрагментированы (по Гертгигу и Рокку, 1950). В — 11—12-клеточная морула человека из полости матки (по-видимому, отставшая в развитии и начавшая отмирать еще в яйцевом). По фотографии с целого фиксированного объекта (по Гертгигу, Рокку и Эдемс, 1956).

Наружный слой более мелких и светлых бластомеров дает начало трофобласту — специфической, рано дифференцирующейся ткани, непосредственно соприкасающейся позднее с тканями слизистой оболочки матки. Внутренняя кучка более крупных и темных бластомеров получила наименование «эмбриобласта», т. е. в буквальном переводе «зачатка зародыша», поскольку она дает позднее начало всем клеткам самого зародыша, а также, впрочем, целому ряду «внезародышевых» частей (кроме трофобласта).

В таком виде (см. рис. 68, В) зародыш человека внешне ничем существенным не отличается от зародышей кролика и других млекопитающих на стадии морулы.

Уже в яйцевом в зародыше образуется полость, заполненная жидкостью, вследствие чего он принимает вид «бластоцисты» или «бласто-дермического пузырька» (рис. 69). Трофобласт в виде одного слоя клеток окружает полость, заполненную жидкостью (полость плодного пузыря), а на одном из полюсов такого шаровидного зародыша к трофо-

стку изнутри прилегает кучка клеток эмбриобласта — зародышевый ток. На этой стадии (пять-шесть дней внутриутробного развития) эмбрион человека также похож на зародыши многих других плацентарных млекопитающих на стадии бластоцисты.

Между тем, до недавнего времени предполагалось (и до сих пор фигурирует во многих учебниках и руководствах по эмбриологии, см., например, Бениг — Воениг,), будто у человека нет стадии бластоцисты с полостью. На основании описаний их зародышей, оказавшихся впоследствии патологически измененными (Тичер и Эс, Меллендорф и др.), считали, что пространство между трофобластом и эктодермальной кучкой клеток с самого начала заполняется внезародышевой мезодермой. К такому плотному (не полному) зародышу было применено название «стер-астула» (см., например, А. А. Заварзин, 1939).

Период дробления, завершающийся формированием бластоцисты и шествующий имплантации, подразделяется на две примерно рав-

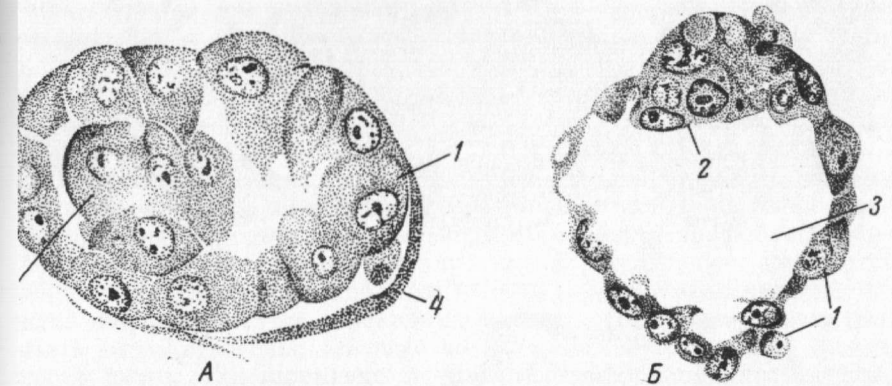


Рис. 69. Зародыши человека на стадии бластоцисты (по Гертгигу, Рокку, Эдемс и Муллиган, 1954).

А — нормальная 58-клеточная бластоциста человека (срез) из полости матки. 4 дня внутриутробного развития. Размеры (на фиксированном препарате) 101×73 мк. 1 — клетки трофобласта; 2 — клетки эмбриобласта; 3 — редуционное тельце; 4 — остатки zona pellucida. Б — нормальная 107-клеточная бластоциста человека (срез) из полости матки. 4½ дня внутриутробного развития. Размеры (на фиксированном препарате) 91×83 мк. 1 — трофобласт; 2 — эмбриобласт; 3 — полость плодного пузыря.

по продолжительности, но резко отличающиеся по темпам развития. В течение первых трех суток зародыш продвигается по яйцевому каналу вследствие тока жидкости, гонимой главным образом перистальтическими сокращениями мускулатуры яйцевода и отчасти мерцанием ресничек его эпителия. В течение этой фазы дробление протекает чрезвычайно медленно, в среднем по одному делению в сутки, и, таким образом, к концу этой фазы, попадая из яйцевода в матку, зародыш достигает всего лишь 8-клеточной стадии. В течение следующих трех суток (т. е. от момента попадания из яйцевода в матку и до начала имплантации, зародыш, находясь в свободном состоянии в жидкости, омывающей слизистую оболочку матки, успевает претерпеть значительно большее количество клеточных делений и достигает уже к середине их суток стадии 107 клеток, а к началу имплантации состоит из гораздо большего количества клеток.

ИМПЛАНТАЦИЯ. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ТРОФОБЛАСТА

Процесс имплантации (лат. implantatio — вращание, укоренение) заключается в прикреплении зародыша к внутренней поверхности стенки матки и его внедрении в ткани слизистой оболочки.

До недавнего времени предполагалось, что у человека имплантация происходит на 10-е сутки после овуляции и оплодотворения. Однако, судя по тому, что оба 7 $\frac{1}{2}$ -дневных зародыша, описанные Гертигом и Рокком, находятся в процессе далеко зашедшей имплантации (рис. 70, А), причем лишь незначительная часть стенки бластоцисты остается к этому моменту свободной, не погружившейся в слизистую оболочку

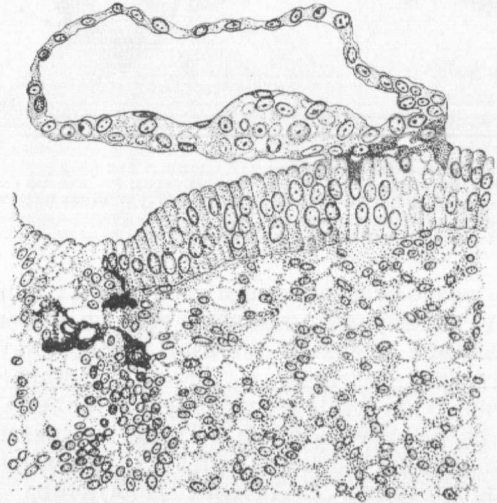
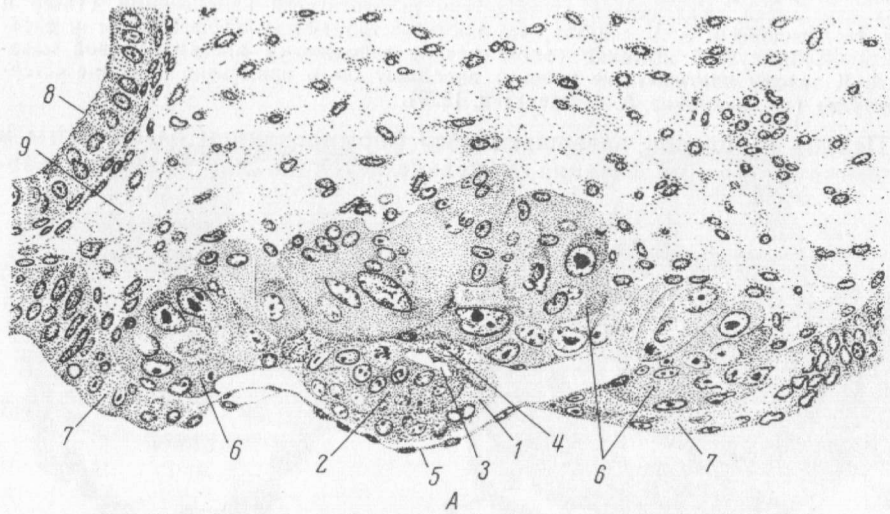


Рис. 70. Имплантация у человека и низших обезьян.

А — зародыш человека на стадии 7 $\frac{1}{2}$ суток внутриутробного развития (по Гертигу и Рокку, 1945). 1 — энтодерма; 2 — наружный слой зародышевого щитка (дно амниотического пузырька); 3 — полость амниона; 4 — эктодерма амниона; 5 — тонкий слой «абэмбрионального» трофобласта, еще не покрытый нарастающим маточным эпителием; 6 — разрастающаяся часть трофобласта, внедряющаяся в слизистую оболочку матки; 7 — регенерирующий эпителий матки; 8 — участок маточной крипты; 9 — соединительная ткань слизистой оболочки матки. Б — имплантирующаяся бластоциста макака (поверхностная имплантация) (из Гамильтона, Бойда и Моссмэна).

Б

матки, — следует думать, что имплантация начинается на 7-е сутки внутриутробной жизни. По всей вероятности, начальные стадии имплантации (у человека до сих пор не изученные) весьма сходны с тем, что довольно подробно прослежено у низших обезьян, у которых наблюдается поверхностная имплантация (см. рис. 70, Б). Трофобласт в том участке, который прилежит к слизистой оболочке матки, принимает плазмодиальное строение и образует выросты, разрушающие эпителий матки и быстро разрастающиеся и внедряющиеся в глубь слизистой оболочки. Выбатываемые трофобластом гистолитические ферменты обеспечивают разрушение не только эпителия и соединительной ткани,

и стенки сосудов. Гистiotрофный тип питания зародыша сменяется мотрофным.

Особенностью высших (человекообразных) обезьян и человека является то, что при этом довольно быстро вся бластоциста погружается в толщу слизистой оболочки матки (интерстициальная имплантация). ходе разрастания трофобласта бластоциста, по-видимому, отдает жидкости из своей полости наружу, полость ее уменьшается, в результате понижения тургора стенки бластоцисты спадаются, прогибаются. Эти изменения облегчают погружение бластоцисты в ткани слизистой оболочки; имплантационное отверстие имеет намного меньший диаметр, чем первоначальный поперечник бластоцисты. После проникновения бластоцисты в слизистую оболочку полость ее снова заполняется жидкостью и увеличивается в объеме, и бластоциста опять погружается больше чем наполовину, а за 40 ч — целиком. Дефект слизистой оболочки и имплантационный кратер заполняются массой фибрина с примесью свернувшейся крови и частиц материнских тканей, в которую врастают элементы трофобласта. Полное заживление дефекта исчет регенеративных процессов в эпителии и соединительной ткани занимает около 5 суток.

По-видимому, решающим условием, от которого зависит начало имплантации, является не столько готовность слизистой оболочки матки восприятию зародыша, сколько степень зрелости трофобласта самой бластоцисты и его ферментативных систем. Неактивные ферменты трофобласта достаточно зрелой бластоцисты при соприкосновении со слизистой оболочкой матки переходят в активное состояние и начинают вызывать гистолитическое действие на материнские эпителий и соединительную ткань. Одновременно первичный трофобласт бластоцисты, являющийся до этого целиком клеточную структуру, в местах соприкосновения с тканями слизистой оболочки начинает образовывать плазмодиальные (симпластические) участки, которые быстро увеличиваются в объеме за счет всасываемых питательных веществ. Трофобласт еще погружившихся частей бластоцисты остается тонким и сохраняет клеточную структуру, пока не дойдет очередь и до него. Ядра образующейся плазмодиотрофобласта быстро размножаются амитотически. После погружения бластоцисты в слизистую оболочку все новые участки трофобласта дают начало плазмодиальным массам, и в конце концов большинство клеток первичного цитотрофобласта расходуется на образование плазмодиотрофобласта. Этот рано образующийся плазмодиотрофобласт обладает резко выраженными гистолитическими и инвазивными свойствами и получил название инвазивного плазмодия.

Сохранившиеся отдельные клетки первичного цитотрофобласта несколько позже начинают мощным цитотрофобластическим разрастанием, но, кроме того, непрерывно продуцируют новые поколения симпластических масс. Вслед за инвазивным плазмодием образуется другая генерация плазмодиотрофобласта, которую некоторые исследователи (например, К. Мазанец, 1959) характеризуют как «индифферентную» и которую речь идет о специфической, необратимо дифференцированной ткани — трофобласте. За счет периферических частей этого плазмодиотрофобласта, непрерывно образующихся при интенсивном амитотическом размножении ядер, формируется имплантационный плазмодий, непосредственно соприкасающийся с тканями слизистой оболочки и разрушающий их. В нем постепенно возникает система связанных друг с другом лакун, заполняющихся материнской кровью в результате разрушения этих лакун, дифференцируется щеточная каемка, которая, по мнению некоторых (например, К. Мазанца), «функционально вполне заменяет эндотелиальный эпителий».

желточный. Прилегающие друг к другу части стенок амниотического и желточного пузырьков образуют вместе зародышевый щиток — материал, из которого в дальнейшем формируется собственно тело зародыша. При этом утолщенное дно амниотического пузырька (рис. 73, 74) представляет собой наружный слой зародышевого щитка, включающий в себя клеточный материал всех будущих зачатков зародыша, кроме энтодермы. Прилегающая ко дну амниотического пузырька

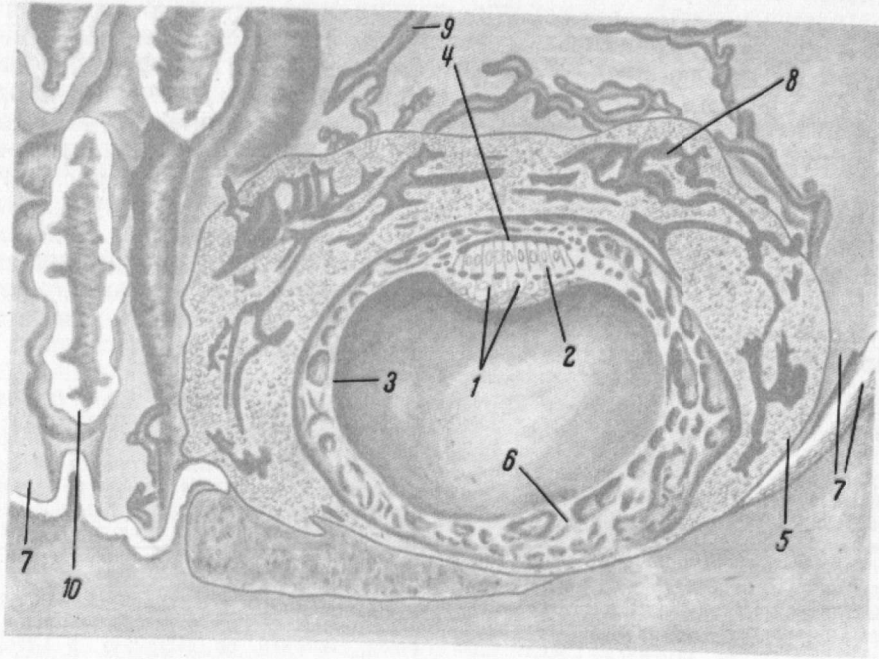


Рис. 71. Схематический разрез 12-дневного зародыша человека (по Гертигу и Рокку, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952).

1 — энтодерма; 2 — наружный слой зародышевого щитка; 3 — экзопеломическая мембрана; 4 — амнион; 5 — трофобласт; 6 — внезародышевая мезодерма с лакунами; 7 — эндометрий; 8 — лакуны с материнской кровью; 9 — сосуды слизистой оболочки матки; 10 — железы матки.

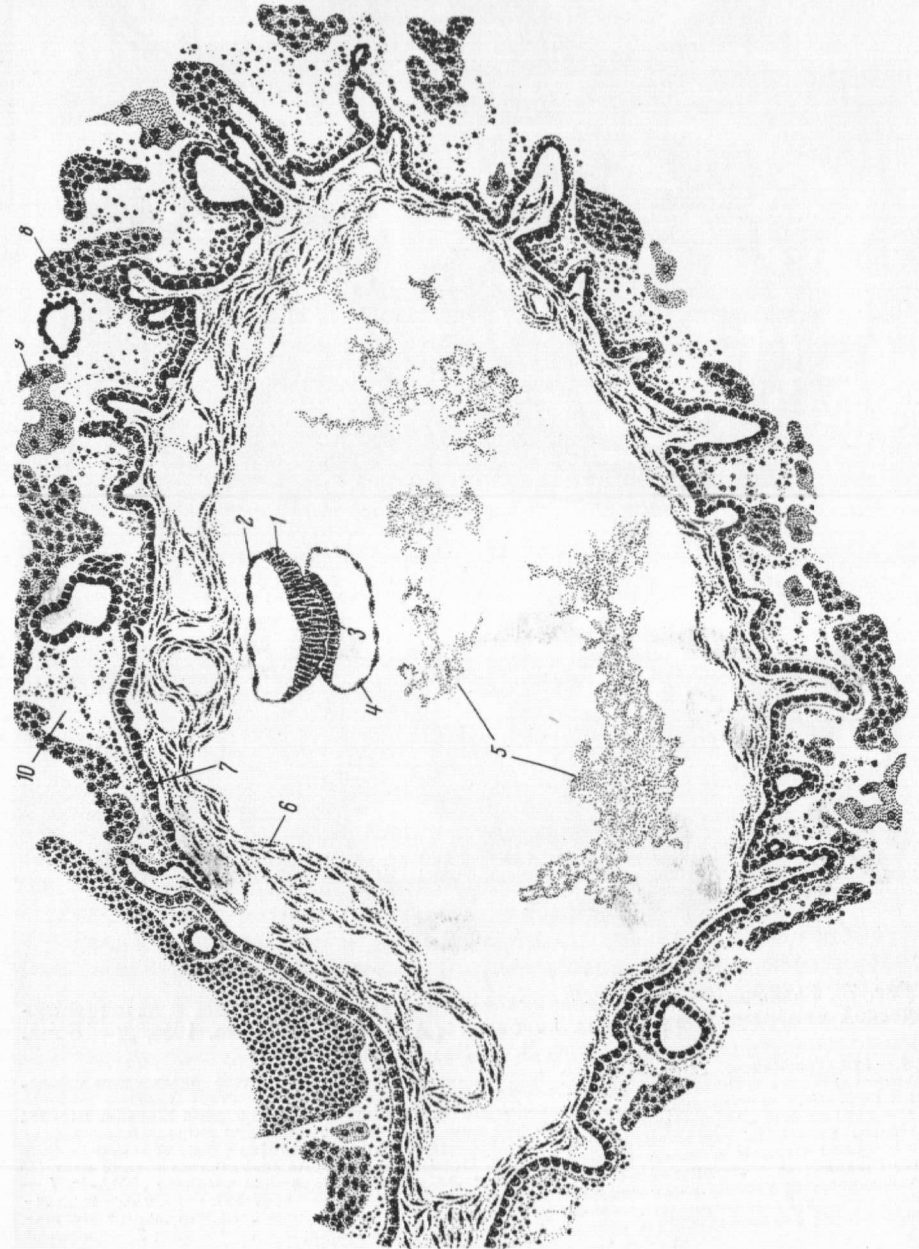
крыша желточного пузырька представляет собой зародышевую, или кишечную, энтодерму. Остальные части обоих пузырьков — внезародышевые, а именно: боковые части и крыша амниотического пузырька представляют собой эктодерму амниона, а боковые части и дно желточного пузырька являются желточной энтодермой¹.

Внезародышевая мезодерма образует несколько уплотненные, т. е. с более густым расположением клеток, слои непосредственно под трофобластом (см. рис. 72) и вокруг каждого из двух пузырьков —

¹ По данным недавних исследований американских авторов (Гертиг, Рокк, Эдемс, Муллиган, 1954), у 7¹/₂—8-дневных зародышей эктодерма амниона возникает из «амниогенных клеток», высеяющихся будто бы из трофобласта. По этим данным, вначале зародышевый щиток сверху не покрыт амнионом, а следовательно, амниотический пузырек лишен крыши и представляет не пузырек, а слегка вогнутую пластинку. Если эта трактовка подтвердится, то и сам термин «амниотический пузырек» станет излишним, поскольку будет доказано, что эктодерма амниона и верхний слой зародышевого щитка возникают из разных источников и соединяются друг с другом вторично, а не происходят из единого образования («пузырька»).

«ВМА-1» (ориг. рис. 3, Д. Земцовой).

1 — дно амниотического пузырька (наружный слой зародышевого щитка); 2 — амнион; 3 — крыша желточного пузырька (кишечная энтодерма); 4 — желточная энтодерма; 5 — спутки жидкости в полости плодного пузыря; 6 — соединительнотканый слой хорвона; 7, 8 — цитотрофобласт; 9 — плазмодитрофобласт; 10 — лакуны с материнской кровью.



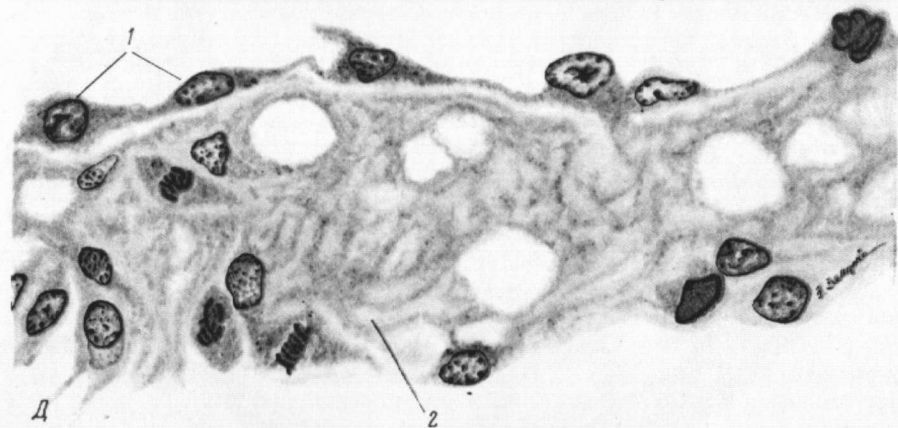
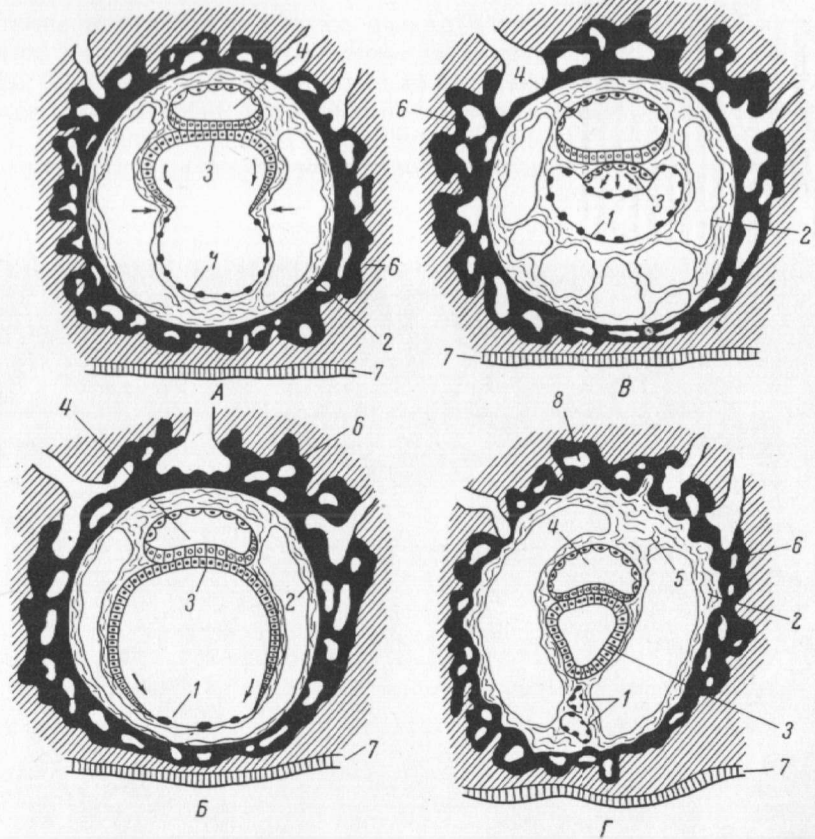


Рис. 73. Различные теории возникновения желточного мешка и экзоцеломической мембраны у зародыша человека (А—Г—из Штарка, 1956; Д—ориг. рис. З. Д. Земцовой).

А — отшнуровывание «дефинитивного» желточного мешка от первичного желточного мешка, теория Гертга и Рокка; Б — «дефинитивный» желточный мешок обрывает изнутри полость в мезенхиме, представляющую собой первичный желточный мешок, — теория Жерара, Штыве; В — образование «дефинитивного» желточного мешка путем сворачивания энтодермальной пластинки, теория Штрауса, Штарка; Г — 15-дневный зародыш человека с уже образованным желточным мешком и амниотической ножкой. Остатки экзоцеломы сохранились в виде цист (1) (из Штарка); Д — «экзоцеломическая мембрана» 14-дневного зародыша человека «ВМА-1». 1 — сохранившиеся участки экзоцеломической мембраны (по Жерару — эпителии первичного желточного мешка); 2 — соединительнотканый слой хориона; 3 — энтодерма «дефинитивного» желточного мешка; 4 — амниотическая полость; 5 — амниотическая ножка; 6 — трофобласт; 7 — эпителий матки.

тического и желточного. Кроме того, от одного из пунктов амниото и желточного пузырьков по направлению к трофобласту тянется женный, более толстый, чем остальные ее перекладины, тяж клеток одышевой мезодермы (см. рис. 77, 3; 78, 4). Место отхождения тяжа от стенок обоих пузырьков обозначает будущий задний кола зародыша. Этот уплотненный тяж клеток внезародышевой мемы получил название амниотической ножки. Он представляющей не что иное, как мезодерму аллантоиса, которая, таким обра-



74. Участок разреза через амниотический пузырек 14-дневного зародыша человека «ВМА-1» (ориг. рис. З. Д. Земцовой). 1 — наружный слой зародышевого щитка; 2 — эктодерма амниона; 3 — мезодермальный слой амниона; 4 — полость амниона.

казывается у зародыша человека сформированной раньше, чем утается эпителиальный зачаток аллантоиса, и представляет собой я заранее подготовленный путь (или ложе), по которому позднее : сосуды зародыша, подрастая к трофобласту. Таким образом, на описанной стадии (9—14 суток внутриутробного развития) человеческий плод образован главным образом мощными внезародышевыми частями (трофобласт, внезародышевая мима, амнион, желточный мешок, амниотическая ножка), и лишь кная часть его (дно амниотического и крыша желточного пузырька) представляет собой материал, из которого позднее сформируется : амного зародыша¹. Иначе говоря, еще до начала формирования) тела зародыша развиваются прежде всего вспомогательные

Гермин «внезародышевые части» весьма условен, так как хорион, амнион и т. д. утается разрастанием частей самого зародыша, а не материнского организма. Поэтому, речь идет о провизорных зародышевых органах.

«внезародышевые» части, создающие необходимые условия для развития зародыша как такового. Трофобласт (рис. 75, 76) обеспечивает питание зародыша, внезародышевая мезенхима и жидкость полости плодного пузыря, участвуя в процессах обмена, создают жидкую среду и механическую защиту. В общих чертах все названные особенности

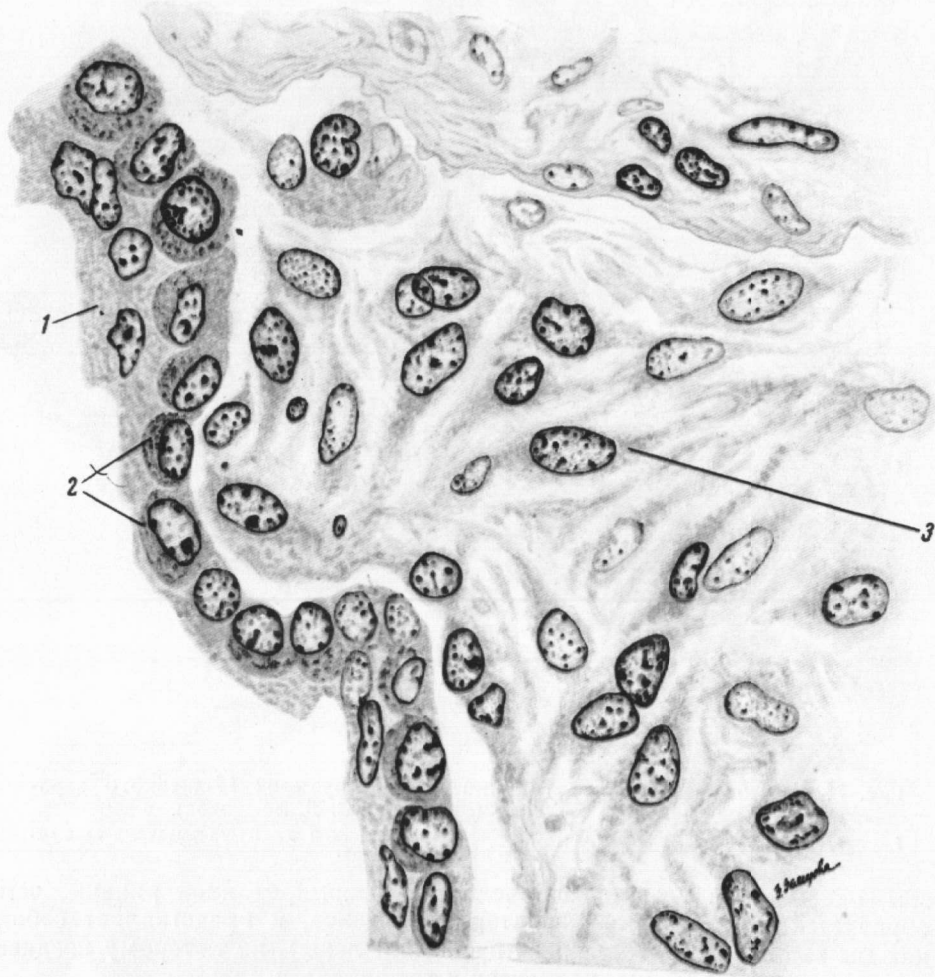


Рис. 75. Участок разреза через стенку плодного пузыря (хориальную пластинку) 14-дневного зародыша человека „ВМА-1“ (ориг. рис. З. Д. Земцовой).
1 — плазмодиотрофобласт; 2 — цитотрофобласт; 3 — соединительнотканый слой хориона.

ранних стадий развития выработались в процессе эволюции уже у низших приматов, однако чрезвычайно раннее и мощное развитие трофобласта и внезародышевой мезодермы характерно только для высших человекообразных обезьян и человека. У зародышей человека внезародышевая мезодерма обособляется раньше и развивается сильнее, чем даже у наиболее близких к человеку человекообразных обезьян (шимпанзе). Она рано (к концу второй недели) дифференцируется в соеди-

тельную ткань хориона и экзоцеломический эпителий, выстилающий эсту плодного пузыря. Соединительная ткань хориона имеет разнородный клеточный состав и межклеточное вещество, богатое мукополисахаридами и содержащее преколлагенные волокна.

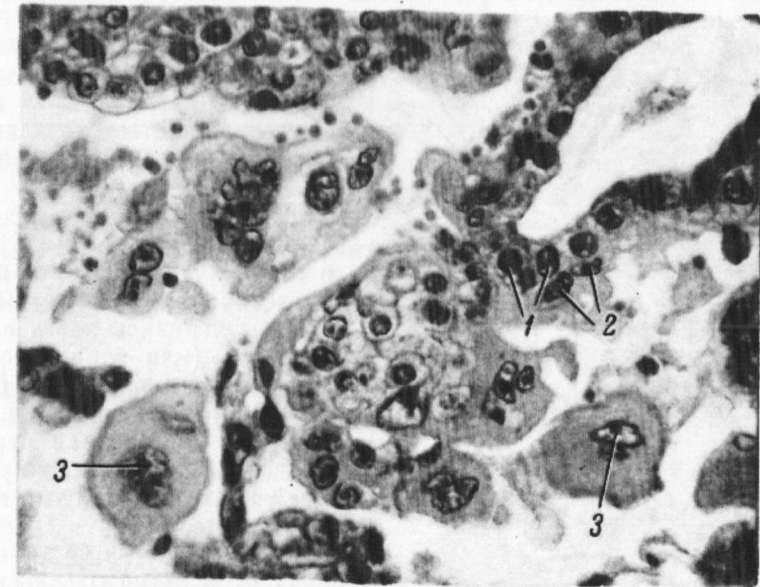


Рис. 76. Трофобласт 14-дневного зародыша человека „ВМА-1“ (ориг. микрофото).
1 — цитотрофобласт; 2 — плазмодиотрофобласт; 3 — гигантские клетки трофобласта.

ВТОРАЯ ФАЗА ГАСТРУЛЯЦИИ. ПЕРВИЧНАЯ ПОЛОСКА, ПЕРВИЧНЫЙ УЗЕЛОК И ХОРДАЛЬНЫЙ ОТРОСТОК

На 15-е сутки внутриутробного развития начинается вторая фаза гаструляции, которая протекает так же, как у птиц и плацентарных млекопитающих. Происходит перемещение клеток наружного зародышевого щитка в направлении к будущему заднему краю, в результате чего формируется первичная полоска. Она представляет собой утолщение зародышевого щитка, имеющее продолговатую форму и вытянутое по медиальной линии от заднего края щитка в направлении кпереди. На переднем конце первичной полоски формируется небольшое утолщение (возвышение) зародышевого щитка — первичный (или гензеновский) узелок. По медиальной линии первичной полоски слегка продавливаются — образуется первичная бороздка. На вершине первичного узелка возникает впячивание — первичная ямка, которая делается глубже и, наконец, прорывает толщину обоих слоев зародышевого диска. Таким образом возникает сообщение между полостями амниотического и желточного пузырьков. Как показывает дальнейший ход развития, это сообщение, имеющее вид короткого и узкого канала, пронизывающего первичный узелок, соответствует нервно-кишечному каналу, открытому А. О. Ковалевским у амниотика и низших позвоночных.

Расположение презумптивных зачатков, т. е. исходного, еще не дифференцированного клеточного материала будущих основных зачатков зародыша, у зародышей человека на этой стадии, по-видимому, примерно такое же, как в бластодиске птиц и плацентарных млекопитающих. Кпереди от первичного узелка располагается материал будущей хорды (хордальная пластинка), а еще далее спереди ее окружает в форме широкого серпа материал будущей нервной системы (нервная пластинка). Первичная полоска представляет собой материал будущей мезодермы.

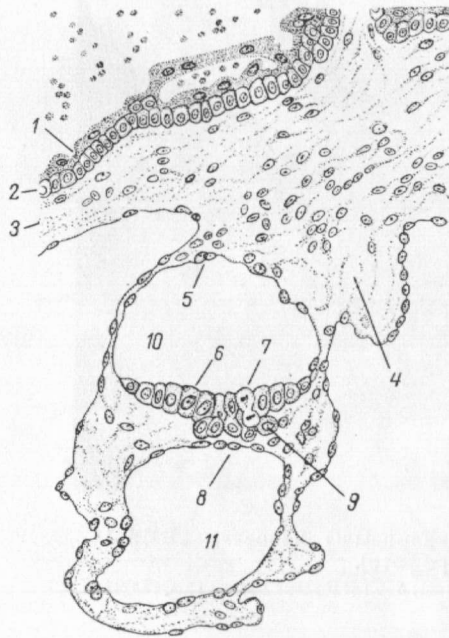


Рис. 77. Поперечный разрез 15-дневного зародыша человека на уровне первичной полоски (по Брюэру, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952)

1 — плазмодиотрофобласт; 2 — цитотрофобласт; 3 — соединительная ткань хориона; 4 — амниотическая ножка; 5 — эктодерма амниона; 6 — наружный слой зародышевого щитка; 7 — митотически делящаяся клетка; 8 — энтодерма; 9 — мезодерма первичной полоски; 10 — амниотическая полость; 11 — полость желточного мешка.

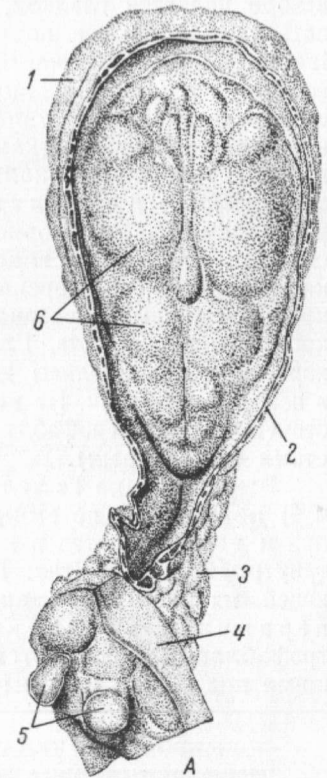
требующим большого количества материала на его образование. Весь зародышевый щиток приобретает характерную, при взгляде сверху — грушевидную форму (см. рис. 78, А), передняя часть его сильно расширена, задняя — сужена. К этому времени изменяется форма как амниотического, так и желточного пузырьков: из округлых они становятся продолговато-овальными и несколько сжатыми с боков, особенно кзади.

Трофобласт с его первичными ворсинками и подстилающий его слой уплотненной внезародышевой мезенхимы вместе взятые образуют хорион (или ворсинчатую оболочку).

Эктодерма боковых стенок и крыши амниотического пузырька и прилегающий к ней слой внезародышевой мезенхимы вместе взятые образуют амнион. Энтодерма желточного пузырька и прилегающий к ней слой внезародышевой мезенхимы вместе взятые образуют жел-

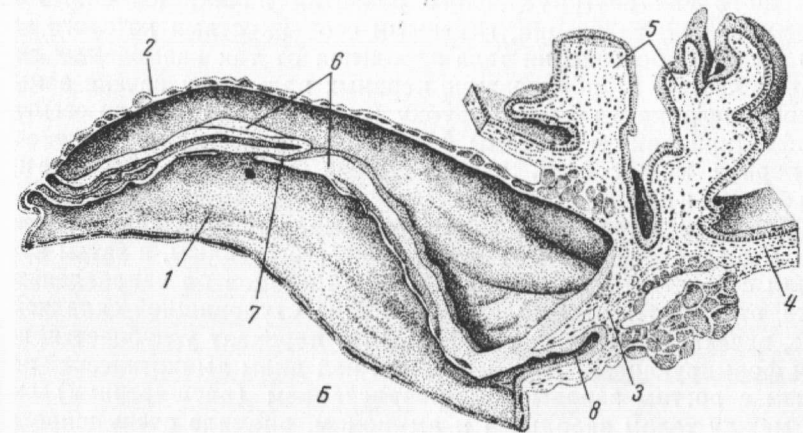
Вследствие перемещения клеточных комплексов передний край первичного узелка, соответствующий дорсальной губе бластопора, надвигается на первичную полоску, причем хордальная пластинка подворачивается через этот край и погружается в промежуток между наружным и внутренним слоями зародышевого щитка, вытягиваясь здесь в форме «головного» (или хордального) отростка (см. рис. 46, 8 и 78, Б). При этом материал первичной полоски, погружаясь через края первичной бороздки, уходит также в промежуток между обоими слоями зародышевого щитка, образуя средний зародышевый слой, или мезодерму (рис. 77, 9). Клетки мезодермы смещаются вперед и в стороны, располагаясь по бокам (справа и слева) от хордального отростка. Таким образом, формируется характерный для хордовых осевой комплекс зачатков, поскольку на место, занятое раньше хордальной пластинкой, приходит материал вытягивающейся в длину нервной пластинки, а хордальный тяж сказывается подстилающим нервную пластинку. Нервная пластинка на переднем конце остается сильно расширенной, что у человека стоит в связи с особо сильным развитием головного мозга,

ый мешок. Желточный мешок у человека, как и у других плацентарных млекопитающих, не содержит желтка, а заполнен лишь соевой белки и соли жидкостью. Не играя существенной роли в питании зародыша, он, одохраняет свою роль первого кроного органа зародыша: именно в химном слое желточного мешка кают первые кровяные островки ис. 80, 11), дающие начало первым клеткам и первым сосудам заа. Наиболее поверхностный слой внезародышевой мезенхимы (или, внезародышевой мезодермы) чного мешка несколько позже приет характер мерцательного эпитесоответствует висцеральному листомической мезодермы.



ЛАНТОИС, ХОРИОН, ПУПОЧНЫЙ УГ КРОВООБРАЩЕНИЯ

заднего конца крыши желточного вырастает в амниотическую ножку роватый эпителиальный вырост ообразной формы — зачаток эпитеюй выстилки аллантаоиса (см. рис. 8 и рис. 80, А, 8). В развитии чеи высших обезьян аллантаоис неущественной роли и остается неитым. По-видимому, его функция



18-дневный зародыш человека (модели по Хьюзеру, 1932, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952).

поверхности (хорион и крыша амниона удалены); Б — вид в медиальном сагитальном разрезе (верхняя часть хориона удалена, нижняя часть желточного мешка обрезана). 1 — желточный мешок; 2 — амниотическая ножка; 3 — амниотическая ножка; 4 — амниотическая ножка; 5 — амниотическая ножка; 6 — зародышевый щиток; 7 — нервно-кишечный канал; 8 — аллантаоис.

сводится здесь к проведению позднее возникающих пупочных (плацентарных) сосудов, вырастающих из зародыша, по направлению к амниотической ножке.

Та часть хориона, которая обращена в сторону полости матки, вскоре делается гладкой, так как ворсинки здесь перестают образовываться, а прежние постепенно исчезают (гладкий хорион — *chorion laeve*). Наоборот, в части хориона, обращенной в глубь стенки матки, ворсинки усиленно развиваются, делаются все более многочисленными и разветвленными (ветвистый хорион — *chorion frondosum*) и все сложнее переплетаются с тканями матки, принимая вместе с ними участие в формировании специального органа связи зародыша с материнским организмом — плаценты. Соответственно в плаценте различают зародышевую часть (хорион с его ворсинками) и материнскую часть, состоящую из сильно видоизмененного участка слизистой оболочки матки, пронизанного ворсинками хориона и содержащего заполненные кровью лакуны, образовавшиеся в результате частичного разрушения кровеносных сосудов. Гладкий хорион представляет главным образом нормальным эпителием или цитотрофобластом, симпластический слой в нем редуцирован. На ворсинках же, напротив, мощно развит симпластический слой трофобласта, а клеточный слой представлен лишь местами (островками).

Вырастающие из тела зародыша пупочные сосуды (см. рис. 81, 2 и 3) подрастают по амниотической ножке к мезенхимному слою хориона и разветвляются в нем. Это происходит в начале 3-й недели внутриутробного развития. Их тончайшие веточки вместе с сопровождающей их мезенхимой врастают в ворсинки хориона. Таким образом, первичные ворсинки хориона (представляющие простые выросты трофобласта) заменяются вторичными ворсинками, содержащими под поверхностным слоем трофобласта мезенхиму и сосуды.

ФОРМИРОВАНИЕ ТЕЛА ЗАРОДЫША, ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЗАЧАТКОВ, СЕКМЕНТАЦИЯ МЕЗОДЕРМЫ

С 20-го дня внутриутробного развития начинается новый период в формировании зародыша, главными особенностями которого являются: 1) начало обособления тела зародыша от так называемых внезародышевых частей; 2) образование нервных валиков и начало замыкания нервного желобка в нервную трубку (рис. 79) и 3) начало сегментации и дифференцировки мезодермы. На основании последнего признака данный период может быть назван также сомитным, или периодом сегментации.

Обособление тела зародыша от внезародышевых частей начинается с того, что зародышевый щиток становится выпуклым, а затем края его, начиная с переднего, а затем и с заднего концов по направлению к середине, отделяются от эктодермы амниона «туловищной складкой» или, точнее, перехватом (рис. 80, Б и В). Этот перехват углубляется, приподнимая формирующееся тело зародыша над дном амниотической полости. В связи с ростом зародыша и разрастанием (расширением) амниона связь между телом зародыша и амнионом, вначале очень широкая, делается все уже, принимая форму стебелька, на котором как бы сидит зародыш (рис. 81—83). В соответствии с изменением формы тела зародыша (из распластанного в виде зародышевого щитка он становится объемным) энтодермальная крыша желточного мешка (кишечная энтодерма) втягивается в тело зародыша и образует зачаток кишки. Этот

наток кишки вначале слепо замкнут с переднего и заднего концов, е. лишен ротового и заднепроходного отверстий. (Последние прорываются значительно позднее). В средней части зародыша кишка остается в широком сообщении с желточным мешком и только в передней и задней частях замкнута в трубку (см. рис. 80). Отверстие, ведущее в переднюю кишку, называется передними (или ювными) кишечными вратами (см. рис. 80, Б), в днюю кишку ведут задние (или хвостовые) кишечные рота. Вследствие замыкания крыши желточного мешка в кишечную трубку (находя с переднего и заднего концов), аллантоис оказывается теперь отходящим от дной кишки в виде ее слепо выроста (см. рис. 80, 8).

Одновременно с обособлением тела зародыша от внезародышевых частей начинается и образование нервных валиков: края нервной пластинки утолщаются и приподнимаются над осевой эктодермой (см. рис. 79, Б), после чего начинается замыкание образовавшегося таким образом нервного желобка в нервную трубку. Это замыкание начинается в будущей шейной области зародыша и постепенно продолжается в заднем направлении. Замыкание передней (головной) части нервной пластинки в трубку задерживается, так как в этой области нервная пластинка сильно расширена. Это, как было сказано, стоит в связи с большим количеством исходного материала, необходимого для дальнейшего формирования зачатка головного мозга, лебующего значительного времени для своей дифференцировки. Замыкание этой головной области нервной пластинки происходит также постепенно, но в направлении задне-спереди. По мере замыкания нервной пластинки за счет мате-

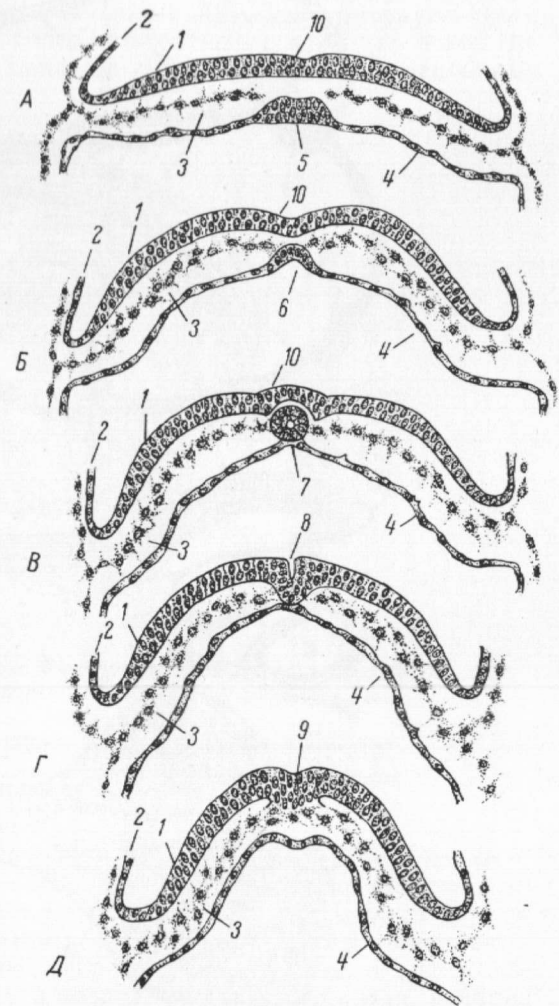


Рис. 79. 18-дневный зародыш человека, поперечные разрезы на пяти различных уровнях (А — на уровне прехордальной пластинки, Б — несколько каудальнее, В — на уровне головного отростка, Г — на уровне гензеновского узелка, Д — на уровне первичной полоски) (по Хьюзеру 1932, из Гамильтона, Бойда и Моссмэна, 1952)
1 — зародышевая эктодерма; 2 — эктодерма амниона; 3 — мезодерма; 4 — энтодерма; 5 — прехордальная пластинка; 6, 7 — хордальный («головной») отросток; 8 — гензеновский узелок с первичной ямкой; 9 — первичная полоска; 10 — нервная пластинка.

риала утолщенных, срастающихся друг с другом нервных валиков формируется ганглиозная пластинка, которая оказывается зажатой между

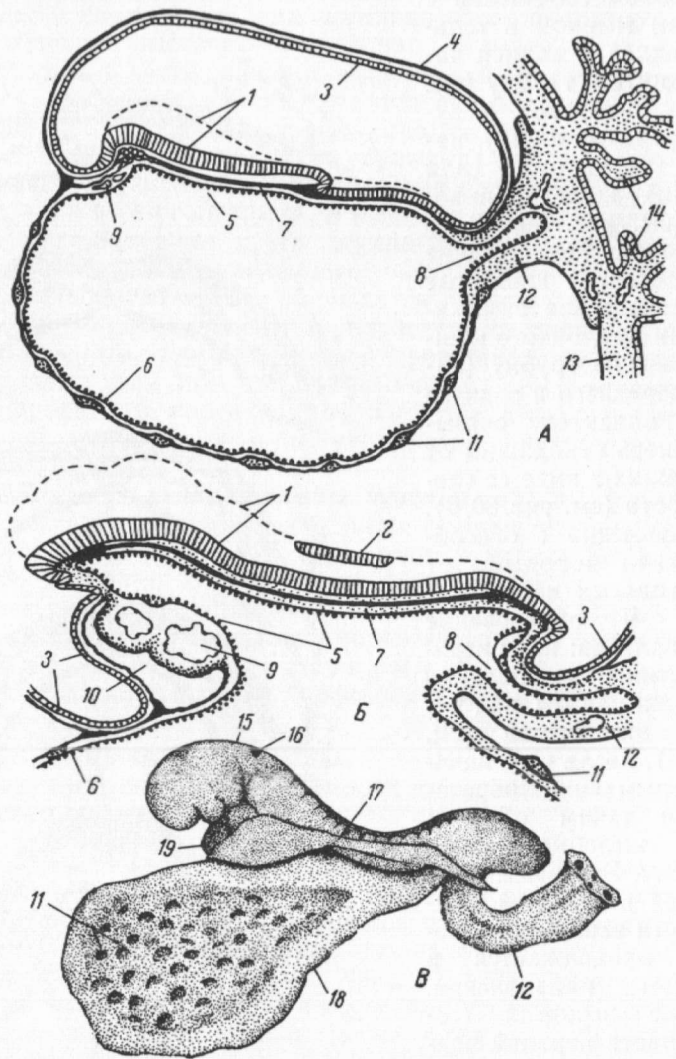


Рис. 80. Зародыши человека в начальной стадии обособления тела зародыша от внезародышевых частей.

А — схема сагиттального разреза трехнедельного зародыша (в период образования первых сомитов); Б — схема сагиттального разреза 22—23-дневного зародыша (7 пар сомитов); В — 25-дневный зародыш (17—18 пар сомитов), вид сбоку (хорион и амнион удалены). 1 — кожная эктодерма; 2 — замыкающиеся нервные валики; 3 — эктодерма амниона; 4 — мезодерма амниона; 5 — кишечная энтодерма; 6 — желточная энтодерма; 7 — хорд; 8 — аллантоис; 9 — эндотелиальные зачатки сердца; 10 — перикардальная полость; 11 — кровяные островки; 12 — амниотическая ножка; 13 — хордальная пластинка; 14 — ворсинки хориона; 15 — мандибулярная жаберная дуга; 16 — слуховая ямка; 17 — обрезанный амнион; 18 — желточный мешок; 19 — сердечный выступ.

замкнувшейся нервной трубкой и срастающейся над нею кожной эктодермой. Ганглиозная пластинка сегментируется и дает начало метамерно расположенным зачаткам спинальных ганглиев. Отдельные группы

ок, позднее выселяющиеся из ганглиозной пластинки в различные гки тела зародыша, дают начало вегетативным ганглиям, хромафной ткани надпочечников, хроматофорам и т. д. Мезодерма, которая в результате второй фазы гаструляции оказывается по бокам от хордального отростка в виде двух крыльев, рostrающихся к периферии, начиная с 20-го дня внутриутробного ития дифференцируется на более компактные и лежащие более мьенно (т. е. непосредственно прилегая справа и слева к хордальному

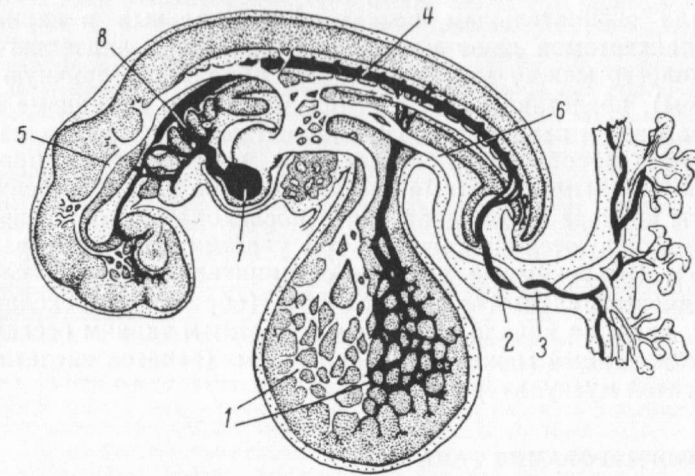


Рис. 81. Полусхематическое изображение основных частей сосудистой системы месячного зародыша человека (из Паттена).

1 — желточное сосудистое сплетение; 2 — пупочная артерия в амниотической ножке; 3 — пупочная вена; 4 — дорсальная аорта; 5 — передняя и 6 — задняя кардинальные вены; 7 — сердце; 8 — третья артериальная жаберная дуга.

остку) сомиты и на более рыхлые периферические участки — анхнотомы (или «боковые пластинки»). Материал сомитов сегментируется, т. е. подразделяется на метамерно расположенные друг за другом участки (спинные сегменты), материал же спланхнотомов остаётся несегментированным. Сегментация, или метамеризация, материала сомитов происходит постепенно, в направлении спереди назад, начиная с первой пары. Первая по времени возникновения (3-я, считая с головного конца тела) пара сомитов появляется, как сказано, на 20-й день развития зародыша. В среднем в сутки прибавляется по 2—3 сомита. К 30-му дню внутриутробного развития (у зародыша 6,5 мм длиной) насчитывается 30 пар сомитов, а у 5-недельного зародыша их становится 43 пары. Вторая, а затем и первая пара сомитов образуются с запозданием, и в дальнейшем их материал идет только на образование мускулатуры (главным образом наружных глазных мышц). Эти две пары мезодермальных сегментов являются, по П. П. Иванову, ларвальными, и соответствуют сегментам личинки древней предковой формы хордовых животных. Спланхнотомы расслаиваются на два листка, приобретающие эпителиоподобную структуру: висцеральный листок, прилегающий к энтодерме, и париетальный листок, прилегающий к кожной эктодерме. В наиболее периферических участках тела эти листки сплан-

мозжечку и варолиеву мосту, пятый — продолговатому мозгу. Второй мозговой пузырь дает начало двум боковым выростам — правому и левому глазным пузырям, которые появляются уже на XI стадии, т. е. до отделения второго мозгового пузыря от первого. Прогибаясь на своих расширенных латеральных концах, глазные пузыри превращаются в глазные бокалы. Прилегающие к каждому из глазных бокалов участки эктодермы, утолщаясь, образуют хрусталиковые плакоды¹. Впячиваясь и отшнуровываясь от кожной эктодермы (XIV стадия), эти плакоды дают начало зачаткам хрусталиков, а срастающаяся над ними кожная эктодерма, становясь более прозрачной, образует эпителий роговицы глаза. Из внутреннего листка бокала позднее в результате сложной дифференцировки образуется сетчатка с ее светочувствительными клетками. Наружный листок глазного бокала становится пигментным эпителием сетчатки. Разрастание мозговых пузырей (вначале главным образом среднего и заднего, позднее переднего) приводит к увеличению объема головы, которая на определенном этапе развития (к началу третьего месяца) становится не меньше всего остального тела, и к появлению характерных изгибов — теменного (в области среднего мозга) и затылочного (в месте перехода головного мозга в спинной), которые позднее, при дальнейшем формировании всего тела и особенно головы, исчезают. По бокам головы у 3-недельных зародышей в области зачатка промежуточного мозга в эктодерме возникают парные впячивания (по одному с каждой стороны) — слуховые (точнее, лабиринтные) плакоды. Отшнуровываясь от эктодермы (XII стадия), эта пара впячиваний дает начало слуховым пузырькам — зачаткам перепончатого лабиринта внутреннего уха. По бокам задней части головы и шеи зародыша, также в виде парных впячиваний эктодермы, возникают последовательно одна за другой четыре пары жаберных щелей (начиная с первой). Навстречу им образуются в соответственном количестве парные выпячивания передней кишки — жаберные карманы. Первая пара жаберных щелей дает начало наружному уху, их наружные отверстия становятся наружными слуховыми отверстиями, позже вокруг них, в виде кожных складок с врастающими в них мышцами, начинают формироваться слуховые раковины. Остальные жаберные щели закрываются складкой, нарастающей на них от переднего края первой пары жаберных щелей. Первая пара жаберных карманов образует зачатки среднего уха. За счет эпителия остальных пар жаберных карманов формируются тимус и эндокринные органы — околотитовидные железы. Прорыва жаберных щелей в жаберные карманы у зародыша человека, в отличие от зародышей низших позвоночных и птиц, не происходит.

Уже у трехнедельного зародыша на вентральной стороне головы эктодерма утолщается и образует неглубокое впячивание — ротовую бухту (ротовую пластинку). К концу четвертой недели развития это эктодермальное ротовое впячивание, соприкасающееся со слепо замкнутым концом передней кишки, прорывается в нее, и таким образом кишка впервые получает сообщение с внешней средой через образовавшееся ротовое отверстие. Еще до прорыва над ротовой ямкой нависают пять выступов, образуемых передним концом головы и являющихся зачатками лицевых частей: сверху — непарный лобный выступ, а с боков — парные верхнечелюстные и нижнечелюстные выступы. На пятой

¹ Плакодами называются возникающие обособленно от основной массы нейрального зачатка (нервной трубки, ганглиозной пластинки) участки нейроэктодермы, дающие начало, как и остальной нейральной зачатке, нейронам и элементам нейроглии. Некоторые исследователи относят тканевые элементы хрусталика к глиоэпендимному тканевому типу (Я. А. Винников).

и шестой неделе вследствие усложнения формы лобного выступа в нем возникают обонятельные ямки, имеющие вначале скорее вид краевых вырезок лобного выступа. Образуются и глазные впадины, вначале вязанные с обонятельными ямками носоглазничной бороздкой. За счет нее впоследствии формируется слезный канал, обеспечивающий отток слезной жидкости в носоглотку через носовую полость. Медиальные выросты лобного выступа срастаются с верхнечелюстными выступами, что приводит к отделению обонятельных ямок от верхнего края ротового твердого неба и к формированию верхней части лица. Правый и левый нижнечелюстные выступы срастаются друг с другом, образуя нижнюю челюсть.

Кишечник зародыша, сильно вырастая в длину, начиная со второго месяца не умещается более в брюшной полости в выпрямленном виде и начинает петлеобразно изгибаться. В виде выростов его энтодермальной стенки возникают печень и поджелудочная железа. Печень, возникающая у человека уже на 4-й неделе внутриутробного развития, разрастается очень быстро, так как играет важную роль в кроветворении, заменяя в этом отношении рано редуцирующийся желточный мешок. Поэтому вместе с рано начинающим функционировать сердцем она сильно выпячивает переднюю часть вентральной стенки зародыша (сердечно-печеночный выступ). Позднее сердечно-печеночный выступ отделяется из области головы в каудальном направлении в область ушей и живота, причем сердечный его отдел сглаживается в силу ставания роста сердца от роста печени и всего тела. На заднем конце кишки таким же способом, как ротовое, но несколько позже его, прорывается заднепроходное отверстие.

Зачаток дыхательной системы появляется к концу 4-й недели внутриутробного развития в виде непарного выпячивания вентрокаудальной части глоточного отдела кишечной трубки. Затем зачаток трахеи ветвится в вентральном и каудальном направлениях параллельно пищеводу. Уже у 4-недельного зародыша на каудальном, слепо замкнутом конце этого зачатка намечается бифуркация — возникают две бронхиальные почки, которые затем, начиная с 5-й недели, дают начало все более разветвляющимся системам бронхов правого и левого легкого. Окружающей этот эпителиальный зачаток бронхиального дерева мезенхиме формируются и разветвляются легочные кровеносные сосуды, капилляры на значительно более поздних стадиях развития (6-й месяц) упавают в тесный контакт с концевыми разветвлениями бронхов — окружающими зачатками легочных ацинусов.

В результате охарактеризованных изменений зародыш на протяжении второго месяца внутриутробного развития принимает все в большей мере человеческий облик. На пятой неделе развития возникает зачаток рук, а затем и ног, причем те и другие имеют вначале вид коротколопатообразных выростов (рис. 82) — кожных складок, в которые входят зачатки мышц и нервы. На шестой неделе намечается подразделение конечностей на их основные разделы, а на седьмой неделе на их концах намечаются зачатки пальцев в виде коротких выступов (на руках несколько раньше, чем на ногах). На восьмой неделе конечности только сформированы, что выражены характерные различия в строении кисти и стопы. В течение третьего месяца развития постепенно зачаток (втягивается) наружный хвост, и от него в норме остаются только рудименты в виде хвостовых позвонков. Начиная с четвертого месяца, голова начинает отставать в своем росте от туловища, и пропорции размеров постепенно изменяются в пользу последнего. Однако, известно, и у новорожденного младенца голова все еще относитель-

Но гораздо крупнее, чем у взрослого человека, так что окончательное соотношение размеров возникает только в первые годы внеутробной жизни. На шестом месяце развития плод покрывается тонким волосатым покровом — лануго, который позднее, к 8—9-му месяцам, полностью исчезает на всех участках тела, кроме головы, где он постепенно

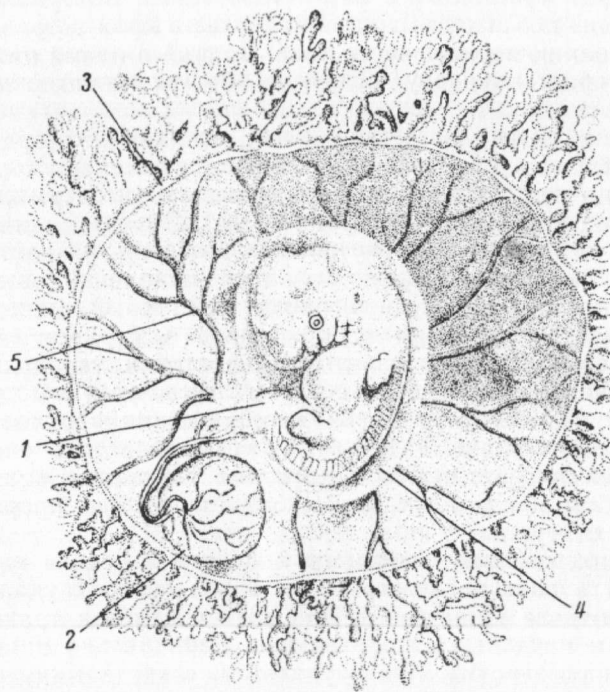


Рис. 82. Зародыш человека около 10 мм длины с плодовыми оболочками. Часть хориона (стенки плодного пузыря) удалена (по Гамильтону, Бойду и Моссмэну, 1952). 1 — пупочный канатик; 2 — желточный мешок; 3 — хорион; 4 — амнион; 5 — кровеносные сосуды.

заменяется новой генерацией волос. Последние месяцы внутриутробного развития характеризуются не столько формообразовательными процессами, сколько усиленным ростом зародыша, а также гистологической дифференцировкой.

Размеры зародыша и плода в ходе развития изменяются следующим образом:

Эмбриональный период

Возраст (считая с момента овуляции)	Размеры в мм	Примечание
0—1 сутки (зигота)	0,1—0,15	Диаметр
4½ суток (бластоциста)	0,153×0,115	Длинный и короткий диаметры
7½ суток (имплантация)	0,450×0,300×0,125	Три измерения вместе с трофобластом
14 суток	3,240×2,040 0,230×0,200	Вместе с хорионом Зародышевый щиток
21 сутки	7,600×6,700×4,700 2,000×0,750	Вместе с хорионом Зародышевый щиток
4 недели	4	Теменно-копчиковая длина
5 недель	6	"
6 "	12	"
7 "	18	"
8 "	30	"

Плодный период

Возраст в лунных месяцах	Теменно-копчиковая длина в мм (высота сидя)	Теменно-пяточная длина в мм (высота стоя)	Вес в г
3	56	70	45
4	110	155	200
5	160	230	450
6	200	300	800
7	240	355	1300
8	275	405	2000
9	310	460	3000
10	340	500	3500

(девочки в среднем меньше)

Одновременно с органогенезом, или процессами анатомического мирования, протекает и гистогенез, или дифференцировка клеточного и тканевого материала зародыша.

Дифференцировка клеточного материала эмбриональных зачатков и тканевых производных проходит два основных этапа. Первоначально клетки различных эмбриональных зачатков отличаются друг от друга главным образом неспецифическими морфологическими признаками (различия в величине и форме клеток и их ядер, взаиморасположении клеток, количестве желточных включений у животных с богатым желтком яйцами и т. п.). Соответственно этому клетки различных зачатков мало различаются друг от друга в функциональном отношении, имея только общие, неспецифические функции обмена (дыхание, питание, выделение) и морфогенеза (митотическое размножение, рост, химические перемещения в одиночку и группами и т. п.). Разумеется, наука с этим может иметь место биохимическая дифференцировка, детминирующая (определяющая) дальнейшие пути развития различных зачатков и их превращение в различные ткани, однако она еще не имеет четкого морфологического выражения: клетки и их комплексы лишены специфических структур, характерных для элементов определенных тканей (миофибриллы, нейрофибриллы, кутикулярные и щеточные структуры, межклеточные вещества с волокнами и т. п.). В силу этого эмбриональный период дифференцировки может быть условно назван периодом неспецифической дифференцировки. В течение этого периода клеточные элементы представляют собой еще не тканевые клетки, а лишь клетки эмбриональных зачатков.

Второй период дифференцировки — специфическая, или тканевая, дифференцировка — знаменует появление функциональной и, соответственно, морфологически выраженной специализации клеток и их производных в разных направлениях. Клетки приобретают специфические для каждой ткани структуры: специальные органоиды (реснички, кутикулярные и щеточные каемки у клеток различных эпителиев, тонофибриллы в клетках некоторых эпителиев и некоторых клеточных форм дрожжей, миофибриллы в мышечных элементах, нейрофибриллы в нервных клетках и их отростках), межклеточные вещества (основное вещество соединительных и скелетных тканей с его разнообразными компонентами, плазма крови и лимфы и т. д.), а также специфические включения (тигроид нервных клеток, различные пигменты, секреторные гранулы эпителиальных и железистых элементов и т. д.).

Каждый эмбриональный зачаток в норме дает начало определенной совокупности тканевых производных или, иначе говоря, обладает определенным перспективным значением. Однако при изменении усло-

вий развития, например, в условиях эксперимента на зародышах животных или при некоторых патологических условиях у зародышей как животных, так и человека, направление дифференцировки клеток того или иного зачатка может существенно измениться. Это приводит к возникновению за счет клеток данного зачатка необычных тканевых производных, в норме развивающихся за счет других зачатков. Следовательно, перспективная потенция того или иного зачатка (совокупность тканевых производных, возникающих при разных условиях) шире перспективного значения (совокупности производных, возникающих в норме, при неотклоненном ходе развития).

У высокоорганизованных животных, в частности позвоночных, а также у человека развившиеся из определенных зачатков ткани приобретают необратимую детерминацию или строгую тканевую специфичность; возможности метаплазии (взаимных превращений тканей) ограничиваются пределами каждого данного тканевого типа (Н. Г. Хлопин, 1946).

Перспективное значение зародышевых листков и эмбриональных зачатков у человека иллюстрируется нижеследующей схемой:

Тканевые производные зародышевых листков и эмбриональных зачатков при нормальном развитии зародыша человека

Зародышевые листки	Эмбриональные зачатки	Тканевые производные
Наружный зародышевый листок, или эктодерма	Нейральный зачаток, или нейроэктодерма: нервная трубка	Нейроны и нейроглия мозга и сетчатки глаза
	ганглиозная пластинка („нервный гребень“)	Нейроны и нейроглия ганглиев, нейроглия нервов и нервных окончаний; хромоаффинная ткань; хромофоры (у низших позвоночных); некоторые хрящи (например, гортани)
	плакоды	Нейроны и нейроглия некоторых ганглиев головы и органа равновесия и слуха
	Кожная эктодерма	Эпидермис и его дериваты (кожные железы, волосы, ногти); эпителии слизистой оболочки преддверия ротовой полости и анального отдела прямой кишки с их железистыми производными; зубная эмаль
	Внезародышевая эктодерма	Эпителии амниона и лупочного канатика (у зародышей рептилий и птиц также эпителии „серозной“ оболочки)
Внутренний зародышевый листок, или энтодерма	Кишечная энтодерма	Эпителии кишечного типа (желудка, кишки) и их железистые производные (железы желудка и кишки, железистая паренхима печени и поджелудочной железы)
	Желточная энтодерма	Эпителии желточного мешка

Зародышевые листки	Эмбриональные зачатки	Тканевые производные
Средний зародышевый листок, или мезодерма	Сомит: дерматом (разрыхляясь, образует мезенхиму); склеротом (разрыхляясь, образует скелетогенную мезенхиму); миотом	Соединительнотканная основа кожи Скелетные ткани (хрящевая, костная)
	Нефротом	Поперечнополосатая мышечная ткань скелетного типа Эпителии почек и семявыносящих путей
	Мюллеровы каналы	Эпителии яйцевода, матки и первичная эпителиальная выстилка влагалища
	Спланхнотом	Мезотелий (целомический эпителий), корковое вещество надпочечника, мышечная ткань сердца
	Мезенхима (выселяющаяся из спланхнотомы) Внезародышевая мезодерма	Клетки крови, соединительная ткань, сосуды, гладкая мышечная ткань внутренностей и сосудов Соединительнотканная основа хориона, амниона и желточного мешка. Экзоцеломический эпителий

Эту схему не включены следующие зачатки и их тканевые продукты, занимающие особое положение по отношению к зародышевым листкам:

- Трофобласт, сравнительноанатомически и филогенетически соответствующий внезародышевой эктодерме «серозной» оболочки зародыша рептилий и птиц, но обособляющийся в онтогенезе млекопитающих и человека чрезвычайно рано — уже с первых делений дробления, до того, как сформируются основные зародышевые листки — эктодерма и мезодерма.
- Хордальный зачаток, дающий начало ткани спинной струны, или хорды. Отношение этого зачатка к зародышевым листкам весьма неясно. В сформированном осевом комплексе зачатков хорда занимает определенное положение в составе среднего зародышевого листка, однако на определенных стадиях развития тесно связана и с энтодермой. Филогенетически же некоторые сближают ткань хорды с эпидермальным типом и, следовательно, хордальный зачаток — с эктодермой (Г. Хлопин, 1946), другие (что лучше обосновано) — с энтодермой.
- Прехордальная пластинка — зачаток, инвагинирующий в ходе гаструляции у низших позвоночных и рептилий впереди от хордальной пластинки. У птиц, млекопитающих и человека его первоначальное возникновение не прослежено. Прехордальная пластинка в своей медиальной части дает начало эпителиальной выстилке передней кишки и лежащих в ее части образуют материал первых двух (ларвальных) паритов, в дальнейшем расходуемый на формирование наружных глазных мышц. Формально-эмбриологически прехордальная пластинка входит в состав внутреннего зародышевого листка — энтодермы, но ее тканевые производные имеют не энтеродермальную детерминацию,

а представлены эпителиями эпидермального (кожного) типа и поперечнополосатой мышечной тканью скелетного типа.

4. Зачаток эпителиальной выстилки аллантоиса и его дериватов (мочевого пузыря) формально-эмбриологически является частью энтодермы, возникшая как вырост задней кишки. Однако его тканевые производные приобретают эпидермальную детерминацию.

5. Половой зачаток (гонобласт) обособляется (детерминируется) до дифференцировки клеточного материала зародыша на зародышевые листки и потому не может быть относим к производным какого-либо из зародышевых листков, хотя топографически клетки гонобласта (гоноциты) могут локализоваться среди элементов одного из них (энтодермы или мезодермы — см. гл. I).

Как видно из вышеприведенной схемы, в целом дифференцировка клеточного материала зародыша протекает дивергентно. Вначале однородный клеточный материал эмбриобласта дифференцируется на зародышевые листки, затем в составе каждого из них обособляются разнообразно детерминированные эмбриональные зачатки, а в дальнейшем каждый из этих последних, приступая к специфической дифференцировке, дает начало большему или меньшему количеству тканевых производных.

Дифференцировка протекает асинхронно. Помимо общей краниокаудальной последовательности процессов дифференцировки (например, сомитов), разные эмбриональные зачатки вступают в период специфической тканевой дифференцировки в разное время. Например, кожный эпителий дифференцируется из эктодермы значительно раньше, чем энтодерма даст начало кишечному эпителию. Особенно резко выступает гетерохрония процессов дифференцировки при сопоставлении развития провизорных и дефинитивных органов. Ткани провизорных органов зародыша (например, трофобласт, соединительнотканная основа хориона, хорда, эпителий желточного мешка и т. д.) дифференцируются значительно раньше дефинитивных и при этом проходят ускоренный и сокращенный путь развития по сравнению с последними (желточный эпителий сравнительно с кишечным и т. д.).

Гистологическая детерминация эмбриональных зачатков осуществляется на ранних стадиях развития зародыша, дифференцировка же реализуется в течение значительно более длительных отрезков времени и завершается в основном ко времени наступления специфического функционирования. В случаях рождения недоношенного плода может иметь место та или иная степень его незрелости, в смысле незавершенности процессов дифференцировки некоторых или многих тканей и органов и неспособности их обеспечить полноценное функционирование при обычных условиях постнатального развития. Гистологические проявления «незрелости» недостаточно изучены.

СВЯЗЬ ЗАРОДЫША С МАТЕРИНСКИМ ОРГАНИЗМОМ. РАЗВИТИЕ ПЛАЦЕНТЫ

Плацента человека относится к наиболее совершенному типу плацент — гемохориальным плацентам, т. е. таким, в которых хорион разрушает не только эпителий и соединительную ткань слизистой оболочки матки, но и ее сосуды, включая их эндотелий, и поэтому трофобласт омывается непосредственно материнской кровью. При этом в отличие от лабиринтных гемохориальных плацент, наблюдаемых у насекомых и грызунов, где трофобласт образует лабиринтообразную систему каналов и частично в виде полых трубок вырастает в материнские сосу-

дытесняя (замещая) их эндотелий, у обезьян и человека плацента (есть гемохориальной ворсинковой. Хорион (т. е. трофобласт вместе единительнотканной основой) и разветвляющимися в ней аллантоисными кровеносными сосудами) образует сложно ветвящиеся ворсинки, которые и разрастаются в тканях слизистой оболочки матки и (средственно омываются материнской кровью. Однако важно подметить, что даже и в этих случаях наиболее тесного контакта плода материнской кровью все же не происходит смешения крови зародыша с кровью матери, так как питательные вещества и кислород материнской крови, прежде чем попадут в кровь зародыша, должны диффундировать через слой трофобласта, покрывающий вторичные ворсинки хориона, далее через соединительную ткань ворсинок и, наконец, через теловидные сосуды, входящих в ворсинках (плацентарный барьер). Кислород и азотистые продукты обмена веществ зародыша диффундируют в противоположном направлении. Таким образом, плацента функционирует как орган питания, дыхания и выделения зародыша, кроме того, осуществляет сложные эндокринные влияния на зародыш материнский организм и, наконец, защитную функцию по отношению к зародышу.

Как уже сказано, в образовании плаценты участвуют и хорион зачатка, и специально видоизмененный участок слизистой оболочки матки, содержащий заполненные кровью лакуны. Соответственно этому плаценте различают зародышевую часть (*pars foetalis*) и материнскую часть (*pars uterina*). Поэтому рассмотрение развития плаценты естественным образом складывается из: 1) описания развития хориона, 2) характеристики изменений слизистой оболочки матки в ходе беременности и 3) анализа изменяющихся взаимоотношений между хорионом и слизистой оболочкой матки.

Развитие хориона, в сущности, уже рассмотрено выше. Первой предпосылкой его возникновения является мощное разрастание трофобласта после имплантации (см. стр. 140—142), дифференцировка последнего на цитотрофобласт и плазмодитотрофобласт и образование первичной ворсинки, состоящих только из трофобласта. Второй предпосылкой может считать возникновение внезародышевой мезодермы, образующей затем под трофобластом соединительнотканную основу стенки плодного пузыря. Третья предпосылка — разрастание в этой соединительнотканной основе сосудов аллантоидального круга кровообращения. Важнейшим моментом в формировании хориона является врастание трофобласта с сопровождающей их соединительной тканью в выросты трофобласта и возникновение, таким образом, вторичных, или истинных, ворсинок. Последние в области формирования плаценты все более сложиваются, вступая в сложные и закономерные взаимоотношения со слизистой оболочкой матки, и имеют неодинаковое гистологическое строение в разные периоды беременности.

В слизистой оболочке матки (точнее, в ее отпадающей при родах — отпадающей оболочке, или *decidua*) различают три отдела (рис. 83 и 84), имеющих неодинаковое отношение к развивающемуся зародышу и в соответствии с этим изменяющихся в разных направлениях. Та часть слизистой оболочки, которая расположена между пузырем и мышечным слоем матки, называется основной частью (*decidua capsularis*; устарелое наименование — *d. serotina*); часть, находящаяся между плодным пузырем и полостью матки, называется *decidua capsularis d. reflexa*; вся остальная часть отпадающего слоя слизистой оболочки, не имеющая контакта с плодным пузырем, обозначается как *decidua parietalis* (или *d. vera*).

Ворсинки хориона не вырастают в *d. parietalis*, поэтому данная часть эндометрия не участвует непосредственно в питании зародыша и, соответственно, претерпевает наименьшие изменения в результате наступления беременности. В области *d. capsularis* хорион первоначально столь же богат снабжен ворсинками (см. рис. 82), как и в области *d. basalis*. Однако в связи с быстрым ростом плодного пузыря *d. capsularis* сильно растягивается и кровоснабжение ее ухудшается. В связи с этим развитие ворсинок в соответственной части хориона все более угнетается, и к третьему месяцу они здесь полностью исчезают. Именно с этим и связано разделение хориона на ворсинчатый (*chorion frondosum*) и гладкий (*chorion laeve*) (см. стр. 152). Только *ch. frondosum* — богатый ворсинками дисковидный участок хориона, связанный с *decidua basalis*, — принимает участие в образовании плаценты. Таким образом, по своей анатомической форме плацента человека относится к дискоидальным.

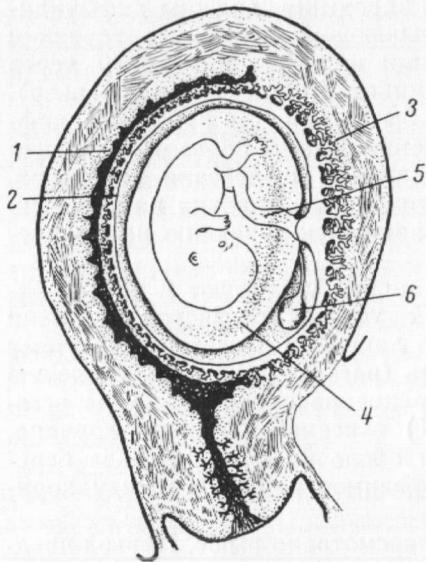


Рис. 83. Схема взаимоотношений плода и материнского организма (около двух месяцев внутриутробного развития) (из Паттена).

1 — *decidua parietalis*; 2 — *decidua capsularis*; 3 — *decidua basalis*; 4 — амнион; 5 — пупочный канатик; 6 — желточный мешок.

В ней появляются крупные, содержащие гликоген децидуальные клетки (соединительнотканной природы), являющиеся одним из важных показателей при диагностике беременности. Начиная с 6-го месяца беременности, *d. parietalis* сильно сдавливается растущим плодом, истончается (до 1—2 мм) и подвергается обратному развитию. Эпителий на ее поверхности и в железистых ампулах, кроме их самых глубоких частей, исчезает, слепые карманообразные концы ампул, сдавливаясь, принимают вид щелей, параллельных поверхности слизистой оболочки (в плоскости этих щелей и происходит при родах отторжение *decidua* как одной из составных частей последа).

В *decidua capsularis* с конца 2-го месяца беременности начинаются атрофические изменения; в дальнейшем она прижимается к *decidua parietalis* растущим плодным пузырем и постепенно с ней срастается.

В *decidua basalis* в начале беременности происходит расширение железистых ампул, в ее соединительной ткани начиная со 2-го месяца появляются децидуальные клетки (см. выше), а с 5-го месяца — также гигантские многоядерные клетки трофобластического происхождения, специфические для плаценты и остающиеся в ней до конца беременно-

Наружные, т. е. ближайшие к полости матки и плоду, слои *d. basalis* подвергаются разрушению ворсинками хориона, и на их месте образуются лакуны (полости), заполненные материнской кровью (с. 85). Глубокие части *d. basalis* остаются целыми, образуя так на-

зываемую базальную пластинку, от которой к хориототходят соединительные септы (перегородки), делящие заполненное кровью пространство между хорионом и базальной пластинкой на отдельные камерки. Именно базальная пластинка, септы и лакуны образуют материнскую, или маточную, часть плаценты (*placenta uterina*). Не разрушенной ворсинками хориона остается только крайняя зона в *decidua basalis*, окружающая плодный пузырь примерно по экватору, т. е. по границе между ворсинчатым и гладким участками хориона. Эта крайняя зона прирастает к хориону, образуя замыкающую пластинку плаценты, ответственную за истечение крови из лакунарных пространств плаценты в полость матки. Кровь в лакунарных пространствах непрерывно, медленно сменяется: она тупает сюда из артерий, рывающихся на поверхности базальной пластинки септы, и удаляется через рывающиеся здесь вены вистистой оболочки. Однако, справедливо указывает Паттен (1959), в действительности отношения являются далеко не столь простыми. На срезах бывает видна запутанная сеть ветвящихся сосудов, переплетенных с сохранившимися участками эндометрия, имеющими неправильную форму. Кровь, которой омываются ворсинки, попадает в лакуны не из широко открытых артерий и изливается не в широко открытые вены, а постоянно просачивается в губчатую ткань плаценты из мириадов мелких сосудов, стенки которых в той или иной степени повреждены под воздействием растущего трофобласта. Медленность тока крови в плаценте способствует более полному обмену веществ между кровеносными системами плода и матери. К кровоизлиянию из полностью или частично вскрытых сосудов присоединяется просачивание плазмы из неповрежденных материнских сосудов в окружающую ткань.

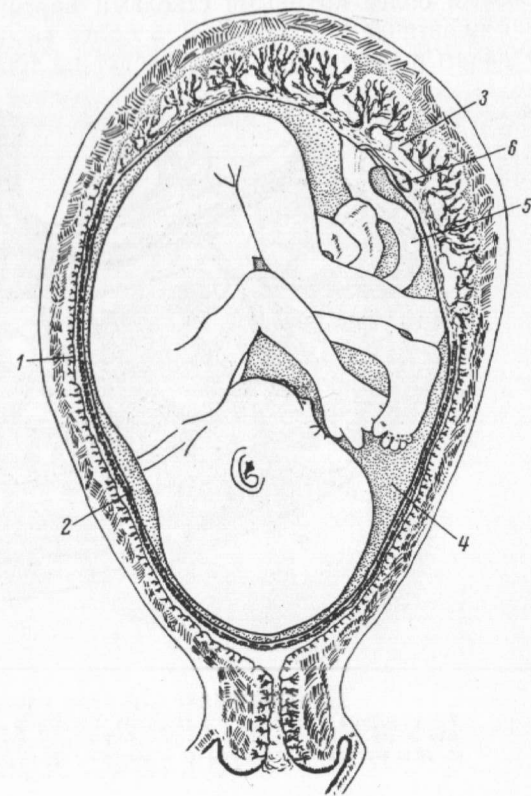


Рис. 84. Схема взаимоотношений плода и материнского организма (к концу внутриутробного развития).

1 — *decidua parietalis*; 2 — *decidua capsularis*; 3 — *decidua basalis*; 4 — амнион; 5 — пупочный канатик; 6 — желточный мешок.

Общая поверхность ворсинок в полностью сформированной плаценте человека равна, по данным разных авторов, от 7 до 14,7 м².

В ходе развития происходит не только усложнение ветвления ворсинок хориона (рис. 86), но и изменение их отношения к тканям слизистой оболочки матки, а также изменение гистологической структуры. Своими более крупными стволами ворсинки прикрепляются к базальной пластинке или к септам, а более мелкие разветвления их свободно плавают в крови. Ворсинки растут на плацентарной поверхности хори-

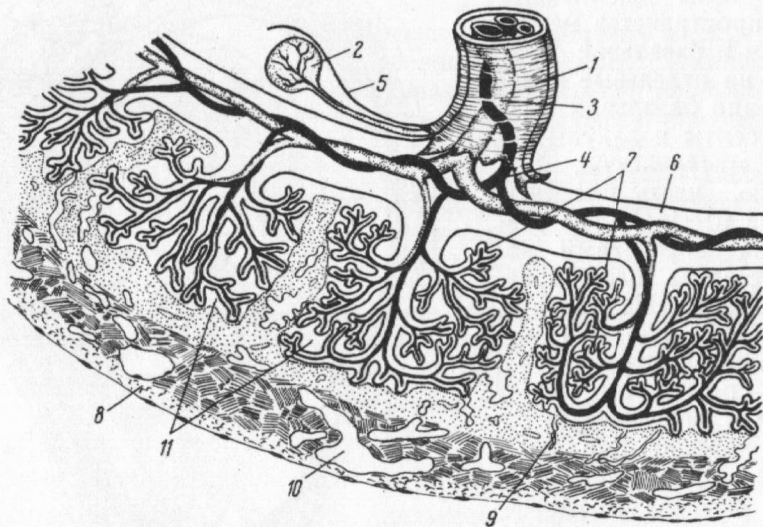


Рис. 85. Схема строения плаценты человека.

1 — пупочный канатик; 2 — желточный мешок; 3 — пупочная артерия; 4 — пупочная вена; 5 — амнион; 6 — хорион; 7 — ворсинки хориона; 8 — стенка матки; 9, 10 — материнские сосуды (9 — артерии, 10 — вены); 11 — кровеносные лакуны.

она не равномерно, а группами по 15—16 штук (так называемые котиледоны). Находящиеся между котиледонами материнские ткани менее глубоко эрозированы (плацентарные перегородки, или септы). Быстро растущие концы ворсинок, состоящие только из трофобласта («клеточные столбики»), приходя в контакт с тканями слизистой оболочки матки, разрастаются по их эрозированной поверхности. Образуются заполненные кровью полости, покрытые трофобластом как со стороны хориона, так и со стороны материнских тканей.

В дальнейшем трофобласт на концах некоторых ворсинок исчезает, и соединительная ткань дистальных концов этих ворсинок соединяется с соединительной тканью эндометрия (якорные ворсинки).

В общем, по мере развития ворсинок и затихания инвазивного процесса слой трофобласта претерпевает некоторую (относительную) редукцию, а соединительная ткань с сосудами развивается прогрессивно. В соединительной ткани хориона появляются характерные клетки Кащенко—Гофбауэра, представляющие собой видоизмененные блуждающие (гистиоцитоподобные) соединительнотканые клетки. Фагоцитарная функция их не может считаться доказанной (А. П. Дыбан, 1959). По мнению большинства исследователей, эти клетки обнаруживаются в норме в течение первого месяца беременности, тогда как в патологически измененных плодных пузырях, в особенности

гидропических ворсинках, — и в более поздние периоды беременности. Однако, как показал А. П. Дыбан (1959), прижизненное окрашивание тральным красным позволяет выявлять клетки Кащенко—Гофэра в более поздние периоды беременности также и в нормальном ионе.

В течение беременности начиная с ранних ее стадий, но особенно во второй ее половине в тканях плаценты происходит накопление оксифильно окрашивающегося вещества — фибриноида. Его происхождение трактуется по-разному. Часть авторов (Гроссер — Grosser, 1925; Шредер — Schreder, 1930, и др.) связывает его образование кробиотическими изменениями тканей плодного пузыря и частично материнской

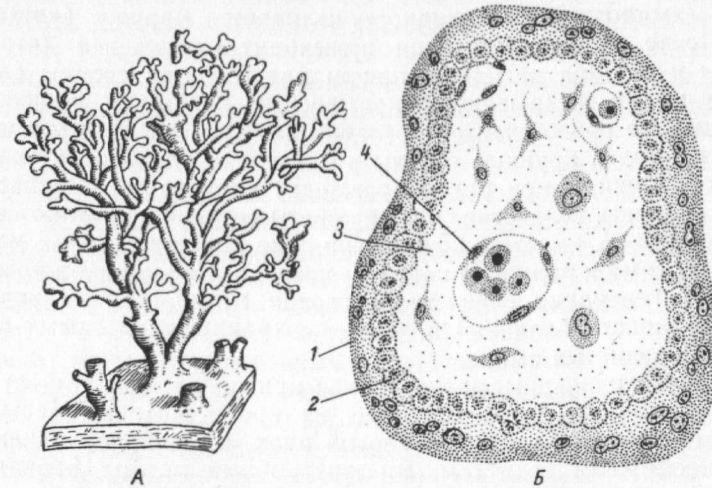


Рис. 86. Ворсинки хориона человеческого плода.

А — общий вид ворсинки с ее разветвлениями; Б — поперечный разрез одной из ветвей ворсинки. 1 — плазмодиотрофобласт; 2 — цитотрофобласт; 3 — соединительная ткань; 4 — кровеносный сосуд.

плаценты. Другие (Бузани-Каспари — Busanni-Caspari, 1952; Зингер и Вислоц-Сингер и Wislocky, 1948) отождествляют его с фибрином крови. Фибриноидное вещество откладывается на поверхности ворсинок, на хориальной и базальной пластинке. Местами образуются большие конгломераты, состоящие из нескольких ворсинок, в них друг с другом фибриноидными массами. Отложение фибриноида приводит к значительной части поверхности хориона из обмена веществ между материнской и зародышевой кровью. На таких окруженных фибриноидом ворсинках полностью исчезает трофобласт, либо распадается только его плазмодиальный слой. В последнем случае клетки цитотрофобласта увеличиваются в размерах, усиленно размножаются (преимущественно амитотически), встраиваются в фибриноид, местами разжижая, и как бы образуют в плаценте своеобразную культуру тканей (Жемкова, 1957).

Строение трофобласта в разных участках плодного пузыря человека определяется его взаимоотношениями с соседними тканями. В плаценте, где трофобласт омывается жидкой средой — материнской кровью, на свободной поверхности образуется плазмодий. На границе с децидуальной тканью, например в месте прикрепления ворсинок и в области гладкого хориона, трофобласт имеет клеточное строение. В частности, в составе гладкого хориона он имеет вид многослойного эпителиального пласта, зажатого между соединительнотканной частью хориона и децидуальной оболочкой матки (З. П. Жемкова, 1957), а не как ошибочно полагают некоторые авторы.

ко же, сколько у весящего целую тонну бизона. При этом не следует забывать, что младенец у человека рождается беспомощным и неспособным к самостоятельным передвижениям, а теленок бизона (как и детеныши других копытных) способен в первый же день после рождения бегать. Последнее говорит о том, что у копытных пирамидные пути спинного мозга, т. е. отростки пирамидных нервных клеток коры больших полушарий, соединяющие кору с двигательными клетками спинного мозга, уже миелинизированы (т. е. нервные волокна в них уже покрылись нервной мякотью — миелином), что и обеспечивает полноценное проведение по ним двигательных нервных импульсов. У человеческого же младенца миелинизация завершается лишь на протяжении первого года жизни после рождения, что свидетельствует о том, что для дифференцировки гораздо более сложной нервной системы человека требуется, соответственно, гораздо больше времени.

Такая сложность процессов эмбрионального (и постнатального) развития человека стоит в теснейшей связи с общей, возникающей в филогенезе сложностью его организации. Девять долгих и трудных месяцев вынашивает мать будущего человека в своем организме, обеспечивая ему все необходимые условия для развития, прежде чем младенец станет способным вести существование вне ее организма, и то лишь при условии нескольких месяцев кормления и длежащего годами заботливого ухода. А эти девять месяцев внутриутробного развития в свою очередь отражают в себе сотни миллионов лет эволюции органического мира, поскольку, естественно, такой сложный процесс, как формирование человеческого организма, мог возникнуть в природе лишь как результат длинного ряда последовательных, обуславливавших друг друга этапов филогенетической истории.

Как мы видели, зачатки органов возникают в результате анатомического обособления в составе зародышевых листков разнородных участков, которые приобретают различные темпы роста (главным образом в результате неодинаковых темпов клеточного размножения) и претерпевают гистологическую дифференцировку в разных направлениях, в соответствии с функциями будущих органов. Анатомическое формирование (органогенез) и тканевая дифференцировка (гистогенез) идут в общем параллельно, но в разных органах тот или иной из этих двух процессов может либо опережать другой, либо отставать от него. Например, желудок в составе кишечной трубки анатомически в виде местного утолщения ее стенки и расширения провета обозначается раньше, чем наметятся гистологические его отличия от тонкой кишки. Анатомическое обособление зачатков органов и их дальнейшее формирование происходит путем возникновения выпячиваний, выпячиваний, складок или утолщений зародышевых листков, неравномерного роста их и т. д. Гистологическая же (тканевая) дифференцировка заключается в том, что малодифференцированные, сравнительно однородные, лишенные специфических тканевых структур и специальных функций клетки эмбриональных зачатков специализируются в разных направлениях, приобретают специфические структуры (специальные органоиды, межклеточные вещества, объединение в синцитии и симпласты и т. д.) и частные, специальные функции. Разумеется, такое представление В. Ру о дофункциональном и функциональном периодах развития совершенно несостоятельно: на любой стадии развития клетки зачатков и тканей обладают определенными функциями, ибо форма и функция едины и неразрывны, являясь двумя сторонами характеристики живой материи. Но клетки эмбриональных зачатков обладают общими, неспецифическими функциями обмена, клеточного размножения, иногда амебоидного движения и т. д., в то время как тканевые клетки, наряду с этим, обладают еще специфическими функциями, выполняемыми в интересах целого организма, в порядке разделения функций между специализированными структурами. Поэтому правильное говорить о периодах доспецифической и специфической дифференцировки в развитии тех или иных органов и тканей. Следует подчеркнуть, что специфическая (тканевая) дифференцировка в некоторых (а именно провизорных) органах наступает очень рано: таковы хорион, клеточный мешок, амнион, аллантоис, хорда и т. д. у зародышей высших позвоночных и человека. Эти органы состоят из специализированных тканей уже в то время, когда остальные части зародыша представлены малодифференцированными эмбриональными зачатками.

Каждый орган развивается из определенных участков одного, двух или всех трех зародышевых листков, в его построении могут принимать участие от одного до четырех или даже пяти различных эмбриональных зачатков. Например, кишечная трубка развивается из кишечной энто-

дермы (образующей кишечный эпителий и его производные — железы), мезенхимы (дающей соединительнотканную и гладкомышечную основу стенки органа, сосуды и т. д.), целомической мезодермы (за счет которой возникает мезотелий серозной оболочки) и нервного зачатка (из которого в кишечную стенку врастают нервные волокна и вселяются нейробласты, образующие интрамуральные ганглии). В данном случае ведущим зачатком, образующим первую закладку кишечной трубки и определяющим развитие остальных ее компонентов, является кишечная энтодерма, почему кишку и относят к производным энтодермы. Точно так же и в других случаях имеется какой-либо ведущий компонент — зачаток, производным которого считается данный орган, и компоненты вторичные, присоединяющиеся к формированию этого органа позднее.

РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Зачаток нервной системы (нейроэктодерма, нейральный, или нервный, зачаток) у позвоночных возникает в составе эктодермы. Погружаясь при нейруляции под остальную эктодерму, которая становится кожной эктодермой и образует кожный эпителий (эпидермис), нейральный зачаток полностью обособляется от нее и в дальнейшем долгое время находится в непосредственном контакте только с мезенхимой и ее тканевыми производными.

Нейральный зачаток представлен: 1) нервной трубкой, возникающей из нервной пластинки; 2) ганглиозной пластинкой, образующейся из материала нервных валиков, и 3) плакодами — местными утолщениями в составе кожной эктодермы, дающими, однако, не эпидермис, а нейральные производные — нейроны и нейроглию.

Нервная трубка дает начало мозгу. Более просто протекают процессы развития нервной трубки в области шеи и туловища, где она превращается в спинной мозг. Дорсальная и вентральная стенки нервной трубки отстают в росте, боковые же сильно разрастаются (рис. 87). Просвет ее превращается в центральный спинномозговой канал.

Клетки нервной трубки вначале однородны и расположены подобие ложномногорядного эпителия. Ядра лежат на разных уровнях, образуя несколько рядов, сами же клетки достигают своими концами и наружной пограничной перепонки, отделяющей нервную трубку от окружающей ее мезенхимы, и внутренней пограничной перепонки, выстилающей просвет нервной трубки. Делящиеся клетки, округляясь, смещаются к просвету. На этой стадии, когда клеточный состав нервной трубки однороден, ее клетки называются медуллобластами (*medulla* — мозг, *blastos* — зачаток, образователь).

Затем наступает дифференцировка клеток нервной трубки в двух направлениях: одни клетки становятся спонгиобластами, образующими в дальнейшем нейроглию, другие — нейробластами, превращающимися в дальнейшем в нервные клетки — нейроны. Спонгиобласты частично сливаются друг с другом в губчатый синцитий (откуда и их название; *Spongia* — губки), в петлях которого лежат нейробласты. Ложномногорядная структура нервной трубки сменяется неправильно многослойной, так как теперь многие клетки не достигают либо наружной, либо внутренней пограничных перепонки, либо ни той, ни другой. Клетки, прилегающие к просвету трубки, некоторое время сохраняют значение общего камбия, образуя в процессе своего размножения как нейробласты, так и спонгиобласты. Нейробласты, выселяясь

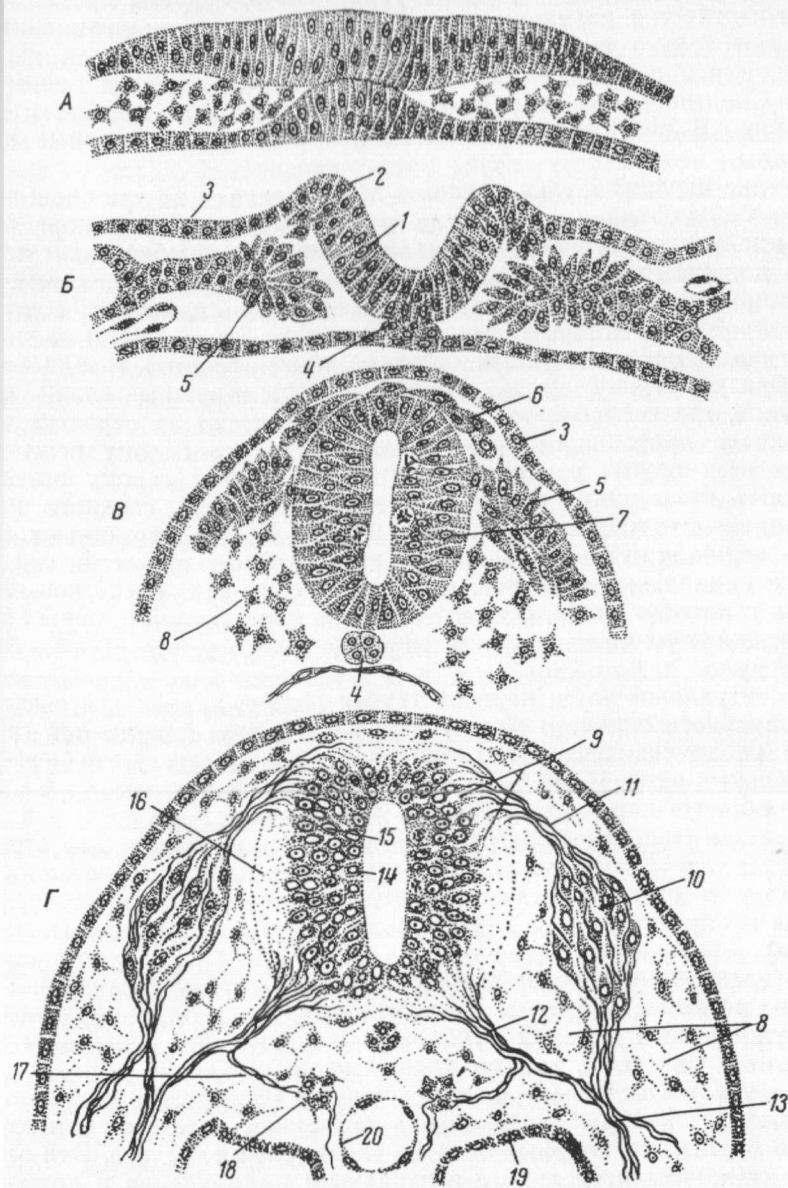


Рис. 87. Формирование и дифференцировка нервной трубки и ганглиозной пластинки (поперечные разрезы на последовательных стадиях). А — нервный желобок и нервные валики; Б — замыкание желобка в трубку и срастание нервных валиков; В — нервная трубка, ганглиозная пластинка и начало выселения клеток из ганглиозной пластинки в вентральном направлении; Г — начало дифференцировки спинного мозга и формирование спинальных ганглиев. 1 — нервный желобок; 2 — ганглиозная пластинка; 3 — кожная эктодерма; 4 — хорда; 5 — мезодерма (сомиты); 6 — нервные валики; 7 — нервная трубка; 8 — мезенхима; 9 — зачаток спинного мозга; 10 — зачаток спинального ганглия; 11 — дорсальный и 12 — вентральный корешки спинномозговых нервов; 13 — смешанный нерв; 14 — вентральный слой; 15 — плащевой слой; 16 — краевая вуаль; 17 — белая соединительная ветвь; 18 — зачаток ганглия пограничного ствола; 19 — эпителий целома; 20 — аорта.

в периферические части нервной трубки, некоторое время продолжают здесь митотически размножаться, однако способность к размножению сохраняют только те нейробласты, у которых еще не зашла далеко специфическая дифференцировка (образование отростков и нейрофибрилл). Спонгиобласты сохраняют неограниченную способность к размножению. В цитоплазме многих из них развиваются опорные тонофибриллы.

Стенка нервной трубки начинает подразделяться на три слоя: внутренний, ближайший к просвету — эпендимный, который вскоре перестает продуцировать нейробласты и становится камбияльным слоем только для нейроглии, а в дальнейшем превращается в эпендиму, выстилающую спинномозговой канал; средний слой — плащевой, содержащий нейробласты и дифференцирующиеся из них нейроны, а также примитивный нейроглиальный остов из спонгиобластов (позднее этот слой образует серое вещество спинного мозга); наружный слой — краевую вуаль, где нейробластов нет, но куда врастают их отростки, дающие начало проводящим путям мозга (т. е. его белому веществу). Раньше всех других и непосредственно прилегая к серому веществу, возникают проводящие пути собственного аппарата спинного мозга, образованные отростками пучковых клеток. Позднее возникают длинные проводящие пути: восходящие — за счет отростков клеток спинного мозга и спинальных ганглиев, нисходящие — за счет отростков нейробластов головного мозга. Отростки клеток, переходящие с правой половины спинного мозга на левую или наоборот, образуют переднюю белую комиссуру.

В вентральной части нервной трубки (теперь правильнее сказать — эмбрионального спинного мозга) в плащевом слое намечаются группы быстро увеличивающихся в размерах нервных клеток; это — зачатки двигательных ядер. Их нейриты вырастают из спинного мозга на периферию, образуя парные сегментарно расположенные пучки — вентральные корешки спинномозговых нервов. Одеваясь миелином, эти отростки становятся двигательными нервными волокнами и прорастают через мезенхиму к развивающейся скелетной мускулатуре, иннервируя ее волокна и образуя на них двигательные нервные окончания (моторные шляпки).

Во время замыкания нервного желобка в трубку утолщенные края нервного желобка (нервные валики) ложатся между образующейся и погружающейся нервной трубкой и срастающейся над ней кожной эктодермой. Срастаясь вместе, правый и левый валики образуют ганглиозную пластинку, которая тянется вдоль всего спинного мозга. Вначале сплошная ганглиозная пластинка затем сегментируется, образуя парные метамерные зачатки спинальных ганглиев. Эти зачатки затем спускаются несколько в вентральном направлении и ложатся по бокам от нервной трубки. Клетки зачатков спинальных ганглиев — ганглиобласты, как и медуллобласты нервной трубки, дифференцируются в двух направлениях: одни становятся нейробластами, другие — элементами нейроглии. Нейробласты приобретают биполярную форму, образуя одновременно два отростка. Периферический отросток (дендрит) растет на периферию в составе смешанного нерва и, покрываясь миелином, становится чувствительным нервным волокном; он образует в каком-либо из органов тела чувствительное нервное окончание (рецептор). Центральный отросток (нейрит) врастает в спинной мозг. Пучки таких отростков, метамерно расположенные, образуют дорсальные, чувствительные корешки спинномозговых нервов. Разветвления нейритов либо оканчиваются на одном из уровней спинного мозга в сером веществе,

либо дорастают до продолговатого мозга и там оканчиваются в чувствительных ядрах Голля и Бурдаха.

Еще у зародыша биполярные нервные клетки зачатков спинальных ганглиев постепенно изменяют форму на псевдоуниполярную путем лижания мест отхождения обоих отростков (нейрита и дендрита) и стягивания прилегающей части клеточного тела в так называемый клеточный отросток. Биполярная форма клеток сохраняется во взрослом состоянии только в ганглиях VIII пары черепномозговых нервов. У многих низших позвоночных — рыб и других — нервные клетки всех чувствительных ганглиев остаются биполярными в течение всей жизни.

Часть клеток ганглиозной пластинки мигрирует далеко от места своего первоначального возникновения и, группируясь в кучки, дает начало вегетативным ганглиям (симпатического пограничного ствола, пре- и постганглионарных сплетений и, возможно, отчасти интрамуральных сплетений). По данным некоторых исследователей, в образовании симпатических ганглиев принимают участие также клетки вентральной половины нервной трубки, мигрирующие на периферию по вентральным (двигательным) корешкам нервов и их разветвлениям. Клетки интрамуральных ганглиев (в стенках внутренних органов) берут начало главным образом от нейробластов, мигрирующих вдоль ветвей блуждающих и зловых нервов. К клеткам вегетативных ганглиев подрастают из спинного и головного мозга отростки клеток вегетативных ядер, становясь преганглионарными нервными волокнами. Отростки (нейриты) клеток вегетативных ганглиев подрастают к гладкой мускулатуре внутренних органов и сосудов, железам и т. д. и иннервируют их, образуя постганглионарные нервные волокна.

Кроме клеток ганглиев, из ганглиозной пластинки выселяются на периферию также хромоаффинобласты, образующие хромоаффинную субстанцию (мозговое вещество) надпочечников. Осевшие по дороге кучки хромоаффинобластов дают начало мелким добавочным хромоаффинным, или адриналовым, органам. Из ганглиозной же пластинки у многих позвоночных берут начало хромоаффоры (пигментные клетки), приживающиеся к соединительной ткани и обуславливающие окраску покровов (а иногда и внутренних органов). Наконец, часть клеток ганглиозной пластинки превращается в экто-мезенхиму, из которой в дальнейшем образуются некоторые из хрящей (например, гортани).

Начиная с 4-го месяца внутриутробного развития спинной мозг начинает отставать в своем росте от позвоночника и поэтому к моменту рождения оканчивается не на одном уровне с концом позвоночного канала, а значительно краниальнее (на уровне III поясничного позвонка, а через несколько лет внутриутробной жизни — даже на уровне I поясничного позвонка). Это явление как бы смещения спинного мозга по отношению к позвоночнику носит название *ascensus medullae spinalis*. Благодаря ему корешки поясничных и крестцовых спинномозговых нервов, выходящих из соответствующих межпозвоночных отверстий, сильно удлиняются и приобретают косое направление по отношению к спинному мозгу. Поэтому задний конец спинного мозга приобретает характерный вид «конского хвоста».

Передний отдел нервной пластинки у высших позвоночных, особенно у млекопитающих и в наибольшей мере у человека, с самого начала зашифрен, и потому его сворачивание в трубку отстает по сравнению с передним концом спинного мозга. Когда это сворачивание завершается, головной отдел мозга в силу неравномерного роста образует три следующих друг за другом расширения — мозговые пузыри (рис. 88): передний (*prosencephalon*), средний (*mesencephalon*) и зад-

ний (rhombencephalon). Передний мозговой пузырь подразделяется на два: telencephalon (зачаток большого, или конечного, мозга) и diencephalon (зачаток промежуточного мозга). Средний мозговой пузырь, оставаясь неразделенным, дает начало среднему мозгу. Задний мозговой пузырь подразделяется на metencephalon (зачаток мозжечка и моста) и myelencephalon (зачаток продолговатого мозга, без резкой границы переходящий в эмбриональный спинной мозг). Боковые стенки зачатка промежуточного мозга образуют объемистые выпячивания — глазные пузыри, являющиеся зачатками глаз.

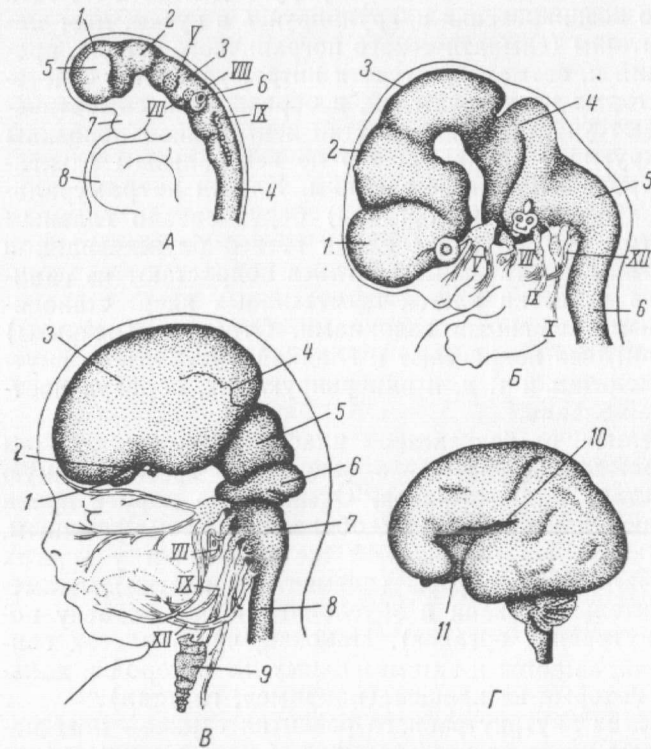


Рис. 88. Развитие головного мозга (четыре последовательные стадии) (из Паттена).

А — стадия трех мозговых пузырей: 1 — prosencephalon; 2 — mesencephalon; 3 — rhombencephalon; 4 — спинной мозг; 5 — глазной пузырь; 6 — слуховая ямка; 7 — нижнечелюстной отросток; 8 — сердце. Б — стадия пяти мозговых пузырей: 1 — telencephalon; 2 — diencephalon; 3 — mesencephalon; 4 — metencephalon; 5 — myelencephalon; 6 — спинной мозг. В, Г — формирование определенных отношений отделов головного мозга; 1 — обонятельная доля; 2 — перекрест зрительных пучков; 3 — полушарие большого мозга; 4 — контур промежуточного мозга; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг; 8 — спинной мозг; 9 — гортань; 10 — Sylvius борозда; 11 — Рейлиев островок на дне Sylvius ямки. Римские цифры на А — места отхождения будущих черепно-мозговых нервов; на Б и В — черепно-мозговые нервы.

Первоначальное расположение мозговых пузырей по одной прямой линии, являющейся продолжением спинного мозга, у высших позвоночных, а особенно у человека, вскоре изменяется в связи с мощным развитием некоторых отделов головного мозга. Головной отдел нервной трубки образует три изгиба, обусловленных усиленным ростом мозговых пузырей: теменной (на уровне среднего мозгового пузыря, см. рис. 88, Б), где оба передних мозговых пузыря перегибаются вентрально над передним концом хорды; затылочный (в области заднего мозгового пузыря на месте перехода спинного мозга в продолговатый), также вентральный, и мостовой, направленный в противоположную сторону по сравнению с двумя первыми, а именно дорсально. Благодаря этому изгибу мозжечок нависает над дорсальной стенкой продолговатого мозга.

Дальнейшие преобразования отделов головного мозга заключаются, во-первых, в резко неравномерном росте отдельных частей его стенки, благодаря чему одни части резко утолщаются, становятся массивными, а другие отстают в развитии или растягиваются в тонкие пластинки,

стоящие из одного слоя эпендимных клеток (так обстоит, например, в области образования сосудистых сплетений). Во-вторых, возникают различного рода глубокие и поверхностные складки мозговых стенок, определяющие рельеф различных отделов мозга (доли больших полушарий и мозжечка, борозды и извилины). Наконец, происходит дифференцировка стенок мозговых пузырей, протекающая в принципе также, как при развитии спинного мозга, но с тем существенным отличием, что массы серого вещества, содержащие нервные клетки и синаптические связи между ними, развиваются в головном мозге не только изнутри и от белого вещества (проводящих путей), но и снаружи от него (кора больших полушарий, среднего мозга и мозжечка). Эти корковые, или кранные, центры головного мозга постепенно приобретают сложное и весьма закономерное слоистое строение.

Мозговые оболочки развиваются из мезенхимной (возможно, экто-мезенхимной) основы. Эпителиоидные клетки, выстилающие субарахноидальную и субпиальную полости, имеют нейральное происхождение — выселяются на ранних стадиях развития из нервной трубки или ангиозной пластинки.

Черепно-мозговые нервы развиваются в принципе сходно со спинномозговыми, с тем лишь отличием, что не все они являются смешанными. Чисто двигательные нервы (например, III пара, глазодвигательный) возникают как пучки отростков нервных клеток соответствующих ядер, заложенных в сером веществе мозга (в данном случае среднего). Таким же образом за счет ядер продолговатого мозга возникают IV, V, VII и IX пары нервов. Чисто чувствительные (VIII пара) возникают как пучки отростков клеток соответствующих ганглиев. Смешанные нервы (I, XII пары нервов) возникают из обоих источников, подобно спинномозговым нервам. Следует добавить, что ганглии черепно-мозговых нервов возникают не из общей ганглиозной пластинки, каковой в головном отделе нейрального зачатка не имеется, а из отдельных изолированных зачатков в составе эктодермы — плакод (см. ниже на примере развития ганглиев VIII пары, связанной с органом слуха).

Совершенно особняком стоят I и II пары черепно-мозговых нервов, которые развиваются как выпячивания соответствующих мозговых пузырей (telencephalon и diencephalon).

Развитие органа слуха начинается с возникновения в задней части головы, над первой парой жаберных щелей, двух (парных) толщений эктодермы — лабиринтных плакод. Затем эти утолщения пучиваются, превращаясь в ямки, и, наконец, отшнуровываются от эктодермы и погружаются в мезенхиму, превращаясь в так называемые слуховые пузырьки. Эти пузырьки представляют собой зачаток внутреннего уха. Часть клеток этих пузырьков, еще до их полного замыкания выселяется в окружающую мезенхиму и здесь образует зачатки чувствительных ганглиев VIII пары черепно-мозговых нервов. Путем ложных преобразований формы слуховые пузырьки превращаются в перепончатый лабиринт (рис. 89). К специализирующимся на восприятии раздражений участкам перепончатого лабиринта (чувствительным легким статическим гребешкам и пятнам, а также кортиева органа) подрастают периферические отростки (дендриты) нервных клеток чувствительных ганглиев VIII пары нервов. В соответствии с дифференцировкой слухового пузырька на два отдела — орган равновесия (sacculus, triculus, полукружные каналы) и орган слуха (улитка) — ганглий III пары также подразделяется на два ганглия: вестибулярный и спиральный (улитковый).

Вокруг перепончатого лабиринта сгущается мезенхима, образуя в дальнейшем костную ткань костного лабиринта.

Среднее ухо (барабанная полость) возникает из передней пары жаберных карманов. Соединение жаберного кармана с глоточной областью передней кишки сохраняется в виде евстахиевой трубы. Наружный слуховой проход образуется за счет первой пары жаберных щелей, а ушная раковина — из кожной складки, окружающей наружное слуховое отверстие, в соединительной ткани которой дифференцируется эластический хрящ. У млекопитающих и человека, в отличие от низших позво-

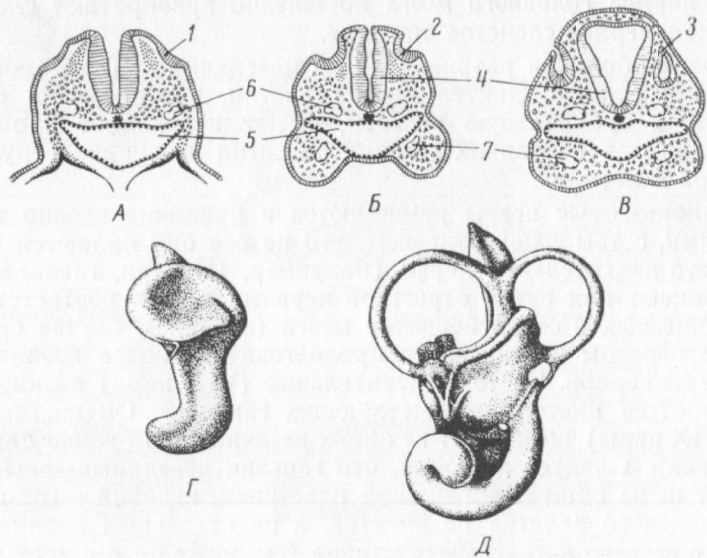


Рис. 89. Развитие внутреннего уха (пять последовательных стадий).

А—В — поперечные разрезы; Г, Д — общий вид развивающегося перепончатого лабиринта (по Эри и Стриттеру, из Паттена). А — образование лабиринтных плакод (зародыш с 9 сомитами); Б — возникновение слуховых ямок (зародыш с 16 сомитами); В — формирование слуховых пузырьков (зародыш с 30 сомитами); Г—Д — стадии формирования перепончатого лабиринта (Г — у зародыша 11 мм; Д — у зародыша 20 мм). 1 — лабиринтная плакода; 2 — слуховая ямка; 3 — слуховой пузырек; 4 — туеленсерафон; 5 — глотка; 6 — дорсальная аорта; 7 — вентральная аорта.

ночных, не происходит прорыва жаберных щелей в жаберные карманы; эпителий дна I жаберной щели и эпителий дна I жаберного кармана вместе с разделяющей их тонкой соединительнотканной прослойкой образуют барабанную перепонку. В мезенхиме, окружающей эпителиальный жаберный карман, развиваются слуховые косточки: молоточек — из сочленовной головки меккелева хряща и накладной сочленовной косточки (os articulare), наковальня — из небноквадратной кости, стремечко — из частей гиоидной дуги. Вдаваясь в барабанную полость, эти косточки, однако, остаются отделенными от нее (и как бы одетыми) слизистой оболочкой бывшего жаберного кармана.

Особенной сложностью отличается развитие глаза (рис. 90). Как уже говорилось, первая закладка органов зрения возникает в форме глазных пузырей, выпячивающихся выпячиванием боковых стенок промежуточного мозга. Латеральные, расширенные части глазных пузырей впячиваются наподобие того, как происходит впячивание вегетативной части бластулы у ланцетника, и зачатки глаз принимают форму дву-

слойных глазных бокалов, или чаш. Стебельки («ножки» бокалов) представляют собой зачатки зрительных нервов (точнее — трактов или пучков), а расширенные двуслойные части — зачатки сетчатой оболочки глаза. При этом наружный, более тонкий листок глазного

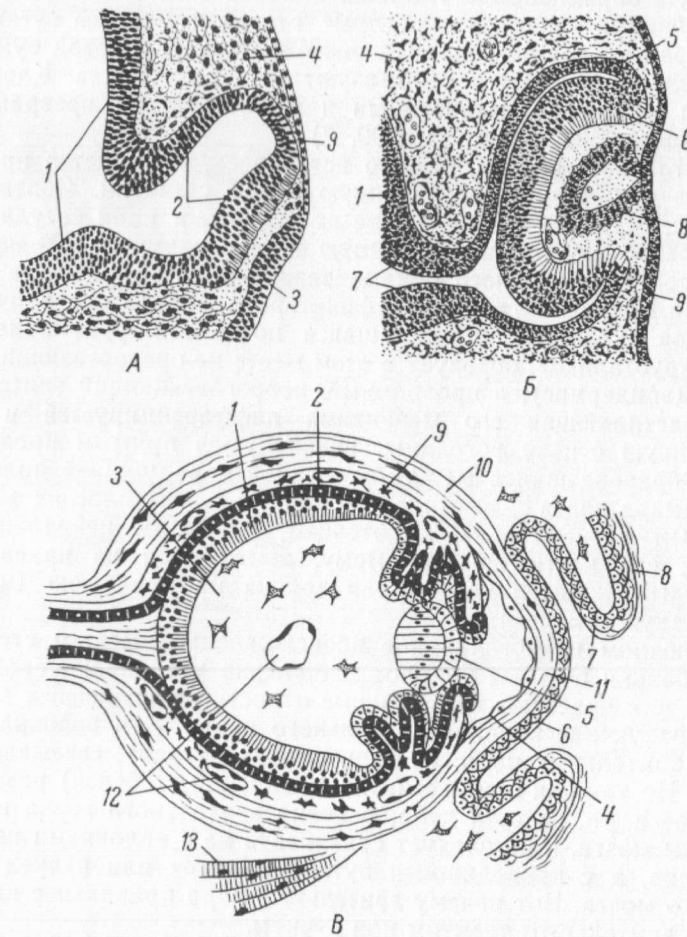


Рис. 90. Развитие глаза (три последовательные стадии) (А, Б — по Манн, из Паттена; В — ориг.).

А — глазной пузырь и хрусталиковая плакода; Б — глазной бокал и зачаток хрусталика. 1 — стенка промежуточного мозга; 2 — глазной пузырь; 3 — хрусталиковая плакода; 4 — мезенхима; 5 — наружный листок глазного бокала; 6 — внутренний листок глазного бокала; 7 — глазной стебель; 8 — зачаток хрусталика; 9 — кожная эктодерма. В — схема эмбриональных зачатков, участвующих в формировании закладки глаза, и их тканевых производных. Производные глазного бокала: 1 — сетчатка; 2 — ее пигментный эпителий; вероятно, также 3 — стекловидное тело и 4 — десцеметов «эндотелий». Производные хрусталиковой плакоды: 5 — хрусталик. Производные кожной эктодермы: 6 — эпителий роговицы; 7 — эпителий конъюнктивы; 8 — склера; 9 — сосудистая оболочка. Производные мезенхимы: 10 — соединительнотканная основа роговицы; 12 — сосуды стекловидного тела и сетчатки. Производные миотомов (двух первых пар мезодермальных сегментов): 13 — наружные глазные мышцы.

окала становится пигментным эпителием, а внутренний листок дифференцируется во все остальные слои сетчатки. Сосудистая оболочка и склера развиваются из окружающей глазной бокал мезенхимы.

Еще на стадии глазных пузырей в тех местах эктодермы, к которым подрастают справа и слева глазные пузыри, возникают утолщения — хрусталиковые плакоды (см. рис. 90, А). Одновременно с впячиванием глазных пузырей происходит впячивание этих плакод, затем отшнуровывание их от кожной эктодермы в виде двух пузырьков и втягивание их в полость образующихся глазных бокалов (см. рис. 90, Б). Наружные, обращенные к кожной эктодерме стенки пузырьков остаются тонкими и образуют так называемый эпителий хрусталиковой сумки, внутренние стенки утолщаются и образуют тело хрусталика. Клетки здесь становятся высокопризматическими и в дальнейшем превращаются в хрусталиковые волокна (см. рис. 90, В).

Края глазного бокала, сильно истончаясь, загибаются кнаружи от хрусталика и образуют радужинную часть сетчатки. Соответственно загибаются, отставая в этом месте от склеры, и края сосудистой оболочки, образуя соединительнотканную основу радужины. В ней за счет части клеток края глазного бокала развиваются сократимые элементы нейральной природы — волокна сфинктера и дилатора зрачка.

Кожная эктодерма, сомкнувшаяся после отшнуровывания от нее зачатков хрусталиков, образует в этом месте не ороговевающий кожный эпителий (эпидермис), а прозрачный, неороговевающий эпителий роговицы. Подстилающая его мезенхима дифференцируется в соединительнотканную основу роговицы, являющуюся прямым продолжением склеры. Образовавшаяся между роговицей и радужиной полость — передняя камера глаза — выстлана тонким слоем плоских клеток, так называемым десцеметовым эндотелием, имеющим нейральное происхождение; его клетки, по-видимому, выселяются из краев глазного бокала, загибающихся через края зрачка на переднюю (наружную) сторону радужины.

В основном нейроглиальное происхождение имеет и стекловидное тело. Стебельки глазных бокалов постепенно утрачивают свою полость, так как в них вырастают центральные отростки ганглиозных клеток сетчатки, образующие волокна зрительного нерва. Эти волокна вырастают далее до зрительных чертогов (зрительных бугров), связывая сетчатку с мозгом. Но так как сама сетчатка (и глазной стебелек) возникает как вырост мозга, то, по сути дела, волокна зрительного нерва не выходят за пределы мозга, и их следует сравнивать не с волокнами периферических нервов, а с проводящими путями трактов или пучков головного и спинного мозга. Вот почему зрительный нерв правильнее называть не нервом, а зрительным трактом или пучком.

В качестве выростов мозга (а именно telencephalon) возникают и обонятельные тракты, вздутые передние концы которых становятся обонятельными луковицами. У человека эти обонятельные доли мозга развиты слабо. У низших позвоночных они представлены мощно развитыми обонятельными лопастями, которые, например у акул, превышают по размерам слабо развитый у этих животных большой мозг. Эпителий обонятельной области слизистой оболочки носовой полости с его чувствительными (обонятельными) клетками возникает путем обособления и погружения в состав стенки носовой полости переднего участка нервной пластинки. Прежнее представление о возникновении эпителия обонятельной выстилки за счет «обонятельной плакоды» оказалось ошибочным. Центральные (нейритоподобные) отростки обонятельных клеток вырастают в вентральную поверхность обонятельных луковиц и там вступают в синаптический контакт с дифференцирующимися митральными клетками луковиц.

РАЗВИТИЕ КОЖИ И ЕЕ ПРОИЗВОДНЫХ

Кожный эпителий (эпидермис) развивается из кожной эктодермы. раннего человеческого зародыша он однослоен, затем делается многослойным неороговевающим, позднее начинает ороговеть (рис. 91). Соединительнотканная основа кожи (дерма, кутис) имеет мезенхимное происхождение, беря начало из разрыхляющихся дерматомов (кожных пластинок сомитов).

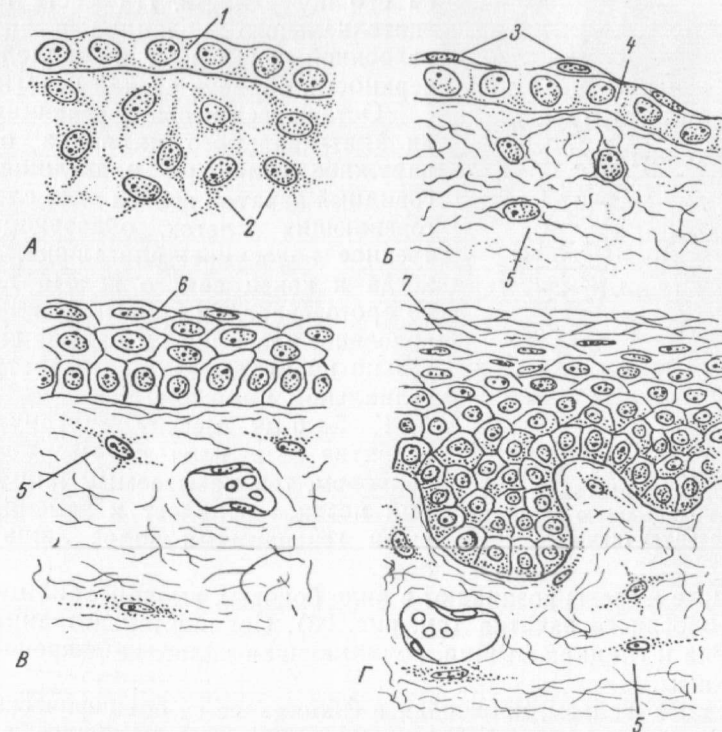


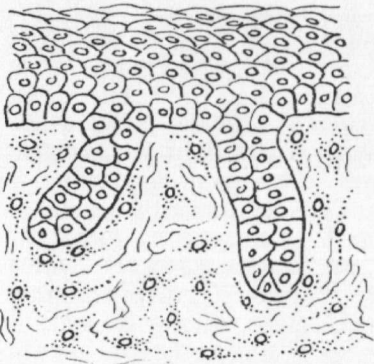
Рис. 91. Развитие эпидермиса у зародыша человека (по Паттену, с изменениями).

А — закладка кожи у зародыша 2,1 мм длины (эпидермис однослоен); Б — кожа зародыша 16 мм длины (эпидермис двухслоен); В — кожа зародыша 32 мм длины (эпидермис многослойный неороговевающий); Г — кожа плода 145 мм (эпидермис многослойный ороговевающий). 1 — кожная эктодерма; 2 — мезенхима; 3 — перидерма; 4 — базальный слой клеток эпидермиса; 5 — эмбриональная соединительная ткань; 6 — многослойный неороговевающий эпителий; 7 — многослойный ороговевающий эпителий.

Производные кожи (волосы, ногти, железы) развиваются за счет эпидермиса. Потовые железы возникают в виде плотных вращаний эпидермиса в соединительную ткань (рис. 92). Просвет в них появляется позднее.

Зачатки волос (рис. 93) появляются у зародыша человека на третьем месяце внутриутробного развития. По способу своего образования волосы весьма напоминают железы. В противоположность чешуям рептилий и перьям птиц, которые возникают в виде эпидермальных выпячиваний, покрывающих соединительнотканную вырост (сосок), волосы появляются в виде косо направленных плотных цилиндрических впячиваний эпидермиса в соединительную ткань. Позднее в таком отном зачатке появляется просвет — полость наружного волосного

влагалища. Конец волосяного зачатка, несколько вздуваясь, становится волосяной луковицей, в которую вырастает снизу соединительнотканый сосочек с сосудами, питающими развивающийся волос. От луковицы в результате усиленного размножения ее клеток начинает вырастать в еще плотную клеточную массу эпителиального цилиндра конусовидный зачаток волоса. При этом центральные клетки цилиндра ороговевают и распадаются, вследствие чего в плотном эпителиальном цилиндре и получается выше упомянутый центральный канал, постепенно продолжающийся в сторону эпидермиса и в конце концов открывающийся на его поверхности. На месте перехода эпителиального цилиндра в эпидермис волосяной канал идет параллельно поверхности, образуя резкий перегиб.



Оставшиеся несроговевающими клетки эпителиального цилиндра образуют наружное волосяное влагалище. Конусовидный зачаток волоса одет слоем ороговевающих клеток, образующих внутреннее волосяное влагалище. Позже, когда и конец самого волоса достаточно ороговевает, он прорывает внутреннее волосяное влагалище и дальше самостоятельно прокладывает себе дорогу в эпителиальном цилиндре.

К 5—6-му месяцу внутриутробного развития весь плод покрыт волосяным покровом, так называемым lanugo, который позднее отпадает и заменяется новыми генерациями волос лишь на голове.

Рис. 92. Зачатки потовых желез у 5-месячного плода человека в виде плотных вращаний эпидермиса в подлежащую соединительную ткань.

Сальные железы возникают в виде боковых выпячиваний цилиндрического волосяного зачатка (см. рис. 93). Соединительнотканная волосяная сумка и гладкая мышца, поднимающая волос, дифференцируются из мезенхимы.

Молочные железы, произойдя в филогенезе от специфических (апокриновых) потовых желез, отличаются значительно более сложным строением (ветвление конечных отделов и выводных протоков). Они возникают в виде сначала массивных, а затем ветвящихся вращаний кожного эпителия в соединительную ткань. Как и при развитии потовых желез, просвет в них появляется позднее (рис. 94). Зачатки молочных желез появляются в местах «молочных точек», расположенных на «молочных линиях». У многих животных (собаки и др.) вдоль молочных линий развивается по нескольку желез. У человека это встречается лишь в виде аномалии (рис. 95). Еще реже молочные железы и соски возникают в совсем необычных местах (спина, конечности).

РАЗВИТИЕ ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ И ДЫХАНИЯ

Как описано в гл. VIII, кишечная трубка зародыша возникает из крыши желточного мешка. Кишечная энтодерма образует внутренний (нижний) листок зародышевого щитка и одновременно крышу желточного мешка. Вначале она представляет плоскую пластинку клеток, затем выгибается, образуя кишечный желобок. Этот желобок далее замыкается в трубку, в направлении от переднего, а затем и заднего концов к среднему отделу, где дольше всего сохраняется связь полости

кишечной трубки с желточным мешком. На переднем и на заднем концы кишечная трубка долго остается слепо замкнутой. В этих местах ее стенка вплотную прилегает к утолщенным участкам кожной эктодермы соответственно на переднем и на заднем концах тела.

Самый передний отдел кишечной трубки образован не энтодермой, а материалом прехордальной пластинки. Пре-

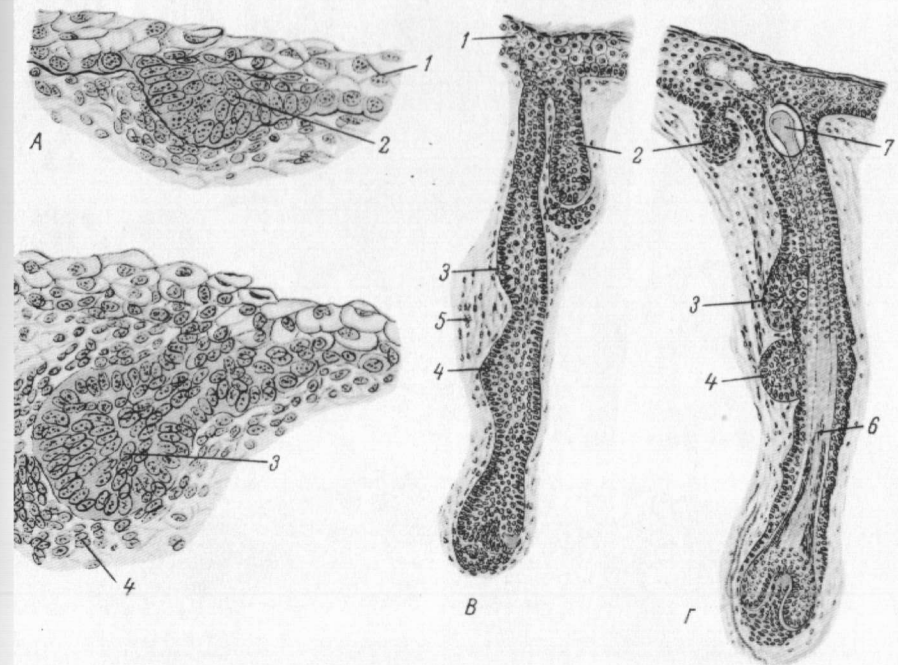


Рис. 93. Развитие волоса у плода человека (по Шафферу).

А — более поздняя закладка волоса у 3-месячного плода: 1 — эпидермис; 2 — зачаток волоса; 3 — зачаток волосяного конуса; 4 — зачаток волосяного сосочка; 5 — соединительная ткань. В, Г — две овальные стадии развития волоса у 5-месячного плода: 1 — эпидермис; 2 — зачаток волоса; 3 — зачаток волосяного конуса; 4 — зачаток волосяной ложи; 5 — мускул — выпрямитель волоса; 6 — волосяной конус; 7 — волосяной канал.

дальняя пластинка представляет собой зачаток со сложными потенциальными возможностями развития. Так, латеральные ее части не входят в состав кишечной трубки, а идут на образование первых двух пар мезодермальных сомитов, дающих начало наружным глазным мышцам. Латеральный участок, разрастаясь, образует эпителиальную выстилку заднего отдела кишечной трубки. Эпителий, образующийся из материала прехордальной пластинки, в противоположность кишечному эпителию является многослойным плоским и относится к эпителиям кожного типа. Следовательно, прехордальную пластинку (по крайней мере частично) можно рассматривать как погружившийся внутрь зародыша участок наружного зародышевого листка — эктодермы, оказывающийся в процессе внутреннего зародышевого листка. Это погружение у позвоночных и человека совершается на очень ранних стадиях развития, еще в процессе гаструляции: прехордальная пластинка первой, еще раньше хордовой пластинки, инвагинирует через дорсальную губу blastopora. В месте соприкосновения переднего, слепого конца кишечной трубки с кожной эктодермой переднего конца тела утолщенная эктодерма

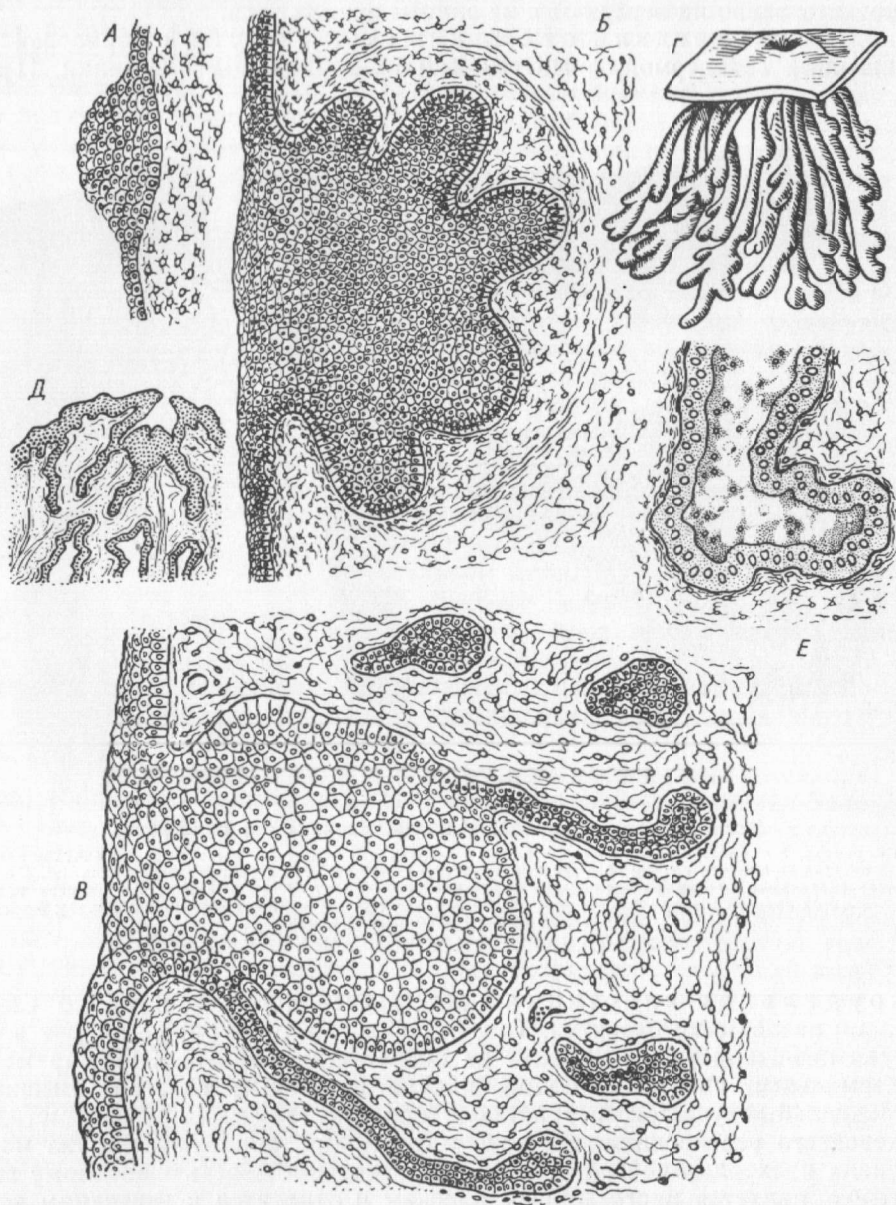


Рис. 94. Развитие молочной железы у зародыша и плода человека (из Паттена).
 А — зачаток молочной железы у зародыша 11 мм длины; Б — зачаток молочной железы у плода 100 мм длины; В — зачаток молочной железы у плода 200 мм длины; Г — реконструкция врастающих эпителиальных тяжей молочной железы у 6-месячного плода; Д — разрез через сосок и молочную железу зрелого плода; Е — концевой отдел молочной железы того же плода под большим увеличением.

зует впячивание — ротовую бухту. Ее дно вместе с эпителием первого конца кишечной трубки представляет первичную глоточную помку. Позднее, когда происходит прорыв глоточной перепонки, дерма ротовой бухты и выстилка передней кишки смыкаются по им разрыва и оказываются постепенно переходящими друг в друга, как они являются частями единой эктодермы и, следовательно, не еродны друг другу. Из эктодермы ротовой бухты развивается эпи-

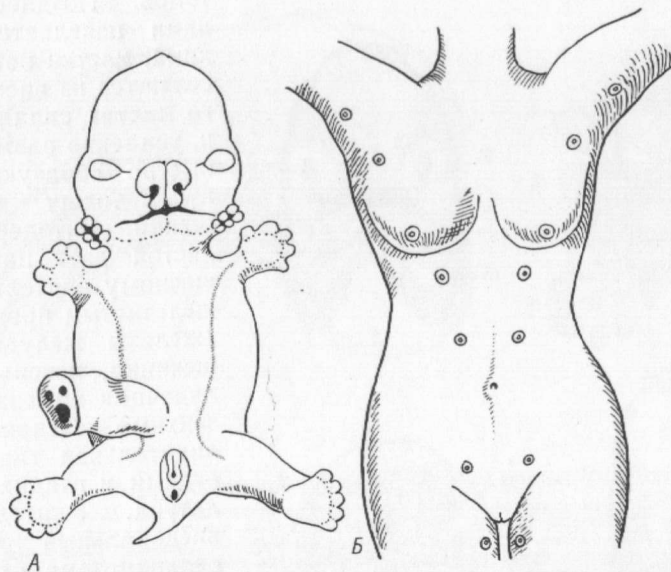


Рис. 95. Схемы расположения „молочных линий“ у зародышей млекопитающих (А) и наиболее обычных мест расположения избыточных сосков и молочных желез, встречающихся у женщин (Б).

ий преддверия ротовой полости, а из материала прехордальной планки — эпителиальная выстилка остальной, большей части ротовой ости, глотки, пищевода и дыхательных путей (от трахеи до легочных веол). Таким образом, граница между производными обоих зачатков ходит примерно по линии зубов. Оба эпителия — эпидермальной природы, поэтому между ними возникает не стык, а постепенный еход.

Ротовая бухта (или впадина) соответствует не только переднему елу дефинитивной ротовой полости (преддверию рта), но и части овой полости. Первоначально обонятельные ямки (см. стр. 158—159) рываются отверстиями (первичными хоанами) в крыше ротовой впаы. Но затем от срастающихся друг с другом верхнечелюстных отроов начинают внутрь впадины расти пластинчатые выросты — нёбные остки, которые и разделяют ротовую впадину на два этажа: верхі — носовую полость, куда теперь и открываются хоаны, и нижний — отовую полость. Позади твердого нёба эти полости сообщаются друг ругим посредством дефинитивных хоан. Позднее развивается носогерегородка, разделяющая носовую полость на правую и левую зные части (рис. 96).

При недоразвитии верхнечелюстных и нёбных отростков ноздри гут сообщаться спереди с ротовым отверстием, причем средняя часть хней губы и твердое нёбо отсутствуют. При меньшей степени недо-

развития верхней челюсти получают уродства типа заячьей губы, а при недоразвитии твердого нёба — типа волчьей пасти.

О развитии жаберных щелей и жаберных карманов (рис. 97) говорилось в гл. VIII.

Кишечная трубка, быстро удлиняясь, образует все более усложняющиеся петлеобразные изгибы (рис. 98). Стенка ее вначале представлена энтодермой и прилегающим к ней висцеральным листком спланхнотомов.

Позднее между ними появляется мезенхима, клетки которой выселяются из висцерального листка спланхнотомов и, усиленно размножаясь, быстро образуют основную толщу кишечной стенки. Энтодермальный листок дает начало кишечному эпителию и его железистым производным (железы желудка и кишечника, печень, поджелудочная железа).

В мезенхиме развивается соединительная ткань с сосудами и гладкая мускулатура. Эпителиальный листок спланхнотомов становится мезотелием серозной оболочки. Первоначально кишечная трубка имеет однородное строение по всей длине. Позднее намечается расширенный участок с утолщенной стенкой — зачаток желудка. Железы желудка и крипты кишечника возникают путем множественных врастаний (выпячиваний) эпителия в мезенхиму с последующей соответственной дифференцировкой клеток, ворсинки кишечника — путем выпячивания

эпителия и подстилающей его мезенхимы в просвет кишки. Ворсинки образуются не только в тонкой кишке, но и в толстой, однако здесь они позднее сглаживаются и исчезают.

Спланхнотомы правой и левой сторон тела, сближаясь над и под кишечной трубкой, образуют мезентерии — спинной (по всей длине кишечной трубки) и брюшной (только в области желудка и передней части двенадцатиперстной кишки). Кишечная трубка оказывается как бы подвешенной на спинном мезентерии, который в силу большой длины кишки и малой протяженности линии прикрепления к стенке тела образует веерообразные складки, за что и получил название брыжейки

Рис. 96. Развитие лица, ротовой и носовой полостей (из Паттена).

Рис. 96. Развитие лица, ротовой и носовой полостей (из Паттена).

А, Б, В — три стадии формирования лица человеческого зародыша (А — стадия 4 недель, 3,5 мм; Б — стадия 5 недель, 6,5 мм; В — стадия 6 недель, 12 мм); Г — поперечный разрез мордочки зародыша свиньи перед срастанием небных отростков и отделением носовой полости от ротовой. 1 — ротовая ямка, прорыв ротовой перепонки; 2 — верхнечелюстной отросток; 3 — нижнечелюстная дуга; 4 — гионная дуга; 5 — назомедиальный отросток; 6 — назолатеральный отросток; 7 — носоглазничная ямка; 8 — нижняя челюсть; 9 — первая жаберная щель; 10 — носовая полость; 11 — ротовая полость; 12 — латеральные небные отростки (еще не сросшиеся); 13 — носовая перегородка; 14 — язык.

Рис. 96. Развитие лица, ротовой и носовой полостей (из Паттена).

Рис. 96. Развитие лица, ротовой и носовой полостей (из Паттена).

Рис. 97. Развитие жаберной области передней кишки (из Паттена).

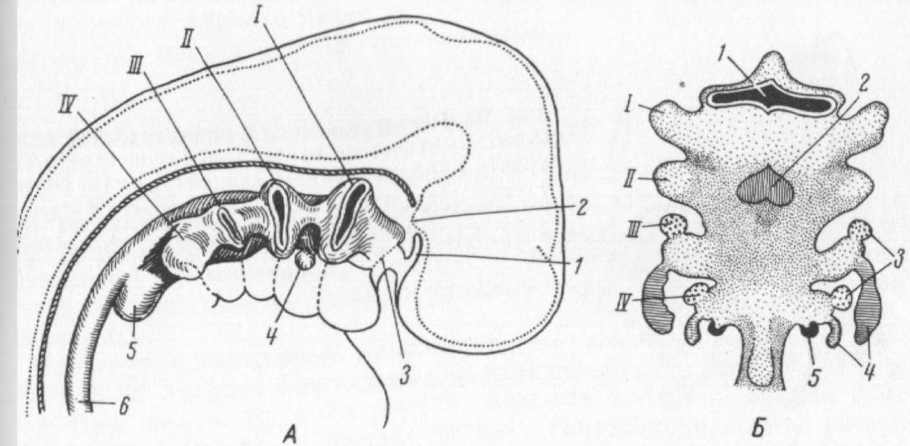


Рис. 97. Развитие жаберной области передней кишки (из Паттена). глоточная область кишки человеческого зародыша 4 мм (4-я неделя развития); 1 — карман Ратке; 2 — вырост воронки промежуточного мозга; 3 — положение ротовой перепонки до ее резорбции; 4 — зачаток щитовидной железы; 5 — зачаток дыхательных путей; 6 — пищевод. Б — схема жаберной области передней кишки зародыша того же возраста, вид с вентральной поверхности: 1 — рот; 2 — зачаток щитовидной железы; 3 — зачатки околощитовидных желез; 4 — зачатки зубной железы; 5 — постбрюшное тельце. Римскими цифрами на А и Б обозначены жаберные карманы.

Зачаток печени имеет вначале вид желобообразного выпячивания утолщенного энтодермального эпителия кишечной трубки. Передняя часть этого выпячивания (pars hepatica), сильно разрастаясь, образует

Рис. 98. Развитие средней кишки. Временное внезародышевое расположение петель кишки у зародыша 23 мм длины (из Паттена).

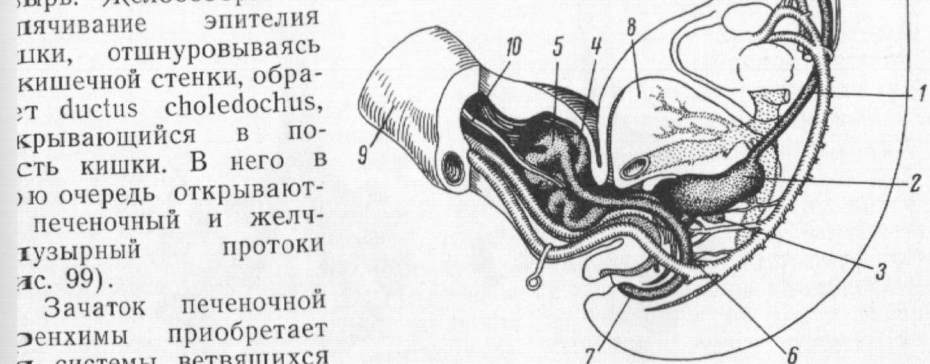


Рис. 98. Развитие средней кишки. Временное внезародышевое расположение петель кишки у зародыша 23 мм длины (из Паттена).

1 — пищевод; 2 — желудок; 3 — поджелудочная железа; 4 — тонкая кишка; 5 — слепая кишка; 6 — толстая кишка; 7 — прямая кишка; 8 — печень; 9 — пупочный канатик; 10 — желчный стелек.

Рис. 98. Развитие средней кишки. Временное внезародышевое расположение петель кишки у зародыша 23 мм длины (из Паттена).

лиальные тяжи приобретают упорядоченное расположение в виде печеночных балок.

Поджелудочная железа образуется из одного непарного дорсального зачатка и из двух парных вентральных. Первый открывается в полость кишки санторининовым протоком (на дорсальной стенке кишки напротив отверстия ductus choledochus), вторые — общим вир-

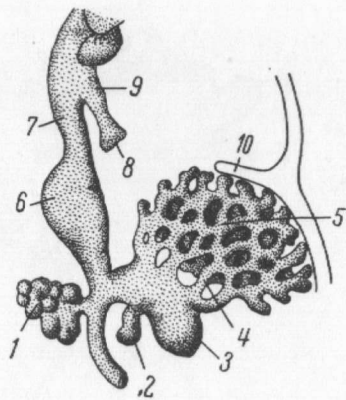


Рис. 99. Развитие печени и поджелудочной железы. Полусхематическое изображение пищеварительного тракта зародыша свиньи длиной 5,5 мм (из Паттена).

1 — дорсальная закладка поджелудочной железы; 2 — вентральная закладка поджелудочной железы; 3 — желчный пузырь; 4 — печеночные протоки; 5 — печеночные трубки; 6 — желудок; 7 — пищевод; 8 — зачаток легких; 9 — трахея; 10 — septum transversum.

сунговым протоком (рядом с отверстием ductus choledochus). Позднее в результате вращений кишечника при его росте и неравномерного роста кишечной стенки оба зачатка — дорсальный и парный вентральный —

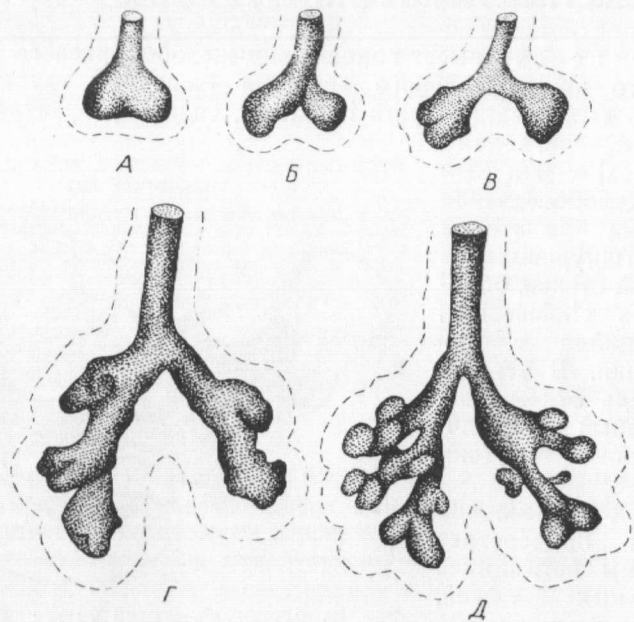


Рис. 100. Развитие легких (пять последовательных стадий дихотомического ветвления эпителиальной закладки воздухоносных путей) (по Хейссу, из Бенига).

Зародыш человека: А — 4 мм; Б — 4,6 мм; В — 5,9 мм; Г, Д — зародыши более поздних стадий.

ликаются и сливаются, а санторининов протоки облитерируются. Как зокринная, так и эндокринная (островковая) части поджелудочной железы имеют общее происхождение из всех трех зачатков органа.

Легкие развиваются как древовидно разветвляющиеся выросты эпителия передней кишки, врастающие в мезенхимную основу (рис. 100). Соответствии с этим эпителиальная выстилка дыхательных путей обнаруживает особенности эпителиев кожного типа. Окончательное развитие эпителия альвеол имеет место лишь после рождения, а именно после первого наполнения легкого воздухом.

РАЗВИТИЕ МОЧЕПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

В развитии мочеполовой системы у зародыша человека находит особенно яркое отражение филогенетическая история этой системы органов в ряду позвоночных. Поэтому для понимания сложной перестройки одышевой выделительной системы у человека необходимо сначала остановиться на развитии органов выделения в филогенезе животного мира.

Наиболее примитивные многоклеточные животные (губки, кишечнополостные) лишены специальных выделительных органов; у них каждая клетка тела имеет возможность выводить продукты обмена в наружную среду (воду). У низших червей (например, плоских) распространены наиболее примитивные органы выделения — протонефриды (рис. 101, А), представляющие собой сильно разветвленные в ткани трубочки, открывающиеся на поверхности кожи выделительными порами. Обычно бывает одна пара протонефридиев на все тело, даже у сегментированных форм (ленточные черви); иначе говоря, нефридии не имеют сегментарного характера. Их разветвления живут в тканях слепо замкнутыми концами, причем каждый из концов образован чаще всего одной крупной клеткой — соленоцистическим пучком длинных жгутиков («мерцательное пламя»), ритмические движения которых гонят ток жидкости в сторону выводного отверстия. Отсутствие кровеносной системы, которая у высших животных забирает продукты обмена из тканей и несет их к почечным нефридиям, компенсируется сильной разветвленностью протонефридиальных трубочек, проникающих во все участки тела.

У высших — кольчатых червей (дождевой червь и др.), у которых имеются вторичная полость тела (целом) и кровеносная система, органы выделения являются метанефридиями, или целомодуктами (рис. 96, Б) — метамерные образования, имеющиеся во многих сегментах тела (в количестве по паре на сегмент). Метанефридии открываются одним воронкообразно расширенным концом в целом, а другой — на поверхности кожи (выделительные поры). Воронка по краям имеет реснички, которые, мерцая, гонят ток жидкости из целомической полости через метанефридий наружу, во внешнюю среду. Метанефридиями являются каналы, имеющие обычно извитой ход, оплетены кровеносными сосудами. При протекании жидкости по каналу из нее в кровь попадает некоторое количество воды, благодаря чему происходит выведение из организма экскретов. В тех сегментах тела, где еще целома развиваются половые клетки, нефридии служат также для выведения наружу половых клеток.

Метанефридии являются прототипом органов выделения позвоночных. Почечные каналы позвоночных являются сильно видоизмененными метанефридиальными трубочками.

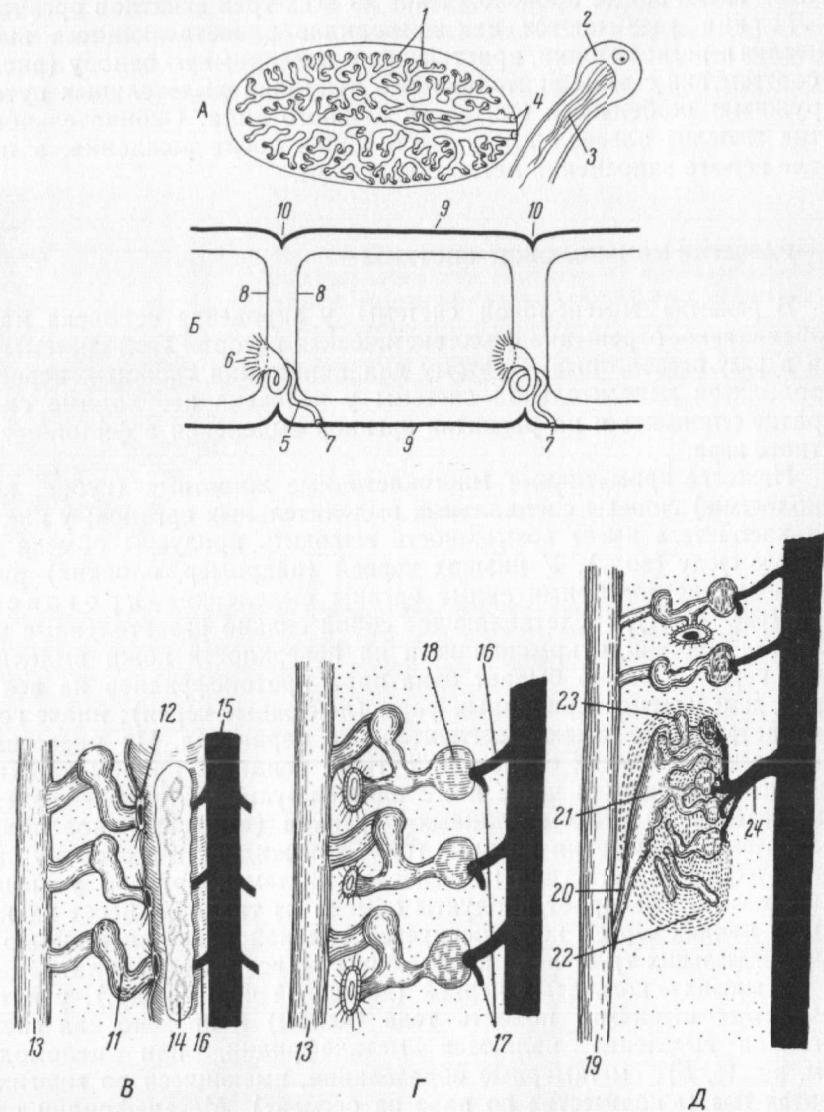


Рис. 101. Схемы строения различных типов выделительных органов.

А — протонефридии (низшие черви); Б — метанефридии (кольчатые черви); В — предпочка (зародыши и личинки низших позвоночных); Г — первичная почка (низшие позвоночные; зародыши высших позвоночных); Д — вторичная почка (высшие позвоночные; изображена развивающаяся вторичная почка зародыша). 1 — солнечные разветвления протонефридия; 2 — то же при большем увеличении (видна крупная клетка — соленодит, протонефридий; 3 — «мерцательное пламя»; 4 — замыкающая слепой конец веточки протонефридия; 5 — канал метанефридия; 6 — его мерцательная воронка, открытая в целом; 7 — выводные отверстия метанефридиев (по паре на сегмент); 8 — стенка целома (вторичной полости тела); 9 — кожный эпителий; 10 — границы между сегментами тела; 11 — каналец предпочки; 12 — его мерцательная воронка, открытая в целом; 13 — проток предпочки (вольфов канал); 14 — гломерулус (клубок кровеносных капилляров, прилегающий снаружи к стенке целома); 15 — артерия; 16 — ее сегментарные веточки (приносящие артерии); 17 — выносящие артерии; 18 — мальпигиево тельце, содержащее мальпигиев капиллярный клубочек; 19 — проток первичной почки (вольфов канал); 20 — мочеточник; 21 — лоханка; 22 — метанефрогенная ткань; 23 — развивающиеся каналцы вторичной почки; 24 — почечная артерия.

Во филогенезе позвоночных произошла последовательная смена трех форм выделительных органов: предпочки (pronephros), первичной почки (mesonephros) и вторичной почки (metanephros). Эти же три формы выделительных органов сменяют друг друга и при развитии зародыша у низших позвоночных и человека.

Предпочка (см. рис. 96, В), по-видимому, функционировала у вымерших предков позвоночных в их взрослом состоянии. Из современных позвоночных во взрослом состоянии снабжены предпочками лишь некоторые наиболее примитивные формы (миксины из круглоротых, некоторые низшие рыбы). У большинства низших позвоночных (рыбы, амфибии) предпочка функционирует лишь в зародышевом или личиночном состоянии, а у взрослых форм замещается первичной почкой.

Характерными чертами предпочки являются: локализация в области наиболее краниальных сегментов тела, например, у саламанок уже начиная с третьего и четвертого сегментов (отсюда другое ее название — головная почка), малое количество сегментов, в которых имеются каналцы (от 2 до 4), наличие каналцев предпочки в количестве лишь одной пары на каждый из этих сегментов, наличие широкой мерцательной воронки, открывающейся в целом, и отсутствие непосредственной функциональной связи с кровеносной системой. Канальцы предпочки открываются, в отличие от метанефридиев кольчатых червей, непосредственно на поверхность кожи, а в общий (парный) канал или проток предпочки, который тянется к заднему концу тела и здесь открывается в клоаку, т. е. в задний отдел кишечника¹. Таким образом, продукты обмена, собираемые кровью из всех тканей и органов тела, поступают из кровеносных сосудов, образующих около определенных месток стенки целома сосудистые клубки (гломерулы), во вторичную полость тела. Отсюда через каналцы предпочки они поступают в канал предпочки, далее в клоаку и выводятся во внешнюю среду.

У животных с функционирующей предпочкой (например, зародыш рыбы, личинок амфибий) ее каналцы возникают следующим образом. Нефротомы нескольких (двух-четырех) наиболее краниальных сегментов тела становятся полыми и вытягиваются в виде каналцев. В этом дорсальные, слепо замкнутые концы каждой пары каналцев соединяются от сомитов, заворачивают назад и растут каудально, срастая с такими же загнутыми назад концами других, следующих за ними пар каналцев. В результате такого срастания дорсальных концов двух-четырех передних пар нефротомов возникает пара длинных каналов — протоков предпочки, которые продолжают расти в каудальном направлении своими слепыми концами, пока не дорастут до клоаки, которую затем и открываются. Вентральные же концы этих пар нефротомов сохраняют связь со спланхнотомами. Их полости открываются в целом отверстиями. Позднее, по мере разрастания каналцев предпочек их вентральные концы расширяются в виде воронок, края которых выстланы клетками с длинными мерцательными ресничками.

Первичная почка (или вольфово тело), являющаяся девятиклеточным органом выделения у подавляющего большинства низших позвоночных, представляет собой значительно более сложный орган (см. рис. 101, Г и 102, А). Характерными ее чертами являются следующие: локализация в области туловищных сегментов (отсюда другое название — туловищная почка), большое количество (десятки) сег-

¹ Клоакой называют задний отдел кишечника в том случае, если в него открываются отверстия выделительных органов и половых путей.

ментов тела, в которых имеются ее каналцы, а также ветвление каналцев (благодаря чему на каждый сегмент может приходиться не по паре, а по несколько, иногда по многу пар каналцев). Существенным отличием первичной почки от предпочки является установление непосредственной связи ее каналцев (возникающих первоначально тем же способом, что и каналцы предпочки) с кровеносной системой. От каналцев первичной почки отходят полые выросты, заканчивающиеся слепыми расширениями. Слепые концы этих расширений впячиваются (наподобие гастролы ланцетника или наподобие глазного бокала), и в возникшие впячивания вырастают веточки аорты (приносящие артерии), образующие здесь капиллярные клубочки. Из крови, приносимой этими сосудами, продукты азотистого обмена фильтруются сквозь эндотелий капилляров и эпителий концевых капсул в полость каналцев первичной почки. Канальцы первичной почки открываются в специальную пару длинных каналов — каналы первичной почки, или вольфовы каналы, которые направляются к

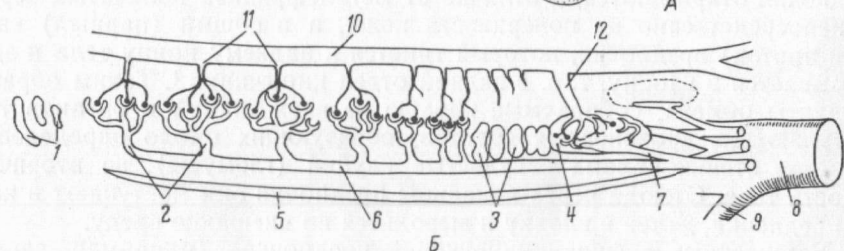
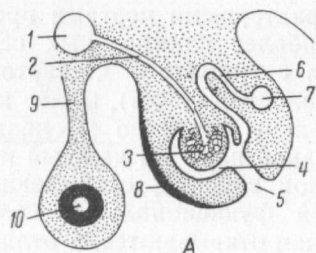


Рис. 102. Развитие почек у зародыша человека.

А — схема первичной почки на поперечном разрезе зародыша (по Кейбелю из А. А. Заварзина): 1 — аорта; 2 — ее сегментарная веточка (приносящая артерия); 3 — мальпигиев (капиллярный) клубочек; 4 — капсула Шумлянского — Боумена; 5 — мерцательная воронка, открытая в целом; 6 — каналец первичной почки; 7 — вольфов канал; 8 — зачатковый эпителий (закладка гонады); 9 — брыжейка; 10 — кишечная трубка. Б — схема взаимоотношений предпочки, первичной и вторичной почки, мюллерова и вольфова каналов у зародыша человека (ориг.): 1 — рудиментарные каналцы предпочки; 2 — каналцы первичной почки (ветвящиеся); 3 — еще не дифференцировавшиеся нефротомы (будущие каналцы первичной почки); 4 — метанефрогенный зачаток; 5 — мюллеров канал; 6 — вольфов канал; 7 — мочеточник; 8 — клоака; 9 — аллантоис; 10 — аорта; 11 — ее сегментарные веточки; 12 — почечная артерия.

заднему концу тела и здесь впадают в клоаку. Это те же каналы, в которые первоначально открывались каналцы предпочки. У наиболее примитивных из низших позвоночных, например у акул, каналцы, наряду с капсулами и кровеносными клубочками, сохраняют также и воронки, открывающиеся в целом. У большинства же рыб и у амфибий воронки, возникая в процессе формирования каналцев, затем исчезают, и каналцы первичной почки теряют непосредственную связь с целомом. Следовательно, в отличие от каналцев предпочки, в данном случае продукты обмена поступают в выделительные органы не из вторичной полости тела, а непосредственно из крови, что является значительным усовершенствованием выделительной функции.

У высших позвоночных предпочка закладывается в виде рудимента, функционирующим органом выделения в зародышевой жизни является первичная почка, а во второй половине эмбрионального развития редуцируется и эта последняя, и на смену ей образуется новая, в т о р и ч н а я

почка (см. рис. 101, Д), которая и является дефинитивной (окончательной) почкой у взрослых Amniota. Характерными чертами вторичной почки являются: локализация в наиболее каудальных сегментах туловища (отсюда другое ее название — тазовая почка), огромное количество каналцев и, соответственно, кровеносных клубочков (следовательно, еще более тесная связь с кровеносной системой), отсутствие сегментарности как в развитии и строении почечной паренхимы, так и кровоснабжении (одна пара почечных артерий). Мочевыводящими органами вторичной почки являются мочеточники, открывающиеся у одних рыб в клоаку, у других в мочевой пузырь, развивающийся как выпячивание клоаки (и представляющий собой у высших позвоночных производное проксимальной части аллантоиса).

Переходя к развитию почки у человека, необходимо напомнить, что материалом для образования почечных каналцев служат у зародыша специальные зачатки — сегментные ножки, или нефротомы (см. рис. 102, Б). У высших позвоночных они вначале являются плотными образованиями. В передних и средних сегментах тела материал нефротомов сегментируется. В силу отставания дифференцировки задних сегментов тела по сравнению с лежащим впереди размеры нефротомов делаются кзади все меньшими и располагаются они все более краниально, а наиболее каудально масса нефротомов остается даже совсем несегментированной и образует с каждой стороны тела так называемый метанефрогенный тяж.

Предпочка у млекопитающих и человека, как сказано, закладывается в виде рудиментарного образования. Сегментные каналцы остаются сильно недоразвитыми, не образуют воронок и не вступают в связь с целомом. Не образуются и кровеносных клубочков (гломерул). Такая рудиментарная предпочка, разумеется, не может нести выделительной функции и вскоре совершенно редуцируется.

Первичная почка развивается из множества туловищных нефротомов, причем, в отличие от первичной почки акул и рыб, ее каналцы не образуют воронок и не вступают в связь с целомом. Канальцы первичной почки ветвятся, и на их слепо заканчивающихся в мезенхиме концах образуются капсулы с вырастающими в них сосудистыми клубочками. Первичная почка, как и предпочка, развивается в виде метамерного образования, однако после того, как в каждом сегменте тела ее каналцы, ветвясь, дают начало многим каналцам (соответственно, мальпигиевым тельцам), первичная почка становится срастающимся образованием, каналцы соседних сегментов перетягиваются друг с другом и метамерное строение в значительной степени утрачивается. Оно остается полностью выраженным лишь в сегментарном характере кровоснабжения первичной почки, поскольку в каждом сегменте к первичным почкам отходит от аорты по паре артериальных точек. Отводящие сосуды клубочков так же сегментарно впадают в кардинальную вену.

Если вначале предпочка и первичная почка имеют общий поток (вольфов канал, или проток), то затем этот канал подразделяется на два, из которых один относится к предпочке, а другой — к первичной почке. При этом у низших позвоночных, например у акул, у которых предпочка в зародышевом периоде является функционирующим органом, канал предпочки отщепляет от себя канал первичной почки, который короче первого, поскольку начинается не в наиболее краниальных сегментах. Это отщепление происходит путем продольной перетяжки и последующего отщипывания, идущих постепенно в направлении впереди назад. Канал, относящийся только к предпочке, с момента обо-

собрания от него канала первичной почки получает название мюллера канала. Канал первичной почки сохраняет название вольфова канала. Иначе говоря, на ранних стадиях развития название вольфова канала относится к общему протоку предпочки и первичной почки, а на более поздних оно относится только к каналу первичной почки, тогда как каналу предпочки, хотя он и возник раньше его, дают новое название мюллера канала. У зародышей и личинок низших позвоночных канальцы предпочки открываются (после обособления вольфова протока) именно в мюллеров канал.

Что касается высших позвоночных, в частности млекопитающих и человека, то здесь рудиментарные канальцы предпочки не образуют никакого протока. Образующийся вольфов канал есть проток только первичной почки. Позднее от его стенки постепенно в направлении спереди назад отщепляется плотный клеточный тяж, который затем приобретает просвет и становится мюллеровым каналом. Иначе говоря, здесь канал, соответствующий протоку предпочки (хотя и не вступающий в связь с ее канальцами), возникает путем отщепления от филогенетически более позднего образования — канала первичной почки. Такие обратные, по сравнению с селажиями, отношения объясняются именно тем, что предпочка редуцирована и потому ее проток возникает с запозданием.

Вольфовы и мюллеровы протоки открываются в клоаку независимо друг от друга, отдельными отверстиями. При этом правый и левый вольфовы протоки имеют каждое свое отверстие, тогда как правый и левый мюллеровы протоки у зародышей высших позвоночных недалеко от места впадения в клоаку сливаются в один непарный канал, который и открывается в клоаку соответственно одним непарным отверстием. Поскольку мюллеров канал лишен связи с почечными канальцами, он начинается на переднем своем конце слепым расширением.

Вторичная, или окончательная, почка начинает формироваться у зародыша человека из материала метанефрогенных тяжей, представляющих собой несегментированную массу нефротомов нескольких каудальных сегментов туловища. В этой массе так называемой «метанефрогенной ткани» (представляющей на деле не ткань, а малодифференцированный зачатковый клеточный материал) дифференцируются почечные канальцы первоначально в виде глотных тяжей, в которых позднее появляется просвет. Расширенные слепые концы канальцев вступают в контакт с растущими в метанефрогенные тяжи разветвлениями почечных артерий, и так возникают мальпигиевы тельца. Противоположные концы канальцев вступают в соприкосновение с выростами почечной лоханки, которая образуется следующим образом.

От обоих вольфовых протоков недалеко от места их впадения в клоаку возникает по одному слепому выросту, которые растут в направлении к зачаткам вторичных почек и вырастают в них. Эти выросты становятся мочеточниками, а их расширенные концы, вросшие в метанефрогенный зачаток, становятся лоханками. Дифференцировка почечных канальцев из «метанефрогенной ткани» идет в направлении от участков ближайших к лоханкам к поверхностным слоям метанефрогенных зачатков. В самых поверхностных слоях даже долгое время после рождения остается малодифференцированный метанефрогенный клеточный материал, из которого продолжают дифференцироваться новые мочевые канальцы.

Первичные почки (вольфовы тела) у зародыша ко второму месяцу развития становятся весьма объемистыми образованиями и, выпячивая целомическую стенку, сильно вдаются во вторичную полость тела. На

сальных сторонах вольфовых тел возникают зачатки гонад в виде валиков овальной формы (рис. 103), называемых половыми адками. Вначале эти зачатки являются индифферентными, т. е. ни во внешней форме, ни на гистологических срезах нельзя отличить яичи от семенников. Первичные половые клетки мигрируют в зачатки ад из желточного мешка (см. гл. I) и внедряются в целомический телий, покрывающий зачаток гонады (вернее, входящий в состав

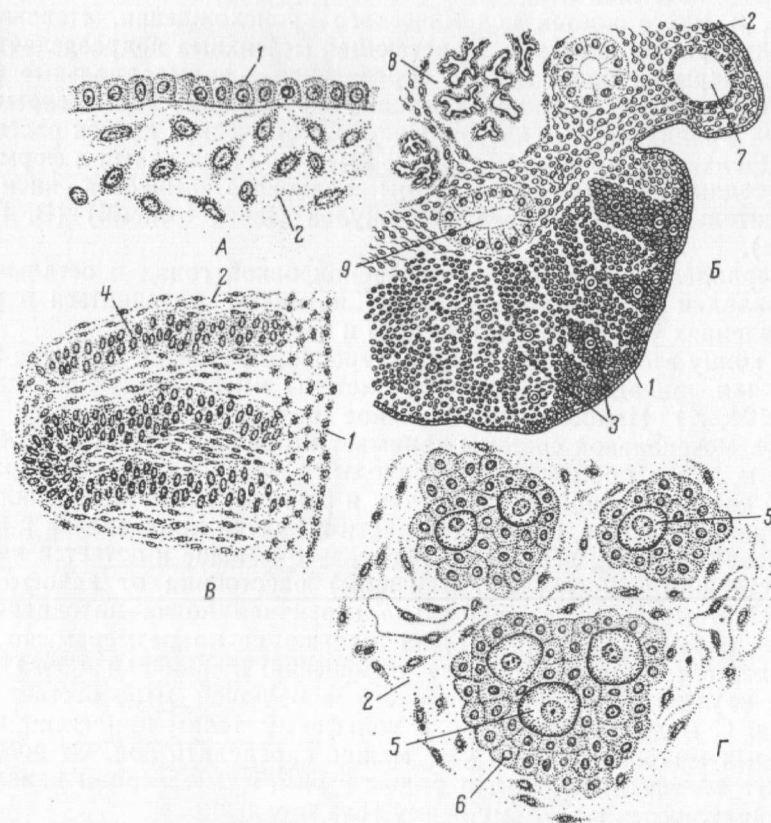


Рис. 103. Развитие гонад (частично из Паттена).

А — зачатковый эпителий и прилегающая мезенхима раннего зачатка гонады; Б — индифферентный зачаток гонады 6-недельного зародыша человека; В — формирование эпителиальных тяжей (зачатков извитых семенных канальцев) в зачатке семенника; Г — яйценосные шары в зачатке яичника. 1 — зачатковый эпителий; 2 — мезенхима; 3 — погружные разрастания зачаткового эпителиа; 4 — эпителиальные тяжи — зачатки извитых семенных канальцев; 5 — оогонии; 6 — фолликулярные клетки; 7 — проток первичной почки; 8 — мальпигиевы тельца первичной почки; 9 — первичнопочечные канальцы.

о зачатка) и именуемый зачатковым эпителием. Размножаясь в слое зачаткового эпителиа, первичные половые клетки становятся мелкими и делаются неотличимыми от его клеток. Зачатковый эпителий врастает тяжами в подлежащую мезенхиму (погружной рост), причем в составе этих тяжей содержатся как потомки первичных половых клеток и клетки целомического происхождения. Позднее (конец 2-го месяца внутриутробного развития) начинается гистологически выраженная половая дифференцировка зачатков гонад. В случае зародыша мужского пола эпителиальные тяжи, сильно удлиняясь и извиваясь,

превращаются в извитые семенные каналы. Половые элементы в них становятся сперматогониями, а клетки целомического происхождения образуют сертолиев синцитий. В случае зародыша женского пола участки эпителиальных тяжей в глубоких частях гонады (будущем мозговом веществе яичника) редуцируются, а в периферических частях (корковое вещество) разбиваются врастающей в них мезенхимой на кучки клеток — яйценозные шары. В каждом яйценосном шаре содержится по несколько потомков первичных половых клеток, ставших теперь оогониями, и много клеток целомического происхождения, становящихся фолликулярными клетками. Врастающая мезенхима подразделяет яйценозные шары на более мелкие образования — примордиальные фолликулы, содержащие по одному оогонию, окруженному одним слоем уплощенных фолликулярных клеток. Часть целомических клеток рассеивается в мезенхиме и принимает участие вместе с ее клетками в формировании соединительнотканной стромы коркового вещества яичника и соединительнотканых слоев фолликулов (theca folliculi) (В. П. Михайлов).

Параллельно с половой дифференцировкой гонад и остальные части закладки мочеполовой системы начинают развиваться в разных направлениях у зародышей мужского и женского пола.

К концу второго месяца внутриутробного развития человека индифферентная закладка мочеполовой системы имеет следующее строение (рис. 104, А). Наиболее краниальное положение среди всех других органов мочеполовой системы занимает вторичная почка. Это объясняется тем, что в процессе роста зародыша увеличиваются как размеры задней части туловища в целом, так и размеры вторичной почки, тогда как первичная почка, прекращая расти и будучи прикреплена к брюшине паховой области, делается относительно меньше и остается на прежнем (ставшем относительно меньшим) расстоянии от заднего конца тела. Поэтому если первоначально вторичная почка находилась каудальнее первичной почки и была меньше ее по размерам, то теперь наблюдаются противоположные отношения: первичная почка оказывается каудальнее вторичной и все в большей мере отстает от нее в росте. С медиальных сторон к вольфовым телам прилегают гонады, в которых микроскопически уже можно определить пол. От вольфовых тел идут вольфовы каналы, а рядом с ними — мюллеровы каналы; все они направляются к заднему концу тела зародыша.

К этому времени клоака перегораживается на два отдела («этажа») — дорсальный и вентральный — фронтальной перегородкой, врастающей в ее просвет со стороны боковых стенок. Дорсальный отдел отходит к кишке и становится ее ректальным отделом. Вентральный отдел отходит к мочеполовой системе и получает название мочеполового синуса. Именно в этот вентральный отдел бывшей клоаки, в мочеполовой синус, и открываются вольфовы каналы (правый и левый отдельно, парой отверстий) и мюллеровы каналы (одним общим отверстием). От вентральной стенки мочеполового синуса отходит аллантоис, проксимальная (т. е. ближайшая к мочеполовому синусу) часть которого позднее становится мочевым пузырем. Дистальная часть аллантоиса, так называемый урахус, позднее редуцируется, а соединительнотканная часть его становится пупочнопузырной связкой (ligamentum vesicoumbilicale). От каудальных участков вольфовых протоков отходят к вторичным почкам мочеточники. При утолщении стенки мочеполового синуса эти каудальные отделы вольфовых протоков врастают в стенку мочеполового синуса, в результате чего мочеточники оказываются впадающими сюда же независимо от вольфовых протоков. Далее в силу неравномерного

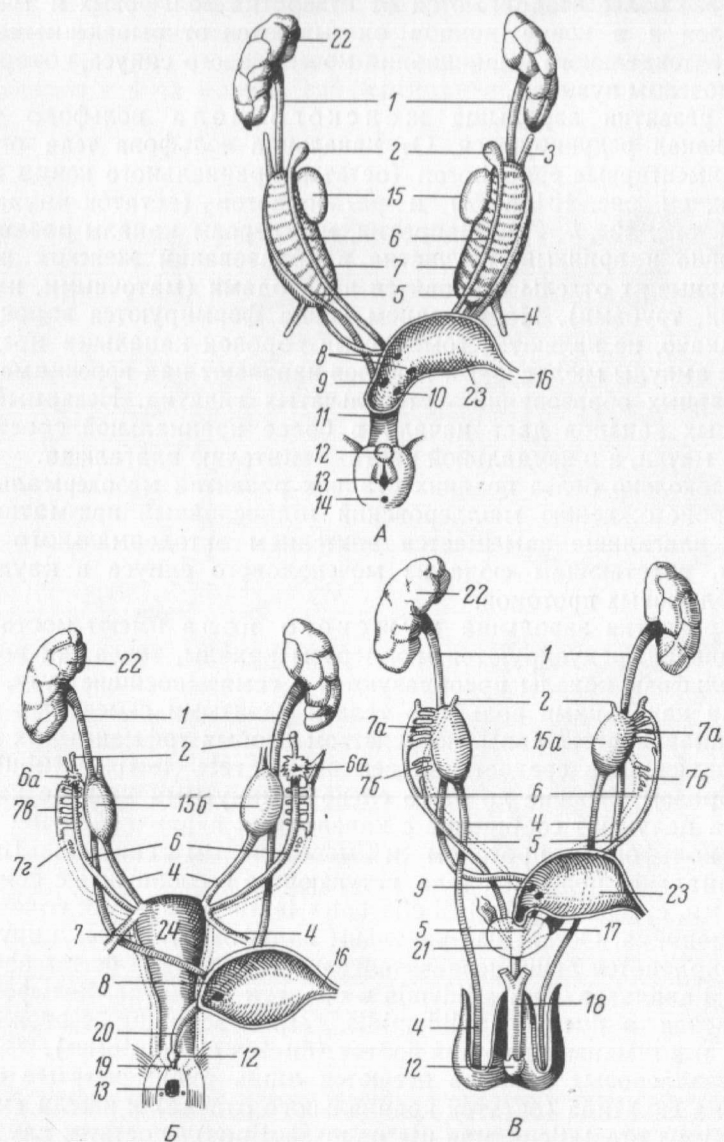
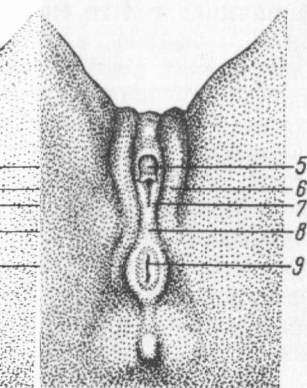


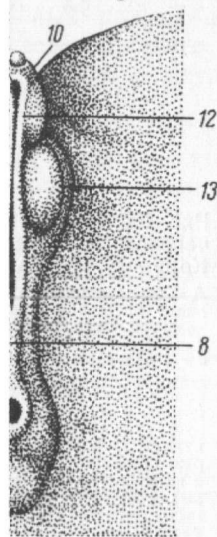
Рис. 104. Индифферентная закладка мочеполовой системы и ее дальнейшее развитие у зародышей женского и мужского пола (по Корнингу, из А. А. Заварзина).

А — индифферентная закладка; Б — ее дальнейшее развитие у зародыша женского пола; В — развитие закладки мочеполовой системы у зародыша мужского пола. 1 — мочеточник; 2 — расширенный конец мюллерова протока (А) и стельчатая гилатидла (Б, В); 3 и 4 — связки вольфова тела и половой железы; 5 — вольфовы протоки; 6 — мюллеровы протоки; 6а — воронки яйцеводов; 7 — вольфовы тела; 7а — epididymis; 7б — paradidymis; 7в — eroorhogon; 7г — rizoorhogon; 8 — отверстие мочеточника; 9 — отверстия мюллеровых протоков (А), uterus masculinus (В); 10 — отверстия вольфовых протоков; 11 — мочеполовой синус; 12 — половой бугорок, головка полового члена; 13 — половая щель (А); vestibulum vaginae (Б); 14 — anus; 15 — гонада (индифферентная закладка); 15а — семенник; 15б — яичник; 16 — urachus; 17 — vesicula seminalis; 18 — пещеристые тела; 19 — отверстие женского мочеиспускательного канала; 20 — мочеиспускательный канал; 21 — предстательная железа; 22 — вторичная почка; 23 — мочевой пузырь; 24 — матка.

е пи быстром росте плода
мени подтягивая семенники
ти.



В



Д

и Кейбелю, Сценес и

им); (пол внешне неразличим);
ней
тия
ны.
ик;
ис;
ий
м);
рых органов у зародышей
ательные стадии развития
м (Г) и 5,3 мм (Д) длины.
адки; 4 — половой валик;
— *garhe pefine*; 9 — anus;
еса в моченспускательный
из него мошонки.

ВЗАИМНОСВЯЗАННОСТИ

являющаяся лимфатическая) явля-
ется мезенхимы. По мнению
но относится, в частности,
к сосудам, полость сосуди-

русла есть участок или производное первичной полости тела, или
ти дробления.

днако наряду с этим существует предположение, что сосудистая система фило-
гетически возникла как система сильно разветвившихся выростов вторичной полости
или целома. Соответственно эндотелиальная выстилка сосудов рассматривается
идоизменившийся в филогенезе целомический эпителий (Гаусманн, 1928,
Хлопин, 1946). Возникновение сосудистого эндотелия из мезенхимы в эмбриоге-
огласно этой точке зрения, является лишь кажущимся; в действительности же
ний сосудов берет начало из особого сосудистого зачатка — ангиобласта, клетки
о приращиваются к мезенхиме. Этот вопрос продолжает оставаться спорным
ается в дальнейшем экспериментальном выяснении.

первые сосуды у зародышей высших позвоночных появляются
внутри внезародышевых частей — желточного мешка, а, в частно-
высших приматов и человека — также хориона. В мезенхимном
стенки желточного мешка и хориона сосуды возникают в форме
рых клеточных кучек — кровяных островков, сливающихся
в сеть, причем периферические клетки перекладин этой сети, уп-
сь, дают начало эндотелию, а глубже лежащие, округляясь, кро-
клеткам. В теле же зародыша сосуды развиваются в форме
и, не содержащих кровяных клеток. Лишь позднее, после установ-
связи сосудов тела зародыша с сосудами желточного мешка,
лом биения сердца и возникновения кровотока, кровь попадает
удов желточного мешка в сосуды зародыша. Эритроциты, обра-
еся в первом кроветворном органе зародыша — желточном меш-
рвичные эритроциты), — содержат ядро и имеют сравнительно
ие размеры.

Сосуды желточного мешка образуют так называемый желточ-
круг кровообращения. У многих млекопитающих он не
связывает желточный мешок с сосудами самого зародыша, но
них стадиях развития играет большую роль в установлении связи
ша с материнским организмом, так как сосуды желточного мешка
ую прилегают к трофобласту и участвуют в газообмене между
матери и кровью зародыша. Лишь позднее эта функция пере-
ходит к пупочному (аллантаидальному) кругу кровообращения. В связи
большей редукцией желточного мешка у человека по сравнению
ю с рептилиями и птицами, но и с большинством млекопита-
желточный круг кровообращения у зародыша человека несколько
изменяется в своем развитии сравнительно с плацентарным (алланта-
идальным, или пупочным) кругом кровообращения. Желточный круг
кровообращения не участвует в газообмене между кровью матери и
зародыша, с самого начала (с конца третьей недели развития)
соединяется с материнскими сосудами пупочного (плацентарного) круга кровообра-
щения. Соответственно этому и кроветворение, в отличие от птиц и
животных млекопитающих, успевает раньше начаться в соедини-
тельной ткани хориона, чем в стенке желточного мешка.

Помимо других сосудов в теле зародыша образуются сердце, аорта
и вены, так называемые кардинальные вены (см. рис. 81, 107).
Первичная кровеносная система закладывается первоначально в виде двух полых трубок, со-
стоящих только из эндотелия и располагающихся в шейной области
между энтодермой и висцеральными листками правого и
левого планхнотомов. Зародыш в это время (в начале третьей недели
развития) имеет вид зародышевого щитка, т. е. как бы распластан над
желточным мешком, и его кишка еще не обособилась от желточного
мешка, а представляет собой крышу последнего. По мере обособления
кишки от внезародышевых частей, образования вентральной

сторон тела и формирования кишечной трубки парные закладки сердца сближаются друг с другом, смещаются в медиальное положение под передней частью кишечной трубки и сливаются. Таким образом, закладка сердца становится непарной, приобретая форму простой эндотелиальной трубки. Участки спланхнотомов, прилегающие к эндотелиальной закладке сердца, несколько утолщаются и превращаются в так называемые миоэпикардальные пластинки. Позднее за счет миоэпикардальных пластинок дифференцируются как волокна сердечной мышцы (миокард), так и эпикард. В дальнейшем примитивное трубчатое сердце зародыша, напоминающее трубчатое сердце взрослого ланцетника, претерпевает сложные изменения формы, строения и расположения (рис. 107).

Задний расширенный отдел трубчатого сердца (венозный синус) принимает в себя венозные сосуды, передний суженный конец продолжается в артериальный проток (truncus arteriosus), дающий начало главным артериальным сосудам (аортам). Задний венозный и передний артериальный отделы сердечной трубки вскоре отделяются друг от друга поперечной перегородкой. Суженный в этом месте просвет сердечной трубки представляет собой ушковый канал (canalis auricularis). Сердце делается двухкамерным (наподобие сердца взрослых круглоротых и рыб).

Вследствие усиленного роста в длину, опережающего рост окружающих частей зародыша, сердце образует несколько изгибов. Венозный отдел смещается краниально и охватывает с боков артериальный конус, а сильно разрастающийся артериальный отдел смещается при этом каудально. Каудальный расширенный отдел представляет собой зачаток обоих желудочков, ушковый канал соответствует атриовентрикулярным отверстиям. Краниальный венозный отдел, охватывающий артериальный конус, является зачатком предсердий. Затем благодаря образованию сагиттальных перегородок сердце из двухкамерного становится четырехкамерным, как это характерно для всех взрослых высших позвоночных. Ушковый канал разделяется на правое и левое атриовентрикулярные отверстия. В первоначально сплошной перегородке предсердий появляется большое отверстие — овальное окно (foramen ovale), через которое кровь из правого предсердия переходит в левое. Обратному току крови препятствует образующийся из нижнего края овального окна клапан, запирающий это отверстие со стороны левого предсердия. В перегородке желудочков на вентральной стороне около ушкового канала долго сохраняется отверстие (foramen Panizzae), которое у рептилий существует в течение всей жизни.

Артериальный проток подразделяется перегородкой на аорту, выходящую из левого желудочка, и легочную артерию, выходящую из правого. Клапаны возникают как складки эндокарда.

Сердце начинает функционировать чрезвычайно рано, еще тогда, когда оно находится в области шеи зародыша (на четвертой неделе внутриутробного развития). Позже параллельно с описанными процессами его формирования оно смещается из шейной области вниз в грудную полость, сохраняя, однако, симпатическую иннервацию от верхнего шейного ганглия пограничного ствола. В то же время общая вторичная полость тела зародыша разделяется диафрагмой на грудную и брюшинную, а грудная подразделяется в свою очередь на перикардальный и плевральный отделы.

Еще когда сердце имеет форму эндотелиальной трубки, передний конец его (артериальный проток) дает начало двум крупным сосудам — дугам аорты, которые, огибая с боков переднюю кишку, перехо-

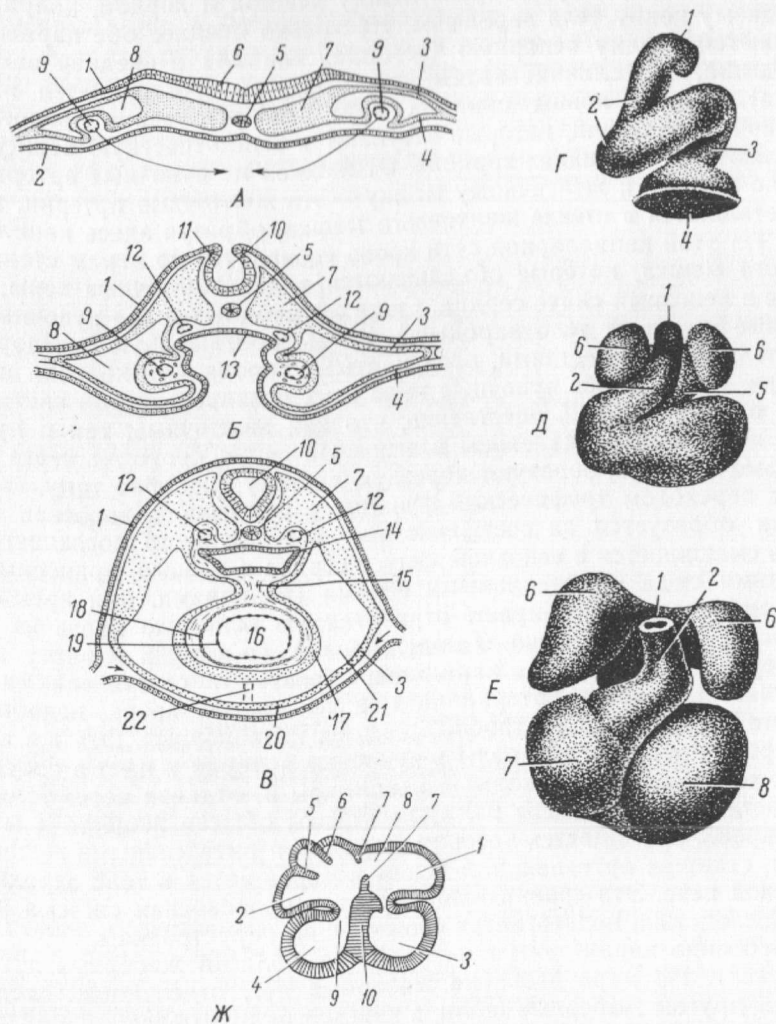


Рис. 107. Развитие сердца [по Штралю, Гису и Борну, из А. А. Заварзина].

А — В — поперечные разрезы зародышей на трех последовательных стадиях формирования трубчатой закладки сердца; А — две парные закладки сердца; Б — их сближение; В — их слияние в одну непарную закладку; 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — парietальный листок мезодермы; 4 — висцеральный листок; 5 — хорда; 6 — нервная пластинка; 7 — сомит; 8 — вторичная полость тела; 9 — эндотелиальная закладка сердца (парная); 10 — нервная трубка; 11 — ганглиозные (нервные) валики; 12 — нисходящая аорта (парная); 13 — образующаяся головная кишка; 14 — головная кишка; 15 — спинная сердечная брыжейка; 16 — полость сердца; 17 — эпикард; 18 — миокард; 19 — эндокард; 20 — околосердечная сумка; 21 — перикардальная полость; 22 — редуцирующаяся брюшная сердечная брыжейка. Г — Е — три стадии развития наружной формы сердца: 1 — артериальный проток (конус); 2 — колено артериального отдела; 3 — венозный отдел; 4 — венозный синус; 5 — ушковый канал; 6 — ушки сердца; 7 — правый желудочек; 8 — левый желудочек. Ж — разрез сердца зародыша на стадии формирования перегородок: 1 — левое предсердие; 2 — правое предсердие; 3 — левый желудочек; 4 — правый желудочек; 5, 6 — valvula venosa; 7 — перегородка предсердий; 8 — овальное отверстие; 9 — атриовентрикулярное отверстие; 10 — перегородка желудочков.

дят на дорсальную сторону тела и здесь в виде двух спинных аорт, правой и левой, в промежутке между кишкой и хордой, направляются к заднему концу тела зародыша. Несколько позднее обе парные аорты сливаются в одну непарную (возникая сначала в средней части тела зародыша, это слияние затем постепенно распространяется вперед и назад). Задние концы спинных аорт непосредственно продолжают в пупочные артерии, которые вступают в амниотическую ножку и разветвляются в ворсинках хориона. От каждой из пупочных артерий отходит по веточке к желточному мешку — это желточные артерии, которые разветвляются в стенке желточного мешка, образуя здесь капиллярную сеть. Из этой капиллярной сети кровь собирается по венам стенки желточного мешка, которые объединяются в две желточные вены, впадающие в венозный синус сердца. Сюда же впадают и две пупочные вены, которые несут в тело зародыша кровь, обогащенную кислородом и питательными веществами, воспринятыми ворсинками хориона из крови матери. Позднее обе пупочные вены в их внезародышевой части сливаются в один ствол. Существенно, что как желточные, так и пупочные вены перед своим впадением в венозный синус проходят через печень, где, разветвляясь, образуют воротную систему (подобно тому, как позднее, с переходом трофической функции к кишечнику, воротная система печени образуется за счет венозных сосудов этого последнего). Эта кровь смешивается в венозном синусе сердца с кровью, приносимой впадающими сюда кардинальными венами (передними, или яремными, и задними), которые собирают отработанную венозную кровь из мелких вен всего тела зародыша. Таким образом, из сердца в аорту и далее в артериальную сеть тела зародыша, образуемую ответвлениями аорты, поступает не чистая артериальная, а смешанная кровь, подобно тому как это имеет место у взрослых низших позвоночных. Эта же смешанная кровь поступает из аорты в пупочные артерии и идет в сосуды ворсинок хориона, где переходит в капилляры и, отдавая через толщу трофобласта углекислый газ и другие отходы обмена веществ в материнскую кровь, обогащается здесь кислородом и питательными веществами. Такая, ставшая артериальной, кровь возвращается в тело зародыша по пупочной вене. Эта сравнительно простая кровеносная система зародыша впоследствии подвергается сложнейшим перестройкам.

Особенно характерны перестройки в области жаберных дуг аорты (рис. 108). По мере развития жаберных дуг, отделяющих следующие друг за другом жаберные щели, в каждой из них образуется артериальный ствол, так называемая жаберная аортальная дуга, соединяющая брюшной и спинной стволы аорты. Таких дуг, считая с возникающей ранее других первой парой, образуется всего 6 пар. У низших позвоночных (рыбы, личинки амфибий) именно от них берут начало сосуды, разветвляющиеся в жабрах и обеспечивающие газообмен между кровью и водой. У зародышей высших позвоночных, в том числе человека, закладываются эти же шесть пар жаберных аортальных дуг, унаследованные от древних рыбообразных предков. Однако в связи с отсутствием у высших позвоночных (на всех стадиях их развития) жаберного дыхания жаберные дуги аорты частично редуцируются, частично используются при образовании дефинитивных сосудов. В частности, у зародышей млекопитающих и человека первые две пары жаберных дуг полностью редуцируются; передние же концы вентральных стволов аорты, продолжаясь в голову, становятся наружными сонными артериями. Третья пара жаберных дуг и передний конец спинной аорты, утрачивающий связь с задним ее отделом, становятся внутренними сонными артериями. Четвертая пара аортальных дуг развивается несимметрично: левая

птиц правая) становится дефинитивной дугой аорты и, переходя на дорсальную сторону, продолжается в спинную аорту. Правая четвертая дуга превращается в безымянную артерию и правую подключичную артерию, и от нее отходит правая общая сонная артерия. Левая сонная артерия, являясь, как и правая, частью вентрального ствола аорты, возникает от дефинитивной дуги ее. Пятая пара жаберных дуг аорты полностью редуцируется, а шестая частично дает начало легочным артериям. При этом правая шестая дуга почти полностью исчезает, а левая становится боталловым протоком, существующим у зародыша только

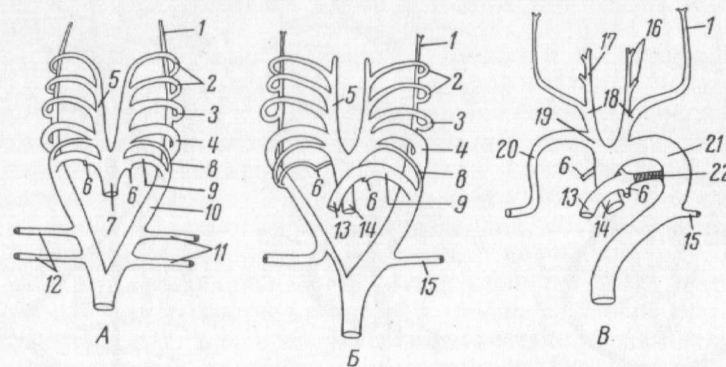


Рис. 108. Перестройка артериальных жаберных дуг (три последовательные стадии превращений) (по Броману, из А. А. Заварзина).

1 — внутренние сонные артерии; 2 — первая и вторая левые дуги аорты; 3 — третья левая дуга; 4 — четвертая левая дуга; 5 — правая восходящая аорта; 6 — правая и левая ветви легочной артерии; 7 — truncus arteriosus; 8 — пятая левая дуга; 9 — шестая левая дуга; 10 — левая нисходящая аорта; 11 и 12 — левые и правые соматические сегментальные артерии; 13 — легочная артерия; 14 — начальный отдел дуги аорты; 15 — левая подключичная артерия; 16 — ветви левой наружной сонной артерии; 17 — правая наружная сонная артерия; 18 — общие стволы сонных артерий; 19 — безымянная артерия; 20 — правая подключичная артерия; 21 — дуга аорты; 22 — боталлов проток.

перехода к легочному дыханию и отводящим кровь из легочной артерии в спинную аорту. Раздвоенный задний конец последней представлен начальными частями пупочных артерий, которые становятся в сформированном организме общими подвздошными артериями и от которых отходят артериальные стволы задних (у человека нижних) конечностей.

Передние (яремные) и задние кардинальные вены зародыша, подтекающие к венозному синусу сердца, сливаются в общие венозные стволы — кювьеровы протоки, которые, направляясь вначале поперечно, впадают в венозный синус. Такое строение венозной системы у рыб сохраняется в течение всей жизни. У млекопитающих и человека в связи с редукцией жаберных органов (вольфовы тела и др.), обслуживаемых кардинальными венами, эти последние на более поздних стадиях развития утрачивают свое значение (рис. 109). Благодаря смещению сердца из шейной области в грудную кювьеровы протоки приобретают косое направление.

После разделения венозной части сердца на правое и левое предсердия кровь из кювьеровых протоков начинает попадать только в правое предсердие. Между правым и левым кювьеровыми протоками возникает анастомоз, по которому кровь из головы течет преимущественно в правый кювьеров проток. Левый постепенно перестает функ-

ционировать и редуцируется, его остаток (принимающий в себя вены сердца) становится венозным синусом сердца. Правый ювьеров проток становится верхней полой веной. Нижняя полая вена в нижнем отделе развивается из каудального конца правой кардинальной вены, а в крааниальном своем отделе новообразуется в виде с самого начала непарного ствола. Левая кардинальная вена в результате появления нижней

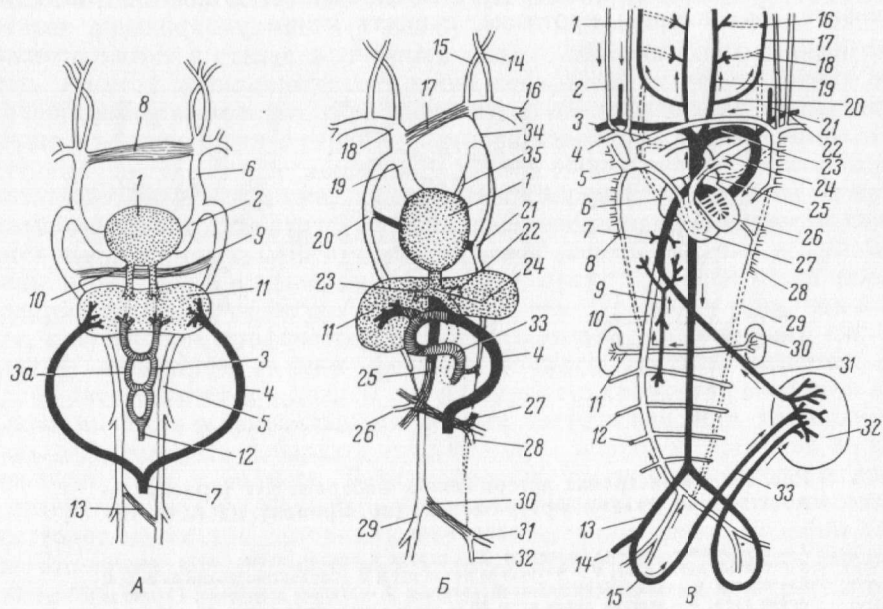


Рис. 109. Развитие венозной системы и схема плацентарного кровообращения зародыша человека (по Юнгу, Робинзону и Корнингу, из А. А. Заварзина). А, Б — две стадии развития венозной системы: 1 — правое предсердие; 2 — левый ювьеров проток; 3 — левая желточная вена; 3а — правая желточная вена; 4 — левая желточная вена; 5 — левая нижняя кардинальная вена; 6 — левая верхняя кардинальная вена; 7 — непарная пупочная вена; 8 — анастомоз между яремными венами; 9 — то же между кардинальными венами; 10 — выносящие печеночные вены; 11 — печень; 12 — желточная вена; 13 — нижний анастомоз между кардинальными венами; 14 — левая наружная яремная вена; 15 — левая внутренняя яремная вена; 16 — левая подключичная вена; 17 — левая безьянная вена; 18 — правая безьянная вена; 19 — левая подключичная вена; 20 — v. azugos; 21 — v. hemiazugos; 22 и 23 — левая и правая печеночные вены; 24 — араниев проток; 25 — нижняя полая вена; 26 — правая почечная вена; 27 — левая надпочечная вена; 28 — левая семенная вена; 29 и 30 — правая и левая общие подвздошные вены; 31 — правая наружная подвздошная вена; 32 — левая подчревная вена; 33 — воротная вена; 34 — добавочная полунепарная вена; 35 — венечная вена. В — схема плацентарного кровообращения человеческого плода. Направления кровотока показаны стрелками: 1 — внутренняя яремная вена; 2 — наружная яремная вена; 3 — безьянная вена; 4 — правая подключичная вена; 5 — верхняя полая вена; 6 — правое предсердие; 7 — печеночные вены; 8 — непарная вена; 9 — воротная вена; 10 — нижняя полая вена; 11 — правая почечная вена; 12 — поясничные вены; 13 — а. Iliaca communis; 14 — а. Iliaca externa; 15 — а. hypogastrica; 16 — I дуга аорты; 17 — внутренняя сонная артерия; 18 — II дуга аорты; 19 — наружная сонная артерия; 20 — III дуга аорты; 21 — позвоночная артерия; 22 — левая подключичная артерия; 23 — IV дуга аорты; 24 — артериальный (боталлов) проток; 25 — легочная артерия; 26 — левый желудочек; 27 — правый желудочек; 28 — полунепарная вена; 29 — левая кардинальная вена; 30 — левая почечная вена; 31 — пупочная вена; 32 — плацента; 33 — пупочная артерия.

полой вены, в которую теперь направляется кровь, оттекающая от туловища и нижних конечностей, и редукиции левого ювьерова протока теряет свое значение и редуцируется.

Благодаря наличию боталлова протока значительная часть крови, поступающей из правого желудочка в легочную артерию, переходит в дугу аорты и лишь очень небольшая часть попадает в легкие. Будущий малый круг кровообращения развит крайне слабо и обслуживает лишь питание и снабжение кислородом легочной паренхимы.

В момент перевязки пупочных сосудов при рождении резко понижается давление в правом предсердии, так как туда попадает теперь значительно меньше крови. Первый вдох вызывает сильное расширение объема легких, и в их сосуды устремляется вся кровь из легочной артерии, а боталлов проток запусает и быстро редуцируется, становясь тязом фиброзной ткани. Возвращаясь из легких, кровь вливается в левое предсердие, давление в котором резко повышается. Так как в правом предсердии давление, как сказано, понизилось, клапан овального окна, расположенный со стороны левого предсердия, захлопывается, и овальное окно зарастает. Сердце начинает функционировать как четырехкамерное, нагнетая кровь в малый (легочный) и большой круги кровообращения.

Лимфатическая система возникает (начиная с 6-й недели внутриутробного развития) как производное венозной системы. У зародышей мм длиной образуются (за счет некоторых обособляющихся и слепых мьякающихся сосудов первичного сосудистого сплетения на шейных овнях передних кардинальных вен) парные (левый и правый) яремные лимфатические мешки. Эти мешки к концу 7-й недели (зародыши — 14 мм) вновь вступают в связь с венозной системой, открываясь в передние кардинальные вены. Соединяясь с подобными же лимфатическими мешками, возникающими в других областях тела (подключичные в подмышечной области, цистерна в поясничной области, зачатки грудного протока и т. д.), яремные лимфатические мешки принимают участие в образовании первичной, еще слабо разветвленной лимфатической системы зародыша. Мелкие лимфатические сосуды возникают за счет путем постепенного разрастания на периферию эндотелиальных выростов этой системы, вначале сплошных, а затем становящихся яыми. Лимфатические узлы возникают лишь к концу внутриутробного периода в результате местного разрыхления эндотелия лимфатических узлов (синусы лимфатических узлов), прорастающего ретикулярной соединительной тканью с очагами лимфоидного кроветворения (вторичные узелки и мякотные шнуры). Однако основная масса лимфатических узлов возникает лишь в постнатальный период развития, достигая половозрелости лишь к наступлению половой зрелости. Таким образом, лимфатическая система развивается поздно, притом не полностью, концентрируется преимущественно в специальных лимфопоэтических органах — лимфатических узлах.

ПРИЧИННЫЕ ФАКТОРЫ РАЗВИТИЯ

(элементы экспериментальной эмбриологии)

Описательная эмбриология, которая строит свои выводы на наблюдении нормального процесса развития организма и на сравнении процессов развития у разных животных, способна главным образом ответить на вопрос, как происходит развитие и чем его ход отличается от хода развития у других видов организмов. Однако описательная эмбриология в ряде случаев способна дать ответ и на вопрос о причинах именно такого, а не иного хода развития у тех или других животных. Например, тот факт, что у животных с прямым развитием яйцеклетка бывает более богата желтком, чем у родственных этим животным форм с непрямым развитием (метаморфозом), заставляет считать, что в данном случае количество желтка в яйце определяется именно типом развития, исторически выработавшимся в филогенезе данных животных. Точно так же тот факт, что яйцеклетки, бедные желтком, претерпевают полное дробление, а очень богатые желтком — частичное, свидетельствует о том, что количество и распределение желтка в яйце является одним из факторов, причинно обуславливающих тип дробления. Подобных примеров можно было бы привести очень много.

Однако, несомненно, более глубокое проникновение в причины и условия, определяющие ход индивидуального развития, возможно только на путях применения экспериментальных методов исследования. При экспериментировании исследователь активно вмешивается в процесс развития путем устранения некоторых из обычно действующих причин и условий или, наоборот, прибавления новых, необычных и прослеживает, какие следствия возникают (или, напротив, устраняются) при новой, необычной комбинации условий развития.

Практика издавна давала человеку доказательство большого значения условий внешней среды для развития организма. Тысячелетия назад человек узнал, например, что для развития птичьего яйца необходима определенная температура, обеспечиваемая насиживанием (или инкубацией). Практика работы инкубаторов показывает, что для развития зародышей необходимы также доступ свежего воздуха, определенная степень его влажности и т. д.

Однако в то же время издавна было ясно, что одни только внешние условия неспособны определить направление и результат развития. Например, при одной и той же температуре, влажности и т. д. из куриного яйца обязательно вылупится цыпленок, а из утино — утенок. Никакой комбинацией внешних условий нельзя заставить яйцо животного определенного вида развиваться в организм другого вида. Следовательно, направление и результат развития в самом существенном — в появлении видовых особенностей организма — зависят от наследственных свойств, заложенных в исходном материале — в оплодотворенном яйце. Внешние же условия, такие как температура, влажность и т. д., необходимы для того, чтобы могла реализоваться наследственно

ределенная последовательность процессов развития. Внешние условия могут ускорять или замедлять развитие, нарушать или искажать его ход, вызывать гибель зародыша или только влиять на индивидуальные особенности данного организма, но они сами по себе не могут переделать основных видовых, наследственно определенных качеств организмов животного или человека.

Но проблема факторов индивидуального развития не сводится к вопросу о том, какими причинами определяется вид организма, развивающегося из данного яйца. Не менее важно установить, чем определяется возникновение отдельных частей зародыша и судьба тех или иных участков материала яйца.

Еще в XVII столетии этот вопрос разрешался по-разному преформистами и эпигенетиками. Преформисты¹ считали, что все части будущего зародыша с самого начала заложены в яйце (овисты) или в герматозоиде (анималькулисты) в уменьшенном, свернутом и промочном виде. Следовательно, развитие сводится к росту, развертыванию («развитию» в буквальном смысле слова, как «развивается» свиток или клубок) частей зародыша и приобретению ими окраски. Ясно, таким образом, что при развитии не появляется нечто новое, а лишь появляется нечто уже имеющееся, преобразованное в оплодотворенном яйце. Следовательно, каждая часть организма определяется исключительно наследственностью, судьба части (при таком понимании развития) не может определяться условиями ее развития и не может быть изменена путем изменения этих условий.

Эпигенетики², напротив, полагали, что развитие есть процесс овообразования чего-то не бывшего ранее, причем новые, разнородные части организма появляются из первоначально однородного материала яйца под влиянием внешних сил и условий. Но если исходный материал однороден, то, следовательно, каждая данная его часть может, в зависимости от условий, дать начало той или другой части организма. Теория эпигенеза предполагает, таким образом, наследственную равноценность участков исходного материала яйца и зависимость судьбы каждого конкретного участка от каких-то условий развития.

В дальнейшем в эмбриологии брали перевес то преформистские, то эпигенетические взгляды.

Ярким примером неопреформизма может служить теория А. Вейсмана, который считал, что при каждом делении дробящегося яйца (и при всех последующих делениях клеток эмбриональных зачатков) наследственные зачатки («детерминанты») распределяются между дочерними клетками неравномерно. Уже при первом делении дробления два бластомера получают неодинаковые наборы «детерминант», и, чем дальше идет развитие, тем все более неполноценные наборы «детерминант» попадают в образующиеся клетки, пока, наконец, не получатся клетки определенных узко специализированных тканей. Свойства этих тканей определяются, по Вейсману, именно попавшим в их клетки набором «детерминант», который при дальнейшем размножении клеток данной ткани уже не меняется (распределяется равнонаследственно). Исходный же полноценный набор «детерминант» сохраняется и преимущественно передается только в клетках полового зачатка, откуда он переходит через половые клетки родителей в организмы следующего поколения.

¹ От *praeformatio* — преобразование.

² От *epi* — над, *genesis* — развитие; эпигенез — развитие, обуславливаемое факторами, стоящими над зародышем.

Эта концепция индивидуального развития, отрицающая появление нового и сводящая развитие к распределению изначально существующего, была опровергнута экспериментами Ру, Дриша и Шпеманна. Было показано, что при полной перетяжке яйца на стадии двух бластомеров можно получить двух полноценно развивающихся зародышей, правда, в соответствии с количеством исходного материала, вдвое меньших размеров против обычного

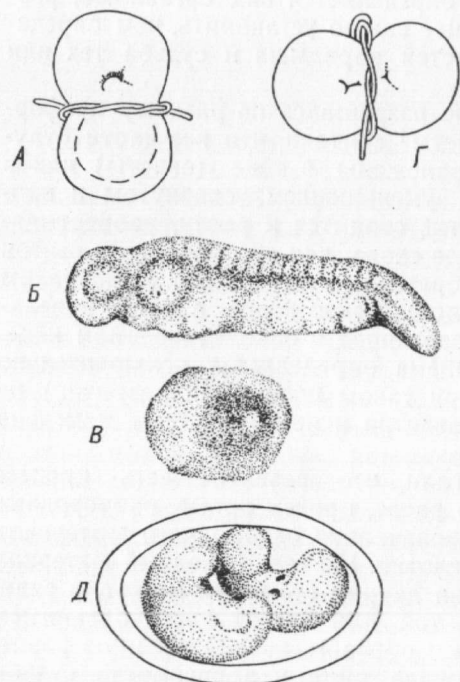


Рис. 110. Результаты экспериментов с перетяжкой дробящегося яйца тритона на стадии 2 бластомеров (по Шпеманну, из Гексли и де Бера).

А — яйцо, перетянутое во фронтальной плоскости так, что одна половина включает материал будущей спинной, другая — материал будущей брюшной стороны зародыша; Б — результат изоляции спинной половины (содержащей материал серого серпа); полный эмбрион; В — результат изоляции брюшной половины (в которой материал серого серпа отсутствует); blastulopodобный шар клеток, который дальше не развивается; Г — яйцо перетянутое в плоскости билатеральной симметрии так, что каждая из латеральных половин яйца содержит половину материала серого серпа; Д — результат: развитие двух полноценных зародышей половинного размера.

биться и при условии ее полного отделения от другой половины давала полноценного, гармонично развившегося зародыша половинной величины. Следовательно, и на стадии 16 бластомеров каждый из них содержит полноценный «набор» наследственных задатков. А из этого следует принципиальной важности вывод, что судьба отдельных клеток зародыша, т. е. их дифференцировка в клетки определенных, а не каких-либо иных, тканей не зависит непосредственно от содержащихся в этих клетках наследственных задатков («детерминант» Вейсмана, «генов» современных генетиков), а определяется их взаимодействием и условиями развития.

рис. 110, Г, Д). Это уже говорит против неравнонаследственности первого деления дробления. Из первых двух бластомеров один обычно дает одну из половин тела зародыша (например, левую), другой — другую (соответственно правую). Но это направление развития каждого из бластомеров не определено наследственностью, так как при изменении условий развития (полное отделение бластомеров друг от друга) каждый бластомер оказывается способным развиться в целый зародыш. Иначе говоря, правый бластомер обладает наследственными задатками не правой половины тела зародыша, а всей полнотой наследственных свойств организма. Таковыми же равнонаследственными являются и последующие деления бластомеров. Так, Шпеманн проделал следующий, ставший классическим, опыт (рис. 111): оплодотворенное яйцо тритона еще до дробления перетягивалось волосистой петлей пополам, но не до конца; ядро оказывалось в одной из половин яйца, другая оставалась безъядерной. Дробилась только ядросодержащая часть яйца. Когда из нее образовалось 16 бластомеров, Шпеманн ослаблял петлю и пропускал одно из 16 ядер в оставшуюся недоразвившейся безъядерную половину яйца. Получив ядро (равноценное одной шестнадцатой исходного ядра яйца), эта половина начинала дробиться

Но если направление развития данной части яйца или зародыша определяется непосредственно наследственностью, то оно может определяться только условиями развития. Условия же могут быть внешними по отношению к зародышу или внутренними. Следует иметь в виду, что внутреннее по отношению к зародышу может в то же время быть

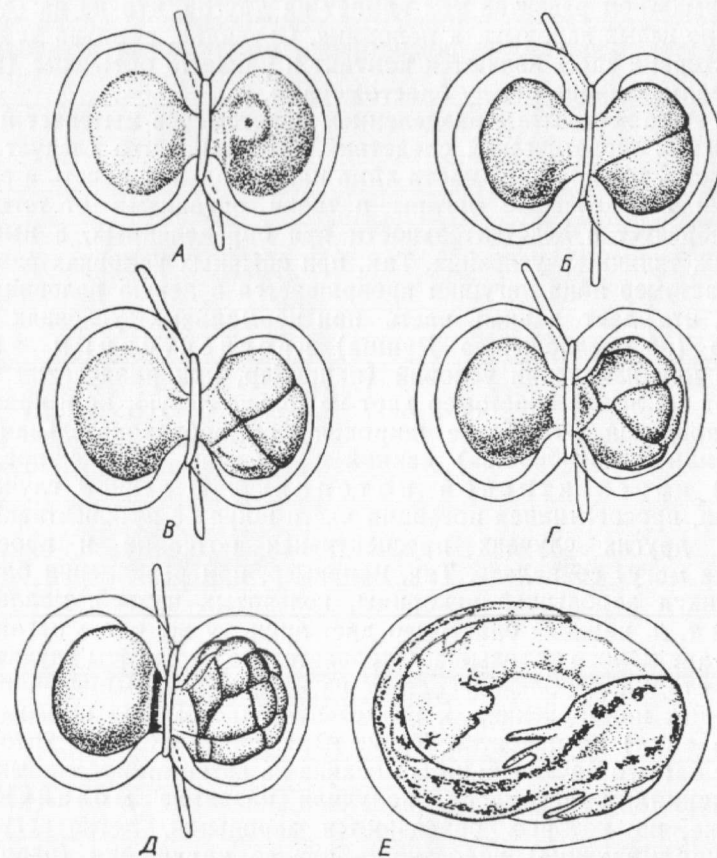


Рис. 111. Опыт Шпеманна, доказывающий равнонаследственность ядерных делений в течение дробления (из Шпеманна).

А — яйцо тритона, перетянутое (но не до конца) пополам волосистой петлей до дробления (ядро сместилось в правую половину); Б, В, Г, Д — дробление правой половины (стадии 2, 4, 8, 16 бластомеров); Е — два нормальных зародыша, образовавшихся в результате пропуска одного из 16 ядер (на стадии 16 бластомеров) в левую, ранее не дробившуюся половину и последующего полного отделения друг от друга обеих половин яйца посредством тугого стягивания волосистой петлей.

внешним по отношению к той или иной его части; например, влияние той части зародыша на другую есть фактор внешний по отношению той другой части.

Рассмотрим с этой точки зрения опыт Ру с отделением друг от друга двух первых бластомеров. Если бластомеры не отделять друг от друга, а оставить в их естественном взаимном контакте, то каждый из них является материалом для образования какой-либо половины зародыша (например, правой или левой). Если же бластомеры отделить, то каждый способен дать целого зародыша. Следовательно, судьба каждо-

го blastomera определяется наличием или отсутствием влияния другого blastomera. Если blastomeres не разъединять, но один из них убить (прижиганием), из оставшегося образуется неполноценный зародыш, точнее — половина зародыша. Иначе говоря, уже из этих простейших опытов с ясностью выступает значение взаимодействия частей организма как одной из движущих сил развития. Каждый из двух blastomeres при нормальном развитии так влияет на другой, что из каждого образуется не целый зародыш, а половина. Очевидно, реально действующими факторами здесь являются контакт и какие-то обменные (гуморальные) взаимовлияния между blastomeres.

Из этого же опыта с разделением blastomeres вытекает и ряд других важных теоретических следствий. Очевидно, что следует отличать способность той или иной части яйца или зародыша давать в результате развития определенные органы и ткани организма от того, что эта часть образует в действительности при определенных, а именно нормальных, типичных условиях. Так, при обычных условиях развития левый blastomera яйца лягушки превращается в левую половину зародыша. То, что дает данная часть при нормальных условиях развития, названо (по предложению Дриша) проспективным значением. Но при изменении условий (например, при разделении blastomeres) тот же левый blastomera дает не только левую, но и правую половину зародыша. Эта более широкая формообразовательная возможность (или «способность») данной части названа (по предложению Дриша) проспективной потенцией. В данном случае, следовательно, проспективная потенция части шире ее проспективного значения. В других случаях проспективная потенция и проспективное значение могут совпадать. Так, например, при разделении blastomeres дробящихся зародышей аскариды, кольчатых червей, моллюсков, асцидий и т. д. каждый blastomera дает лишь ту же часть организма, как и в составе целого зародыша. Следовательно, в данном случае зародыш уже на стадии дробления состоит из клеток, детерминированных в определенных направлениях, и разделение blastomeres не изменяет хода (направления) их развития. Такие яйца, при дроблении которых образуется с самого начала как бы мозаика из детерминированных в разных направлениях blastomeres, получили название мозаичных яиц. Такие же, из которых развиваются зародыши, легко регулирующие (восстанавливающие) целостность при ее нарушении (например, при разделении blastomeres), были названы регулятивными. Правда, между теми и другими существуют переходные формы с разными степенями мозаичности или регулятивности, к тому же способность к регуляции (восстановлению целостности) на разных стадиях развития различна и у некоторых животных может на более поздних стадиях возрастать. Тем не менее термины «мозаичные» и «регулятивные» яйца в условном смысле, как рабочие термины, продолжают применяться в эмбриологии.

Зависимость дальнейшего развития blastomeres (при дроблении яиц «регулятивного» типа) от разделения или неразделения их является примером взаимоотношения частей зародыша, как одного из причинных факторов, определяющих направление развития той или иной части. Наряду с этим существует большое количество доказательств формообразующего влияния внешних условий. Самые первые процессы дифференцировки должны зависеть именно от внешних условий, так как однородные части, взаимодействуя друг с другом, сами по себе не могут вызывать появления разнородных частей. Примерами влияния внешних по отношению к яйцу и зародышу условий, определяющих направ-

ление развития отдельных частей и появление разнородных участков однородном ранее материале, являются процессы дифференцировки цитоплазмы ооцита в яичнике (рис. 112) и цитоплазмы зиготы при плодотворении.

Различные участки поверхности ооцита во время его развития в яичнике позвоночных находятся не в равноценных условиях в смысле контакта с кровеносными сосудами, приносящими кислород и питательные вещества. У позвоночных тот участок цитоплазмы ооцита, который находится ближе всего к снабжающим фолликул кровеносным

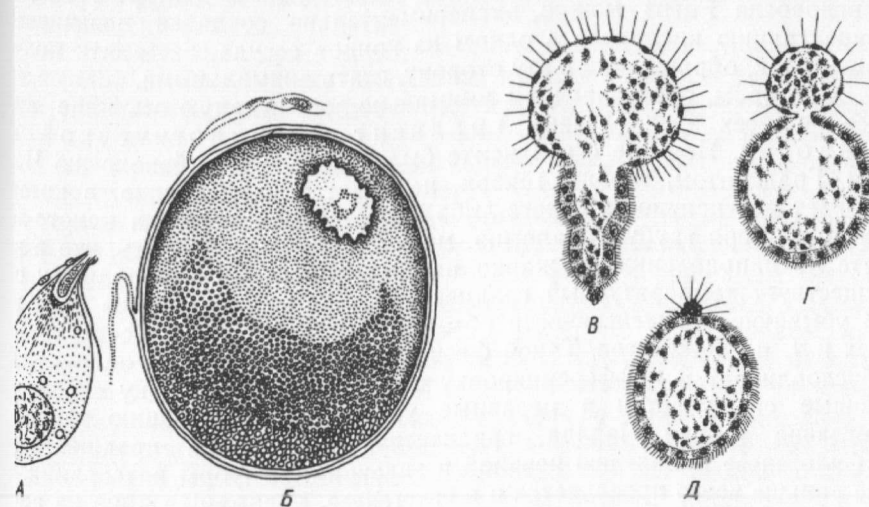


рис. 112. Детерминирующее действие внешних по отношению к яйцу и зародышу факторов.

Б — возникновение анимально-вегетативной дифференцировки в ооцитах, растущих в яичке, определяющее передне-заднюю ось будущего эмбриона (по Чайлду, из Гексли и де Бера). Г — ооцит кольчатого червя *Sternaspis*, прикрепленный к стенке яичника при помощи узкой ножки, содержащей канал для сосудов, доставляющих питательные вещества (анимальным сторонам); В, Г, Д — ооцит лягушки (анимальным становится полушарие, прикрепленное ножкой к стенке яичка, откуда из крови сосудов в ооцит передаются кислород и питательные вещества); В, Г, Д — влияние различных концентраций солей лития на дифференцировку зародышевых листков у морского ежа (различная степень подавления развития эктодермы у зародышей) (по Гербсту, из Гексли и де Бера); В — эктодерма и мезэнтодерма развиты одинаково; Г — при увеличенной концентрации солей лития эктодерма недоразвита; Д — при еще большей концентрации эктодерма редуцирована до незначительной кучки клеток на мезэнтодермальном шаре.

там, находится в преимущественном положении в смысле снабжения кислородом. Прилежащие к источнику кровоснабжения части характеризуются более высоким уровнем обмена веществ. Уровень постепенно падает по направлению к противоположному концу ооцита, где и откладываются наиболее крупные и многочисленными желточными гранулами. Соответственно ядро в большей или меньшей степени смещается в область наиболее активного обмена. Эта область становится анимальной областью ооцита, противоположная — вегетативная (см. рис. 112, Б). Таким образом, анимально-вегетативная ось яйца является внешним по отношению к ооциту фактором — направлением поступления кислорода и питательных веществ. А мы уже видели в предыдущем рассмотрении (гл. II и III), что эта ось приблизительно соответствует передне-задней оси тела зародыша. Следовательно, уже в яичнике определяются (детерминируются) головной и хвостовой кон-

цы тела, хотя нет и помину не только головы и хвоста, но даже и зачатков этих образований.

Из этого примера видно, что под детерминацией в эмбриологии подразумевается процесс определения (закрепления) дальнейшего направления развития той или иной части зародыша (или яйца) под влиянием конкретных материальных факторов (причин, условий).

У животных, у которых ооциты развиваются в составе стенки целома, конец ооцита, противоположный прикрепленному, омывается богатой кислородом полостной жидкостью и становится анимальным полюсом. Прикрепленный конец, в противоположность отношениям, имеющимся у позвоночных, делается вегетативным (см. рис. 112, А). У водоросли *Fucus* можно, экспериментально создавая повышенную концентрацию кислорода в одном из концов сосуда, заставить полюса яйцеклеток, обращенные в эту сторону, стать анимальными.

Фактором, определяющим анимально-вегетативную ось яйца, является во всех этих случаях градиент физиологической активности. Понятие о градиенте было введено в эмбриологию Чайлдом. Градиентом, вообще говоря, называется направление, в котором убывает интенсивность какого-либо процесса или действия какого-либо фактора. Беря грубую аналогию, можно, например, сказать, что в комнате по направлению от жарко натопленной печки к холодному окну существует температурный градиент. В яйце или зародыше речь идет об убывающей интенсивности обменных (окислительно-восстановительных и т. п.) процессов. Такой физиологический градиент одновременно обуславливает и дифференцировку частей яйца, поскольку ставит различные его участки в неравные условия, и интеграцию зародыша. Согласно теории Чайлда, градиентная интеграция предшествовала в филогенезе появлению нервной и эндокринной форм интеграции. Она же раньше всего проявляется и в онтогенезе, превращая яйцо из аморфного, равноценного во всех своих точках материала в целостную систему разнородных участков.

Как вытекает из приведенного в гл. III и IV фактического материала, детерминация билатеральной симметрии (правой и левой, спинной и брюшной сторон тела) также происходит у ланцетника и амфибий под воздействием внешнего по отношению к яйцу фактора, а именно проникновения сперматозоида. Сторона яйца, с которой проник сперматозоид, становится в дальнейшем брюшной стороной зародыша. У осетровых рыб плоскость билатеральной симметрии детерминируется иначе: ею становится плоскость поворота икринки в положение анимальным полюсом кверху из того случайного положения (анимальным полюсом вниз, вбок и т. д.), в котором оказалась икринка при откладке (Т. А. Детлаф и А. С. Гинзбург). Иначе говоря, детерминирующим фактором в данном случае является взаимодействие силы тяготения (определяющей обращение яйца вегетативным полюсом книзу) и анимально-вегетативной дифференцировки цитоплазмы.

В период дробления сложно сочетаются внешние и внутренние факторы детерминации. Дробление оплодотворенного яйца идет лишь в известных пределах температуры окружающей среды, которые у теплокровных животных значительно уже, чем у холоднокровных. Для водных животных имеет большое значение солевой состав среды. При недостатке в воде ионов кальция бластомеры не остаются в связи друг с другом, а легко разъединяются. Впрочем, если вернуть любой из разъединившихся бластомеров (на стадии 2 или 4 клеток) в нормальную морскую воду, то каждый из них может дать целого зародыша. Различные соотношения ионов солей в морской воде изменяют направление

дифференцировки бластомеров у дробящихся зародышей морских рыб, так что в результате прибавления солей лития, например, маршалит, обычно идущий на образование эктодермы, идет на образование мезодермы. При значительном (в пределах переносимого зародышем) прибавлении солей лития эктодерма редуцируется до ничтожного остатка на анимальном полюсе бластулы (Гербст). Таким образом, дифференцировка клеточного материала зародыша на зародышевые ступени оказывается в большой степени зависящей от условий развития. То же самое относится к дальнейшей дифференцировке зародышевых ступеней на отдельные зачатки. У зародышей амфибий соли лития способствуют превращению материала хордальной пластинки в мезодерму и тканевые производные (Леман).

О внутренних факторах, определяющих направление развития чашечки в период дробления, уже говорилось в связи с опытом деления первых бластомеров. Следует отметить, что существуют все переходы между двумя крайними типами яиц — мозаичными и регулятивными. Если у кольчатых червей, моллюсков, асцидий уже первые два бластомера разнокачественны и не могут каждый в отдельности дать начало зародыша, то у ланцетника это возможно на стадии двух бластомеров, но уже невозможно на стадии четырех. У амфибий на стадии четырех бластомеров оба дорсальных бластомера, содержащих материал серого серпа, способны каждый в отдельности образовать целого зародыша вчетверо меньших, чем обычно, размеров. Вентральные же бластомеры, не содержащие материала серого серпа, образуют неполноценных зародышей (см. рис. 110, А, Б, В). У морских ежей на стадии 4 бластомеров любой из них способен к превращению в ходе дальнейшего развития в полноценного зародыша, а у кишечнополостных это возможно и на стадии 8 бластомеров. Следовательно, регулятивный тип развития выражен при дроблении у этих животных в наибольшей степени.

Что касается амфибий, то, как явствует из приведенного опыта, на 4-клеточной стадии регулятивный тип развития выражен в ограниченной мере. Для нормального развития зародыша необходим материал серого серпа, появление которого, как мы видели, вызывается моментом оплодотворения. Следовательно, материал серого серпа уже в момент детерминирования в определенном направлении, и на более поздних стадиях (в ходе дробления) не может возникнуть из других участков яйца. Его нехватка не может быть компенсирована, откуда и вытекает невозможность регуляции целостности (элемент мозаичности развития).

Поскольку в процессе дробления происходит в основном только деление материала оплодотворенного яйца между бластомерами, а перемещение материала, — в бластуле оказываются детерминируемыми те же элементы организации, что и в зиготе: передне-задняя билатеральная симметрия и (у амфибий) серый серп, представленный теперь многими мелкими клетками.

Как мы видели (см. гл. IV), на поверхность бластулы лягушки можно нанести подробную карту презумптивных участков, составленную путем прослеживания перемещения цветных меток безвредными методами в ходе гастрюляции (метод маркировки, разработанный Шпеманом) (рис. 113). Но презумптивные участки, устанавливаемые таким способом, в большинстве своем отнюдь не являются детерминированными. В этом можно убедиться с помощью разработанного Шпеманом метода пересадок частей зародыша (эмбриональные трансплантаты).

Если на стадии бластулы или ранней гастрюлы пересадить

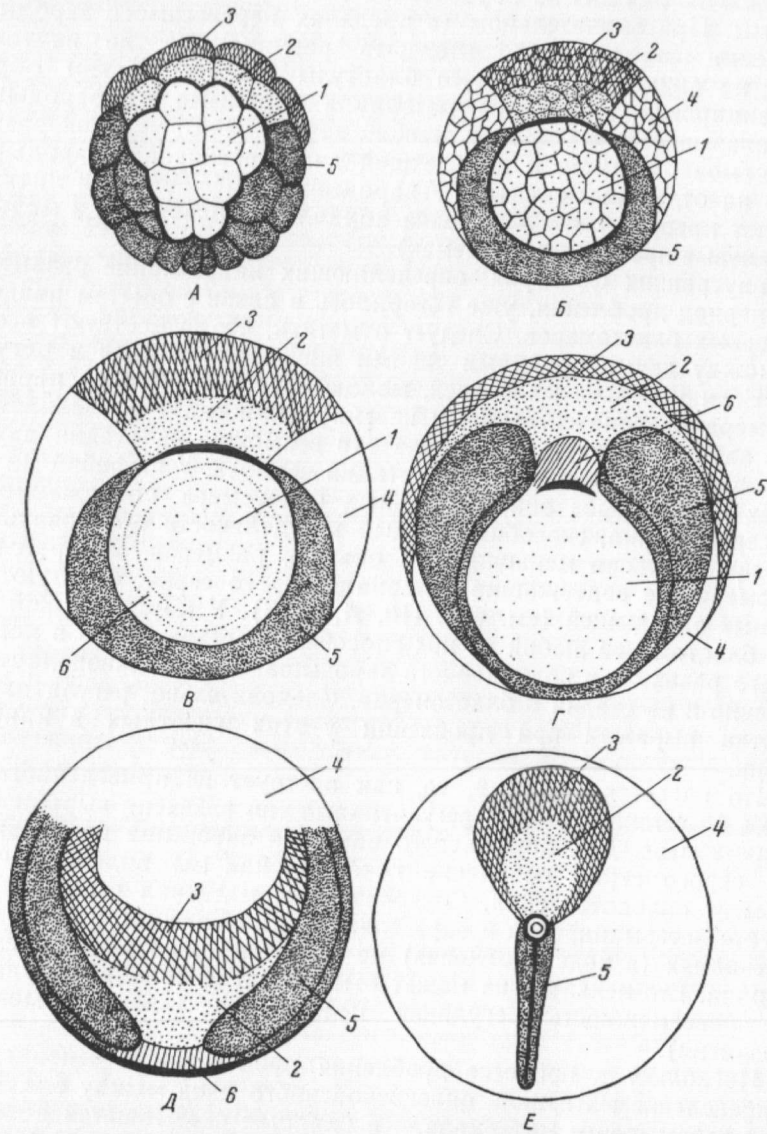


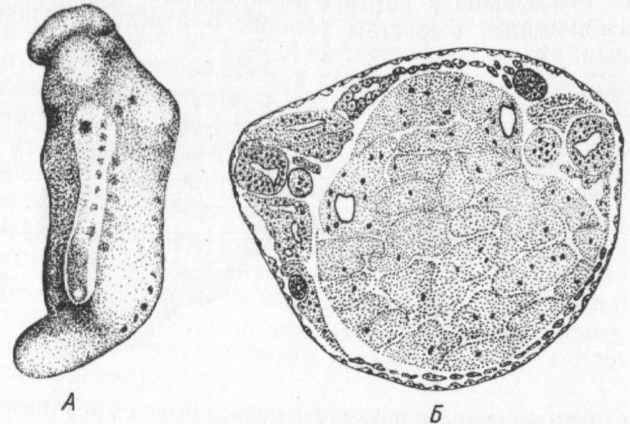
Рис. 113. Карты презумптивных участков (материала будущих эмбриональных зачатков) в бластуле (А—Г) и ранней гастреле (Д,Е) у представителей различных классов хордовых, составленные на основании опытов с маркировкой (из П. П. Иванова).

А — асцидии (по Конклину); Б — ланцетник (по Конклину); В — минога (по О. В. Чекановской); Г — амфибии (по Фогту); Д — костистые рыбы (по Гастельсу); Е — птицы (по Ветцелю). 1 — презумптивная энтодерма; 2 — презумптивная хордальная пластинка; 3 — презумптивная нервная пластинка; 4 — презумптивная кожная эктодерма; 5 — презумптивная мезодерма; 6 — презумптивная прехордальная пластинка.

большой участок презумптивной нервной пластинки в область презумптивной кожной эктодермы того же (или другого) зародыша, то в новом окружении этот пересаженный кусочек будет развиваться иначе, чем если бы он в процессе нормального развития оказался в составе нервной пластинки гастрюлы и нейрулы. Именно вместо нервной пластинки из трансплантата образуется эпидермис. С другой стороны, можно пересадить кусочек презумптивной эктодермы бластулы в область презумптивной нервной пластинки, и тогда вместо эпидермиса из пересаженного кусочка, в соответствии с новым окружением, разовьется нервная ткань.

114. Индукция второго эмбриона поством пересадки инизатора (участка дорсальной губы бластулы) зародышу тритона на стадии гастрюлы (по Шлеманну).

Зародыш тритона (вид с развившимся на его боку вторичным (индуцированным) эмбрионом; Б — поперечный разрез того же зародыша (слева — его осевой зачаток на дорсальной стороне тела; справа — комплекс зачатков, индуктивный пересаженным инизатором*).



Если такие же опыты поставить на стадии поздней гастрюлы, то ни кожная эктодерма, ни нервная пластинка не изменяют направления развития в новом окружении. Кусочек нервной пластинки, пересаженный в область кожной эктодермы, образует нервные элементы, дифференцирующиеся в эпидермис.

На основании изложенных опытов Шлеманна можно сделать предположение, что нервная пластинка и кожная эктодерма детерминированы в процессе гастрюляции. Это предположение полностью оправдывается при постановке ряда других экспериментов. Так, при пересадке инизатора серого серпа на стадии бластулы, дорсальной губы бластопора на ранней и средней гастрюлы или хордомезодермы на стадии поздней гастрюлы под кожную эктодерму из этого участка кожной эктодермы образуется нервная пластинка, дифференцирующаяся далее в нервную трубку. Вместе с подсаженной хордомезодермой образуется добавочный осевой комплекс зачатков (рис. 114, А, Б).

Менее показателен опыт Гольцфретера (рис. 115): если снять инизатор бластулы (у амфибий) оболочки и поместить в раствор Рингера (5% концентрации), то часто вместо инвагинации происходит инвагинация, т. е. презумптивная эктодерма и мезодерма не уходят в жаберную щель, а остаются снаружи и только отшнуровываются от презумптивной эктодермы. Последняя, как и в норме, остается округленной; образование же перетяжки сравнимо с процессом замыкания бластопора, которое при нормальном развитии происходит только после ухода энтодермы и хордомезодермы. В результате экзогастрюляции эктодерма образует полный шар и нигде не подостлана хордомезодермой. В соответ-

ствии с этим ни один участок эктодермы не становится нервной пластинкой.

Итак, нервная пластинка возникает из материала эктодермы, подостланного хордомезодермой. Иначе говоря, хордомезодерма «индуцирует» образование нервной пластинки, являясь по отношению к эктодерме «организатором». Понятия «организатор» и «индукция» сыграли большую роль в разработке экспериментальной эмбриологии. По мысли Шпеманна, все эмбриональное развитие можно представить как серию следующих друг за другом процессов индукции. Индуцированный организатором зачаток сам становится организатором по отношению к позднее возникающим зачаткам. Так, глазной бокал, являющийся выростом головного отдела нервной трубки, индуцирует

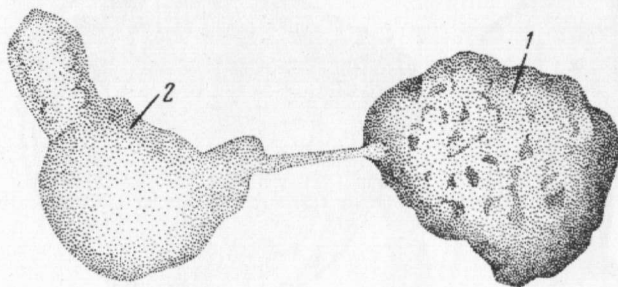


Рис. 115. Экзогастрляция зародыша аксолотля (по Гольфретеру, из Гексли и де Бера).

1 — эпидермальный шар; 2 — экзогастрულიровавшая мезодерма.

в прилегающей кожной эктодерме образование зачатка хрусталика. Зачаток хрусталика после его замыкания в пузырек и погружения под эктодерму индуцирует в этой последней дифференцировку эпителия роговицы. Д. П. Филатов открыл детерминацию слуховым пузырьком образования хрящевой капсулы, превращающейся позднее в стенку костного лабиринта, и т. д.

Учение Шпеманна об организаторах и односторонней индукции было подвергнуто критической проверке многими исследователями и в ряде положений потребовало коррективов. В частности, выдающиеся советские эмбриологи Д. П. Филатов и П. П. Иванов подчеркнули, что в действительности имеет место не одностороннее воздействие одних зачатков («организаторов») на другие (пассивные, «организуемые»), а взаимодействие между зачатками, хотя один из двух взаимодействующих зачатков может оказывать большее влияние на другой, чем испытывает сам со стороны этого другого зачатка. Д. П. Филатов разработал представление о «формообразовательных аппаратах», т. е. о системах взаимодействующих зачатков, и поставил проблему возникновения и усовершенствования в филогенезе животных таких «аппаратов» (или систем). Таким образом, Д. П. Филатов стремился соединить экспериментальное и эволюционное направления в эмбриологии.

По мысли Чайлда, организаторами становятся участки зародыша, соответствующие высшей точке какого-либо физиологического градиента. Так, до оплодотворения организующую роль играет анимальная область яйца как высшая точка анимально-вегетативного градиента физиологической активности. После оплодотворения появляется новый, спинно-брюшной градиент, высшей точкой которого является у амфибий серый серп, материал которого, как мы видели, приобретает свойства организатора. Как правило, физиологически наиболее активные участки зародыша оказываются и наиболее чувстви-

тельными к действию неблагоприятных внешних факторов, отмирая в первую очередь при помещении зародыша в слабые растворы ядов, котиков и т. п.

Если на наиболее ранних стадиях развития зародыша основными факторами дифференцировки являются градиенты и взаимодействие между зачатками, осуществляемое путем непосредственного контакта (возможно, выделения и диффузии индуцирующих веществ), то на позднейших стадиях развития все большую роль начинают играть эндокринные органы (железы внутренней секреции) и нервная система. Эндокринные органы (гипофиз, щитовидная железа) сравнительно рано начинают специфическую деятельность — выработку гормонов, влияющих на рост и дифференцировку. Денервация тех или иных зачатков нарушает процессы формообразования и дифференцировки органов. Известно, например, что у ракообразных, у которых отрезанный стебельчатый глаз способен регенерировать, в случае удаления нервной ткани у основания отрезанного стебельчатого глаза вместо глаза вырастает усик. У аксолотля¹ денервация культи ампутированной конечности ведет к резкому нарушению нормальной регенерации конечности. У зародыша развитие конечности и других органов происходит и при лишении их нормальной иннервации, но на более поздних стадиях таких денервированных зачатков отстает от роста неденервированный орган, получается маленький и недоразвитый. Следовательно, влияние нервной системы в этом случае не столько морфогенетическое, сколько трофическое (регуляция уровня обмена веществ, определяющего темп и степень развития органа).

Наступление специфической дифференцировки тканей также определяется сложным взаимодействием различных факторов. Например, направление новообразующихся волокон соединительной ткани в большой степени зависит от условий натяжения, которые можно создавать искусственно в эксперименте. На ранних стадиях развития направление дифференцировки в большой степени зависит от влияния соседних зачатков. Кроме уже упоминавшихся опытов Шпеманна и других с детерминацией нервной ткани и эпидермиса, можно привести весьма показательный эксперимент Г. В. Лопашова: воспрепятствовать впячиванию дистальной части глазного пузыря к образованию двустенного глазного бокала, то та часть глазного пузыря, которая при нормальном развитии уходит внутрь глазного бокала и находится в слое сетчатки с их нервными клетками, оставаясь снаружи (в контакте с мезенхимой), дифференцируется в пигментный слой. Следовательно, условием, детерминирующим материал глазного зачатка в направлении дифференцировки пигментного эпителия, является сохранение контакта с мезенхимой и сосудами. Условием же, инициирующим дифференцировку этого материала в направлении образования сетчатки, является инвагинация этого материала, отсутствие контакта с мезенхимой и наличие контакта с находящимся снаружи пигментным эпителием.

На поздних стадиях тканевой дифференцировки большую роль играет функция, под влиянием и в результате которой определяются гистологическая структура. Так, специфическая тканевая дифференцировка кишечного эпителия у куриного зародыша значительно

¹ Аксолотль — личинка североамериканской хвостатой амфибии — амблестомы, вырастающая гигантского (до 30 см) размера. В засушливые годы совершает метаморфоз, переходя от жаберного дыхания к легочному. В дождливые годы, а также в содержании в аквариумах достигает половозрелости и размножается без метаморфоза в дефинитивную форму — амблестому (явление неотении).

продвигается на 14—15-й день инкубации, сразу после того как зародыш начинает заглатывать белок, попадающий в амниотическую полость. У млекопитающих и человека окончательная структура эпителиальной выстилки легочных альвеол возникает только с момента начала легочного дыхания. Рельеф и тонкая структура костей формируются в большой степени под влиянием работы связанных с ними мышц и т. д.

Сделанный весьма краткий обзор причинных факторов развития показывает, что как теория преформации, так и теория эпигенеза недостаточны для объяснения движущих сил развития уже в силу своей односторонности. Развитие зародыша в целом, его органов, тканей и клеток является результатом сложнейшего взаимодействия внутренних и внешних факторов.

В оплодотворенном яйце в известном смысле «преформированы» (лучше сказать — детерминированы) наследственные особенности данного вида организмов, точнее — тип обмена веществ и соответствующая ему тонкая структура цитоплазмы и ядра, определяющие направление развития в сторону образования признаков, характерных для данного вида. Но не следует забывать, что эти внутренние наследственные особенности вида сами сложились исторически и во многих отношениях коренятся в тех внешних условиях, в которых приходилось существовать длинному ряду поколений предков данного организма. Поэтому никакой преформации в том смысле, в каком это понималось многими метафизически мыслящими биологами XVII—XVIII столетий, на деле не существует. Вместе с тем несостоятельно и чисто эпигенетическое представление об индивидуальном развитии, поскольку вещество яйца отнюдь не является пассивным пластическим материалом, из которого внешние причины и условия могли бы лепить любую организацию.

Представления об эпигенезе и преформации являются результатом абсолютизации реально существующих сторон процесса развития. Рациональным зерном, из которого выросла идеалистическая теория преформации, является исторически обусловленная, сложившаяся в филогенезе видовая специфичность половых клеток и развивающегося из них зародыша. Рациональным элементом, из которого выросла односторонняя, механистическая теория эпигенеза, является причинная обусловленность каждого шага развития, факт появления новых, ранее отсутствовавших разнородных частей зародыша из первоначально однородного материала. Оба эти, казалось бы, противоположных момента невозможно разграничить. Наследственные (определяемые всей предшествующей историей) свойства вида могут в каждом данном онтогенезе реализоваться только через цепь последовательных, причинно обуславливающих друг друга процессов новообразования при определенных, необходимых для развития внешних условиях. При этом требования, которые предъявляет развивающийся организм к условиям своего существования, и формы взаимодействия его со средой с каждым следующим этапом развития все более усложняются.

Один из важнейших выводов заключается также в том, что с помощью одного только экспериментального анализа невозможно выяснить факторы индивидуального развития во всей сложности их перекрестных взаимодействий. Обязательным является исторический подход к процессам индивидуального развития, т. е. учет того, что последовательность причинно вытекающих друг из друга процессов, составляющих онтогенез, сложилась в филогенезе и закреплена естественным отбором в длинном ряду поколений.

Как мы видели из материала предыдущей главы, эмбриональное развитие есть чрезвычайно сложный процесс, происходящий лишь при определенном сочетании внутренних и внешних условий. Каждая стадия этого процесса причинно вытекает из предыдущей и из эдущихся в данный момент условий развития. Если какого-либо из них или внутренних условий, важных для осуществления нормального процесса развития, недостает или если прибавляется какой-то чуждый внешний фактор, способный повлиять на ход развития, процесс развития отклоняется от нормального пути. В некоторых случаях когда действие этого фактора было временным, после его устранения организм зародыша способен выровнять ход своего развития (например регуляцией), и в результате развивается нормальная организация. В других случаях действие повреждающего фактора оказывается постоянным, и зародыш либо в конце концов гибнет, либо организм рождается на свет с теми или иными дефектами строения. То или иное отклонение, возникшее на определенной стадии развития, например на стадии гаструлы, может повлечь за собой цепь все более сильных отклонений от нормального развития, в результате чего в конце концов дальнейшее развитие может стать вовсе невозможным. Вследствие ранней гибели некоторой части (до 30%) зародышей и плодов (плодовитость (как у животных, так и у человека) ниже нормальной). У человека внутриутробная гибель зародышей на ранних стадиях беременности проявляется в виде спонтанных абортов (произвольных выкидышей). Кроме того, гибель эмбрионов происходит и при внематочной (например, трубной) беременности, когда имплантация зародыша произошла не в матке, а, например, в яйцевом фолликуле. Примером регулируемых нарушений нормального развития являются близнецовые близнецы. В случаях рождения у человека сразу двух детей мы должны различать два принципиально различных типа близнецов. Часто каждый из родившихся близнецов развивается из одной яйцеклетки, причем обе яйцеклетки овулировали одновременно, но одно время оплодотворены и дали начало двум совершенно разным зародышам (разнойяйцевые близнецы). В этом случае близнецы могут быть как одинакового, так и разного пола, и сходство между ними больше, чем между обычными братьями и сестрами. В других случаях близнецы могут развиваться из одной оплодотворенной яйцеклетки, которая на какой-то стадии своего развития (дробление, бластоциста и т. п.) разделяется на двух зародышей, которые далее развиваются независимо (однойяйцевые близнецы). В таких случаях оба близнеца оказываются всегда одного пола и обладают чрезвычайно высоким сходством друг с другом, так что даже родители не всегда могут их отличить. Совершенно очевидно, что здесь имеет место явление, напоминающее результаты опытов с разделением бластомеров. Зародыш разделился надвое на такой стадии, когда его

части способны к регуляции, к образованию целого. Предположение, что это происходит на ранних стадиях дробления, маловероятно, так как у млекопитающих и человека дробящееся яйцо покрыто довольно прочной оболочкой — zona pellucida. Последняя исчезает на более поздних стадиях, к началу образования бластоцисты. У некоторых млекопитающих (броненосцы из отряда неполнозубых), как правило, в норме каждая бластоциста образует не одну, а несколько первичных полосок, соответственно из каждого яйца развивается несколько (4 и более) зародышей. Это явление, называемое полиэмбрионией, по существу представляет собой род бесполого размножения, имеющего место на ранней зародышевой стадии. По-видимому, нечто подобное, но не как правило, а как исключение, имеет место и у человека в случае однояйцевых двоен. Таким образом, как ни парадоксально, можно говорить о наличии у человека (правда, как исключение) процесса, который с полным основанием должен быть отнесен к бесполом формам размножения¹.

По данным Миллера (1941), основанным на большом статистическом материале, у человека в случаях рождения сразу четырех детей («четверня») лишь в 8% случаев они являются однояйцевыми, в 30% — двуяйцевыми, в 30% — трехяйцевыми, в 32% — четырехяйцевыми (т. е. развиваются каждый из отдельной зиготы). Обычно развивающиеся разнояйцевые близнецы имеют отдельные плаценты в течение всей внутриутробной жизни, но иногда плаценты сливаются (синхориальная пара близнецов). Однояйцевые (идентичные) близнецы могут быть дихориальными или монохориальными, соответственно стадии развития зародыша, на которой началось образование двойни. Если разделение произошло очень рано, на стадии морулы, каждый зародыш может образовать свой собственный хорион (дихориальная двойня).

КЛАССИФИКАЦИЯ АНОМАЛИЙ РАЗВИТИЯ

Анатомически выраженные уродства (аномалии развития) необычайно разнообразны и могут быть для удобства рассиотрения подразделены на следующие основные группы (Виллис, 1962):

1. Аномалии развития двоен, троен и т. д.
2. Крупные (общие) аномалии нервной трубки и осевого скелета.
3. Резкие аномалии головного конца тела.
4. Резкие аномалии заднего конца.
5. Крупные дефекты вентральных стенок тела.
6. Аномалии, ограниченные отдельными органами или их частями.
7. Гамартомы и гамартомные системные нарушения.
8. Генерализованные аномалии развития скелета.

Кроме того, должны быть особо выделены патологические отклонения в развитии рудиментов и анцестральных (предковых) признаков, гетеротопное (т. е. топографически смещенное, происходящее на необычном месте) развитие тканей, эмбриональные опухоли и тератомы, эмбриопатии в узком смысле слова, или фетопатии (врожденные нарушения обмена и другие заболевания внутриутробного периода, нередко продолжающиеся и после рождения)².

ДВОЙНИКОВЫЕ УРОДСТВА

Нередко раздельные, т. е. не сращенные, однояйцевые близнецы обнаруживают сходные аномалии развития, в частности внутренностей и органов тазовой области, заячью губу и расщепленное небо, аномалии

¹ Речь здесь идет не о размножении материнского организма, которое, разумеется, у позвоночных и человека может быть только половым, а о «бесполом размножении» (путем разделения надвое) самого зародыша.

² От греч. слов pathos — болезнь; embryo — зародыш; лат. foetus — плод.

в развитии зубов, полидактилию (многопалость, т. е. наличие избыточных пальцев рук и ног) и т. д. — свидетельство генетической (наследственной) природы этих уродств. Ретинобластома — эмбриональная опухоль наследственной природы — встречается подчас у обоих однояйцевых близнецов. Однако в других случаях из двух однояйцевых близнецов обнаруживает анатомические отклонения от нормы только



Рис. 116. Двойниковые уродства у человека (из Паттена).

один, другой же совершенно нормален. Сходные аномалии у обоих близнецов не обязательно свидетельствуют, что эти последние являются однояйцевыми.

В случае неполного разделения двух первичных полосок могут возникать двойниковые уродства, при которых оба зародыша оказываются сращенными в большей или меньшей степени (рис. 116). Сращенные зародыши могут быть либо сходными по размерам, либо в той или иной мере различающимися. В крайних случаях один из зародышей оказывается как бы паразитическим придатком другого.

лько меньшей величи-
(акардия) или имеет
овообращения полно-
аличию ненормальных
от нее. Направление
близнеца извращено.
ого близнеца входит
нную пупочную арте-
разит», или аллантон-
и все паразитические
кожной.

ны на три связанных
алы (безголовые) и

но развитую голову,
и уродства. Наименее
ого строения, которое
что в таком уродли-
вершенным сердцем,
ды. Описан лишенный
о содержавший череп
алов лишено сердца,
а через пупочный ка-
вают отсутствие или
уцированные параце-
гуловищем или лишь
но развита, что едва
сфалами.

овых уродов. Наиме-
ормированное сердце,
й мозг скрыт в вер-
даже если туловище
соби обычно лишены
кишечником со сле-
ыми органами. Спин-
ериферические нервы

Наиболее редуциро-
тых нижних конечно-

плода и состоит из
не имеющей намеков
другие грудные ор-
еться, но часто тоже
елет редуцирован до
рованы (т. е. опреде-

их двойниковых уро-
е и рано приобретает
азитической» формы.
л дефектным и смог

ли ацефал первона-
удного и ненормаль-
л ли акормус, состо-
нно редуцировалось,
вообще ненормаль-
онаначально имевших-
вития? По-видимому,
кардией должен был
комплекс зачатков,
до того, как начнет
я лишь с 4-й недели.
но, редуцированный
ба, то это наверняка
невозможно предста-
овершенную голову,
основу, от которой
рдца нормально на-

ается задолго до появления зачатков многих органов, и так как развитие этих
зтков зависит от адекватного кровоснабжения, то ясно, что у зародыша с акарди-
или гемикардией, с неполноценной и извращенной циркуляцией уже обескислоро-
ной крови неизбежно многие из зачатков органов не будут развиваться. Что не-
гаточное кровоснабжение может быть само по себе причиной крайнего уродства и
укции частей зародыша, подтверждается редкими случаями псевдоаморфного оди-
ного плода с резко аномальным сердцем, обладающего всеми чертами близнеца
миакардией.

Недоразвитие акардиального близнеца, следовательно, частично обусловлено
атой зачатков частей, первоначально имевшихся у зародыша, а частично — выпа-
ением развития других, в норме появляющихся позднее зачатков органов, — оба
тора вытекают из ненормальности кровоснабжения зародыша. Эта ненормальность,
оятно, возникает уже со времени первого становления циркуляции на 4-й неделе
вития, например в форме первичного дефекта сердца, как у одиночного псевдо-
орфного плода. Так как зародыш не может быть обеспечен собственной циркуля-
ей, он приобретает анастомическую циркуляцию от своего близнеца и теперь
остоянии переживать в течение беременности в сильно редуцированной форме. Эта
цепция не исключает теории доминирования нормального близнеца.

Все классификации и названия сросшихся двоен чисто описательны,
оятся на основании места и степени объединения частей обоих членов
ры, которые неограниченно варьируют и не имеют существенного зна-
ния для понимания способа происхождения двойниковых уродов.
оятно, способ возникновения всех сросшихся двоен и двойниковых
одов один и тот же — срастание, в результате их налегания друг на
рга, двух тесно соприкасающихся эмбриональных областей внутри
дственной бластоцисты. Это — не вторичное слияние двух первона-
льно самостоятельных организмов, а первичное объединение путем
имного налегания двух эмбриоформативных полей. По-видимому,
осшиеся двойни всегда развиваются в общем амнионе.

Двойниковые уродства различных видов можно получить экспери-
ментально, например у куриных зародышей, если производить продоль-
й надрез первичной полоски с переднего или заднего ее конца на
льшем или меньшем ее протяжении или если на один из концов пер-
чной полоски оказывать длительное давление, приводящее к ее раз-
зению (рис. 117). По-видимому, и у человека двойниковые уродства
никают под влиянием каких-либо неблагоприятных воздействий на
идии первичной полоски, когда закладываются основы организации
родыша.

Типы и степени объединения сросшихся двоен и двойниковых уродов реализуют
теоретически мыслимые возможности. Если две эмбриональные области только
рикасаются или лишь слегка налегают друг на друга, каждый из получающихся
зшихся двойников имеет полноценную или близкую к таковой организацию. Если
часть срастания является головной конец, возникает краниопаг — вертикальное,
ципитальное, латеральное или ассимметричное объединение скальпов или кальвариев.
случае срастания вентральными сторонами образуется торакопаг, ксифопаг или
салопаг той или иной протяженности, при этом часто обе печени частично сращены.
срастание дорсальными сторонами, обычно в тазовой области, дает пигопага (при-
— «сиамские близнецы»). Наконец, перинеальное и тазовое сращение приводит
возникновению исхиопага, две спины отходят при этом в противоположных направ-
ниях. Если эмбриональные области близнецов значительно совпадали, каждый из
зponentов получающегося двойного урода неполон, оба компонента имеют большую
меньшую протяженность общих частей. При таких обстоятельствах сращение
чно бывает латеральным, приводя к дубликации (удвоению) головных концов,
зких концов тела или и тех и других.

Известны случаи *ischio pagus tripus* со сращением как вентральных стенок живота,
и тазовой области, с двумя нормальными ногами и сложной третьей нижней конеч-
стью с 10 пальцами. В двух таких случаях правый партнер каждой пары имел пол-
и *situs inversus* (извращенное положение) внутренних органов и значительные аномалии
строения сердца; кровоток в аорте правого партнера имел противоположное обы-
чу направление. В каждом случае правый член пары был меньше, несомненно,
илу ненормальной циркуляции. Цефалоторакопагус в сочетании с уродством Януса
области составной головы имеет вентральное сращение груди и головы с двумя

лицами на противоположных сторонах, каждое из них образовано слиянием двух половин лица от двух особей. В редких случаях *stapioragus parietalis* череп партнёров имели боковые отверстия, но без костного сращения, каждый из партнёров обладал отдельным головным мозгом. Такие близнецы могут быть хирургически отделены друг от друга.

Известны моноамниотические близнецы на стадии 13 и 8 сомитов, длинные оси которых были на одной линии, а головы обращены в одном направлении, так что головной конец одного был обращен к хвостовому концу другого — наиболее редкое соотношение. Один из зародышей находился на ранней стадии развития акардии, его кровотоки проходили через другого зародыша, чтобы достичь пупочного стебелька.

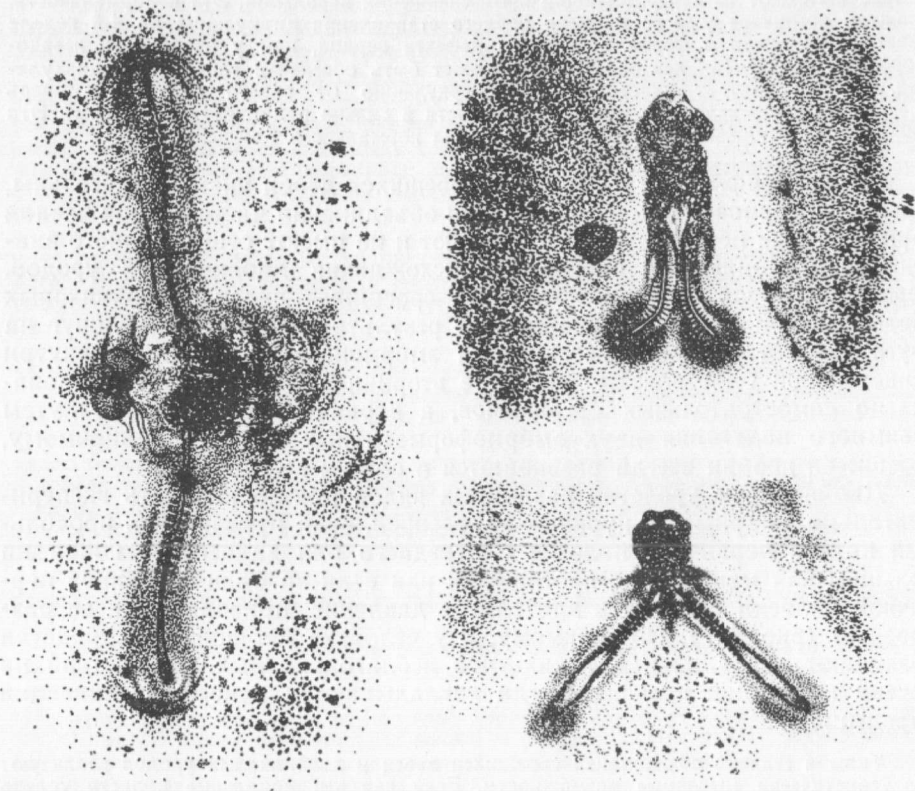


Рис. 117. Двойниковые уродства у куриных зародышей, полученные экспериментально (из Паттена).

Редко паразитический двойник включен в брюшную полость своего собрата (*foetus in foetu*). Мешок, содержащий паразита, всегда расположен при этом ретроперитонеально. Диагноз *foetus in foetu*, или включенного двойника, должен быть ограничен индивидами с несомненным позвоночником и не должен распространяться на абдоминальные и ретроперитонеальные тератомы (см. ниже). Предполагаемый включенный двойник заслуживает полного рентгенографического исследования и препаровки в интересах уточнения диагноза.

ГРУБЫЕ АНОМАЛИИ НЕРВНОЙ ТРУБКИ И ОСЕВОГО СКЕЛЕТА

После гаструляции и образования спинной струны следующим большим событием в развитии зародыша является нейруляция, т. е. формирование нервной трубки и ее обособление от поверхности тела. Это

овождается вскоре появлением зачатков скелетного вместилища гальной нервной системы, позвонков и черепа, развитие которых исит от развития нервной трубки. Показано экспериментально, что важнейшие изменения в ходе развития вдоль медиальной дорсальной области зародыша особенно чувствительны к повреждению тератогенными агентами. Выпадения замыкания краев нервной трубки, ее обонения и образования скелетного вместилища ведут к анэнцефалии (зличным степеням *spina bifida* («раздвоениям спины», точнее — расинам позвоночника) — наиболее обычным результатам экспериментальных вмешательств на развивающихся яйцах.

Здесь будут вкратце рассмотрены: анэнцефалия и родственные аномалии; цефалге; врожденная гидроцефалия и гидранэнцефалия; миелосхизис, *spina bifida* и родственные аномалии; инэнцефалия и близкие аномалии; спинальные щели с вовлечением пищеварительного канала.

Под анэнцефалией подразумевают аномалию, развивающуюся в результате нелетия (дизрафии) головной части нервной трубки. При анэнцефалии часто совершенно не развиваются кости крыши черепа, а кости основания черепа обнаруживают чные аномалии, в частности нарушения сращения костей, деформации височной и внутреннего уха и т. д. Анэнцефалия — обычнейшее уродство, не совместимое знью (по данным ряда исследователей, анэнцефалия встречается один раз на рождений, причем значительно чаще у плодов женского пола).

Протяженность дефекта мозга в каудальном направлении при анэнцефалии сильно ирирует. В большинстве случаев нет оформленных частей мозга выше продолгоого мозга, но иногда различимы части среднего мозга, моста, реже мозжечка. крытие нервной трубки нередко распространяется и на шейный отдел спинного и, а иногда нервная пластинка остается широко открытой на всем протяжении — я платинерия, или краниорахисхизис. В таких случаях к моменту рождения местами обнаруживаются следы ткани центральной нервной системы. Но и при юй анэнцефалии спинной мозг остается недоразвитым вследствие отсутствия тия различных проводящих путей, в норме вступающих в спинной мозг из гоого.

Анэнцефалия и некоторые другие аномалии развития мозга возникают в силу нарушения нормальных условий развития передних сегментела. Как показали эксперименты П. Г. Светлова, ларвальные сегты (подробнее см. гл. XII) более чувствительны к повреждающим ействиям, чем остальные сегменты тела. Поэтому при определенных ровках повреждающих факторов (яды и др.) можно получить зашей животных, у которых производные ларвальных сегментов (и зетствующие разделы мозга — конечный и промежуточный) отсутют, тогда как остальное тело развито более или менее нормально.

Как правило, анэнцефалия сочетается с недоразвитием желез внутренней секре- в частности надпочечников, гипофиз часто отсутствует или недоразвит, а след- и этого являются и нарушения в развитии гонад. С анэнцефалией часто связаны чные аномалии и в строении других органов, притом не только головы и лица опия, расщепление неба), но также туловища (дефекты брюшной стенки и диаф- и), удвоения конечностей, различные аномалии внутренностей.

Под названием «цефалоцеле» подразумевается выступание внутричерепного со- змого через дефект в черепе. Если оно содержит только мозговые оболочки и зсть, то это — менигоцеле (встречается реже), если и мозговую ткань — энцефа- е (встречается чаще). Такие аномалии представляют результат первичного нару- и формирования и обособления нервной трубки от поверхностной эктодермы утствующим дефектом ее черепного вместилища. В ряде случаев энцефалоцеле лающая мозговая ткань представляет не грыжу собственно мозга, а избыточ- мозговую ткань, возникающую вследствие местного ускорения роста. Нередко чаях цефалоцеле бывают как локально с нею связанные аномалии (внутренняя цефалия, *spina bifida* в шейной области), так и уродства других частей тела, нар аномалии в развитии сердца и других внутренностей. За исключением особен- бых мозговых уродств, при цефалоцеле надпочечники нормальны.

Зрожденная гидроцефалия и анэнцефалия возникает в результате преграждения желудочковой системы мозга и ее выходов, чаще всего силвиева водопровода з, т. е. разрастание нейроглии, атрезия, реже простой стеноз, т. е. сужение, и

образование перегородки). Сравнительно редкими причинами могут быть глиоз и стеноз мюровых отверстий и образование перегородки у отверстия Мажанди. В других случаях гидроцефалия может иметь постнатальное происхождение и воспалительную природу. В специальной группе случаев гидроцефалия связана с люмбальным или люмбосакральным, менее часто торакальным менингоцелем или менинго-миелоцелем. В случаях с менинго-миелоцелем одновременно имеется уродство Ариольда — Киари — языкообразное продолжение мозжечка в каудальном направлении, покрывающее сильно удлинённый продолговатый мозг. Они включают соответственно удлинённый 4-й желудочек, причем имеется препятствие для оттока из него цереброспинальной жидкости в черепную полость вследствие закупорки *foramen magnum*, вызывающей гидроцефалию.

Врожденная гидроцефалия почти всегда бывает вызвана первичным нарушением развития нервной системы. В течение первых трех месяцев желудочки и хорондное сплетение сравнительно велики, а стенки мозга тонки; раннее препятствие оттоку цереброспинальной жидкости поддерживает и усугубляет эту «физиологическую гидроцефалию» ранней фетальной жизни и препятствует правильному формированию стенок мозга. Секрция жидкости хорондным сплетением начинается на очень ранней стадии развития, вероятно в течение 2-го месяца.

Врожденная гидроцефалия часто сопровождается другими аномалиями развития мозга и других частей, например лицевыми нёбными расщелинами, циклопией, аномалиями развития пальцев и внутренностей.

При гидранцефалии голова внешне представляется нормальной, но полушария большого мозга полностью отсутствуют, их место занято прозрачной жидкостью, заключенной в перепончатом вместилище. Средний мозг оканчивается наверху обрубком, тогда как остаток ствола мозга и мозжечок выглядят нормально. Природа этого уродства неясна; нормальные размер и форма черепа не соответствуют ни взгляду, что оно обусловлено первичной агенезией (неразвитием) полушарий, ни мнению, что это — крайний конечный результат гидроцефалии. Замечательно поведение таких детей: они живут несколько дней и нормально принимают пищу; в одном из случаев ребенок прожил свыше трех лет, беря рожок, после первого года много кричал, но в остальном был лишен подвижности и ощущений.

Различные формы *spina bifida* представляют дефекты замыкания (*disgraphia*) и обособления от кожной эктодермы спинального отдела нервной трубки, а также, как следствие, нарушения развития ее скелетного вместилища. Различают: тотальный миелосхизис — вся нервная пластинка остается широко открытой;

локальный миелосхизис, или миелоцеле¹ — часть спинного мозга остается в виде незамкнутой нервной пластинки, обычно выдаваясь на поверхность наполненной жидкостью менингоцеле;

менинго-миелоцеле — наиболее обычная разновидность: спинной мозг распластан и вытяннут наружу поверх менингоцеле, но покрыт истонченным эпидермисом;

менингоцеле — мешковидное выпячивание мозговых оболочек, не содержащее спинного мозга;

spina bifida occulta — локальный дефект одной или более позвоночных дуг, но без выпячивания спинного мозга или его оболочек.

Иногда *spina bifida* сопровождается дипломиелией, при которой спинной мозг расщеплен на известном протяжении на две части, каждая со своим центральным каналом, часто разделенные костной или хрящевой перегородкой, разделяющей полностью или частично спинномозговой канал на два. Аномалии спинного мозга могут сопровождаться и иными нарушениями строения позвонков и ребер, а также внутренностей.

Риданцефалия — редкая аномалия, несовместимая с постнатальным выживанием, встречается чаще у плодов женского пола. Это — грубая аномалия затылка, шеи и головного мозга. Голова повернута так, что лицо обращено кверху. Дорсально скальп продолжается в кожу люмбодорсальной или сакральной области. Спереди шеи нет, кожа лица непосредственно переходит в кожу груди и плеч. Характерны резкие нарушения в развитии затылочной кости, шейных, грудных и часто поясничных позвонков (уменьшение числа, деформация). Часто этому сопутствуют окципитальное энцефалоцеле и другие грубые аномалии мозга. Спинной мозг короток и дефектен, может и вовсе отсутствовать. Разнообразны аномалии внутренностей. Такая множественность нарушений при риданцефалии свидетельствует, что эта аномалия возникает рано, вероятно в просомитный период (3-я неделя или раньше).

В случае тотального заднего миелосхизиса описаны разделенные на две части тела позвонков, или *spina bifida anterior*, с пищеводом, лежащим между двумя частями. Известны и другие варианты вовлечения отдельных участков пищеварительной трубки (желудка, кишки) в расщепленный продольно позвоночник и их прилегания к мозговым оболочкам.

¹ Название «миелоцеле» не совпадает с «энцефалоцеле»; при одном нервная трубка открыта, при другом замкнута.

Большое количество уродств обусловлено нарушениями роста на х или иных стадиях эмбрионального развития. Так, при рано сказавшемся недостатке тиреоидного гормона развиваются карликовость и эитинизм, при избытке гипофизарного гормона роста — акромегалия (гигантизм конечностей) и т. д. К аномалии приводит и нарушение стных формообразовательных процессов. С некоторыми из них мы е встречались в предыдущем изложении (см. гл. IX). В частности, ма обычно грубые аномалии головного конца.

ГРУБЫЕ АНОМАЛИИ ГОЛОВНОГО КОНЦА

Так, заячья губа, волчья пасть, нёбные и другие лицевые расщелия являются результатом отсутствия сращения различных частей ого или обоих верхнечелюстных отростков и медиальных и латеральных носовых частей лобно-носового отростка или, менее часто, нечелюстного и нижнечелюстного отростков или обеих половин нечелюстной дуги по средней линии. Расщелины могут быть однобоесторонними, различные типы их могут встречаться совместно в комбинации с другими лицевыми, черепными или топографически енными аномалиями. Медианная нижнечелюстная расщелина может продолжаться по средней линии шеи вниз, вовлекая гиондную дугу идину. Наследственные заячья губа и расщепленное нёбо, сходные логичными аномалиями у человека (которые также иногда могут наследственными и семейными особенностями), встречаются ши, и изучение поврежденных зародышей на разных стадиях отво показывает, что развитие аномалии происходит в результате жки роста челюстных отростков. Так как формирование нёба овека путем сращения челюстнонёбных отростков является нем до 10-й недели, налицо весьма длительная возможность заи этого процесса повреждающими факторами.

различных позвоночных встречается спонтанно, а также может вызвана экспериментально циклопия, или синопсия — аномалия, ивающая не только развитие глаз, но также носа, костей черепа ной системы. Нередко вместо двух парных глаз развивается один ой медианный глаз без следов дубликации, или единственная ме-я орбита может содержать редуцированный, рудиментарный глаз все не содержать глазного яблока. В других случаях в одной ой орбите лежат бок о бок два глазных яблока. Значительно ва глазных яблока объединены в единственный большой шар нной ямкой и парными роговицами, зрачками, хрусталиками и и частями, или может быть частичное объединение также и этих знтов. Часто они атрофичны или отсутствуют. Наружные глазные развиты аномально. Нередко имеются 4 века, окружающих одно те. Сетчатка циклопических глаз иногда образует складки, тру-розетки.

зюгих циклопических плодов нос характерно изменен в форме хоботка или ити всегда над медианным глазом, редко под ним. Описан плод, у которого, сближением орбит, имелись отдельные парные супраорбитальные хоботки. отсутствия хоботка глаз часто рудиментарен или отсутствует, что указывает льный дефект средних частей лица, — переходная аномалия, приближающая-опии. Хоботок покрыт кожей и выстлан секреторирующим слизь эпителием. его заканчивается слепо, не имея сообщения с глоткой. Стенка его обычно может содержать и хрящ. Циклопия сопровождается аномальным развити-щевых костей, конечного мозга (непарный гладкий узелок или подковооб-са, лишенная мозолистого тела, прозрачной перегородки и свода), реду-отсутствием нижней челюсти в комбинации с отоцефалией или без нее, ии пальцами на руках и т. д.

Эксперименты на зародышах животных показывают, что циклопия возникает не путем сращения первоначально парных частей (глазных яблок, орбит), но в результате образования с самого начала непарных органов.

Близкую к циклопии аномалию или ее незавершенную форму, представляет цебоцефалус («обезьянья голова») — орбиты сближены, нос узок и деформирован, обычно с единственной узкой полостью, мозг так же аномален, как при циклопии.

Микрогнатус и агнатус — уменьшение или, в крайнем случае, отсутствие нижней челюсти (редко у человека, чаще у других млекопитающих, в частности у овцы). Уши часто смещены книзу и в той или иной степени недоразвиты. Эта аномалия вызвана неразвитием нижнечелюстной дуги и связанных с ней структур. Агнатус может сочетаться с циклопией.

Апрозопус (отсутствие лица) — крайняя степень деформации головного конца тела. Плод с маленькой шаровидной головой, лишенной глаз, носа и рта, но обычно с наружными ушами, иногда сближенными и сращенными. Полость глотки спереди слепо замкнута. Мозг редуцирован (имеется только ствол). Эта аномалия, как и циклопия и агнатия, у человека встречается реже, чем у других млекопитающих.

ГРУБЫЕ АНОМАЛИИ ЗАДНЕГО КОНЦА ТЕЛА

Здесь относятся врожденное отсутствие одной или обеих нижних конечностей, отсутствие крестца или поясничных позвонков и крестца, но при наличии лишних конечностей — аномалия, совместимая с жизнью; удвоение нижних конечностей или таза и конечностей; дефекты тазовых стенок с отсутствием конечностей или без и с выпячиванием внутренностей; удвоение либо смещение пениса или клитора, обычно с отсутствием прорыва анального отверстия и другими перинеальными (промежностными) и внутренними аномалиями. Особенно характерна симподия, или сиреномелия (симелия) — большая или меньшая степень сращения и редукции скелета и мягких частей повернутых нижних конечностей, сопровождаемая аномалиями таза, тазовых органов и мочевого тракта, отсутствием анального отверстия и т. д. Встречается сравнительно редко у человека, еще реже у животных.

Возникновение сиреномелии связано с ранними нарушениями развития в области заднего конца первичной полоски и аллантоиса. В большинстве случаев симподия развивается лишь одна пупочная артерия, отходящая прямо от аорты и идущая к пуповине по средней линии тела. Наряду с обычным в таких случаях отсутствием развития мочевого пузыря и урахуса, нет и аллантоидных сосудов; васкуляризация плаценты осуществляется за счет сохраняющейся желточной артерии (а. omphalomesenterica). Конечности развиваются сращенными с самого начала, возможно, вследствие отсутствия тех частей, которые нормально лежат между их зачатками.

ГРУБЫЕ ДЕФЕКТЫ ВЕНТРАЛЬНЫХ СТЕНОК ТЕЛА

Стенка тела 4—5-недельного зародыша очень тонка, состоит только из эктодермы и нежного слоя париетальной мезодермы, в которой нет еще ни мышц, ни зачатков скелета (ребер и грудины). С их появлением начиная с 6-й недели стенка тела углубляется, но до 4-го месяца ее мышечный и скелетный компоненты неполны. Вмешательство необычных факторов в эти процессы развития соматоплевры и пуповины может вести к различным дефектам стенки тела, в частности их вентральной медиальной части, где происходит окончательное сращение правой и левой сторон. Таковы стернальные расщелины с эктопией сердца или без нее, эвентрация (выпадение) брюшных внутренностей, пупочная грыжа, экстровеция мочевого пузыря, или эписпадия, и недостаточное развитие брюшных мышц с мочевыми и другими внутренними аномалиями.

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ

Многие местные аномалии органов и тканей обусловлены задержкой развития или подавлением либо искажением развития зачатков органов на разных стадиях.

Основные типы таких нарушений:

1. Аплазия, или агенез, — отсутствие образования части, обусловленное либо невозникновением или деструкцией ее зачатка, либо отсутствием ранее образующейся части, от которой зависит ее возникновение, например агенез почки вследствие выпадения вырастания мочеточника.

2. Гипоплазия — частичное или несовершенное образование органа или ткани.

3. Гиперплазия, чаще именуемая гипертрофией, — вырастание части до избыточных размеров.

4. Выпадение сращения или закрытия частей (дисрафия) — частый повод возникновения аномалий сердца, удвоенных органов женского полового тракта, гипоспадии и колобомы.

5. Выпадение обособления или канализации частей иллюстрируется отделением пальцев при синдактилии, отсутствием прорыва отверстий пагалища, ануса и т. п.

6. Сохранение рудиментарных структур, которые обычно исчезают, например ductus thyreoglossus, d. vitello-intestinalis и др.

7. Умножение (мультипликация) частей — обусловлено возникновением более чем одного центра органогенеза в данном органообразующем поле (избыточные конечности или пальцы, двойной мочеточник, бавочные селезенки и надпочечники).

8. Гетеротопия, эктопия — развитие органов в местах, где они нормально отсутствуют.

9. Генерализованные аномалии развития скелета.

Большое значение в акушерской и педиатрической клинике имеют аномалии развития сердца. Наиболее часты дефекты межпредсердных межжелудочковых перегородок, стеноз или атрезия пульмонарного отверстия, смещение артериальных стволов, постоянный truncus communis (отсутствие аортальной перегородки) и постоянный ductus arteriosus, а также различные комбинации названных аномалий. Большинство аномалий строения сердца легко объясняется задержками развития, с сохранением формы эмбрионального сердца на различных стадиях или выпадением (отсутствием) некоторых частей, которые комбинируются при формировании предсердной, желудочковой и артериальных перегородок. Большинство аномалий развития сердца берет начало еще до конца второго месяца, так как формирование септ и всех главных отверстий завершается на 7-й неделе внутриутробной жизни. Овальное отверстие и ductus arteriosus, однако, нормально остаются открытыми вплоть до рождения; их сохранение, наряду с другими аномалиями, есть постнатальный вторичный их результат. Названные и другие дефекты развития сердца приводят к нарушениям кровотока, что в свою очередь может вести к различным нарушениям развития других органов. Сердечные аномалии в значительном проценте случаев сочетаются с одной из форм идиотии — монголизмом, с аномалиями развития селезенки и других органов.

Многие аномалии развития кровеносных сосудов связаны с сохранением ранних эмбриональных сосудов, которые в норме позднее исчезают (см. гл. IX). Нарушение нормального закрытия одного русла или открытие другого может вести к крупным аномалиям в конечной форме кровеносных сосудов, например к возникновению правосторонней или билатеральной аорты, к вариациям в способах отхождения главных ветвей от аорты, к левосторонней нижней полой вене или дубликации межпочечной части нижней полой вены. Сохранение желточных сосудов, отходящих от мезентерия к пуповине, может вызвать ущемление петель кишечника.

Постоянный ductus arteriosus, часто сопровождающий сердечные аномалии, встречается и отдельно и иногда совместим с долгой жизнью. Нормально проток закрывается активным сокращением мышечной стенки вскоре после рождения, а при отсутствии пролиферации интимы — в течение последующих недель. Незакрытие протока — один из обычных результатов перенесенной матерью краснухи на ранних стади-

ях беременности. Встречаются аномалии развития лимфатической системы (отсутствие грудного протока, брыжеечных лимфатических узлов и др.).

Аномалии развития органов пищеварительной системы весьма разнообразны. Нередко имеет место врожденная атрезия пищевода от легкого стеноза (сужения) до полного отсутствия органа на том или ином протяжении. Эта аномалия постоянно сопровождается заболеванием, известное под названием гидрамниона, и, возможно, связана с отсутствием обычно имеющего место заглывания плодом амниотической жидкости. Иногда пищевод на том или ином уровне сообщается с трахеей (трахеопищеводная фистула). Эти аномалии являются результатом нарушения нормального обособления зачатка трахеи от зачатка пищевода на протяжении 4-й и 5-й недель внутриутробного развития и связаны с аномалиями развития сосудов (сохранение правой дуги аорты или наличие аномальной правой подключичной артерии). Нередки атрезия или стеноз различных отделов кишечника, а также атрезия анального отверстия (в результате отсутствия перфорации анальной пластинки) или фистулы (сообщения) прямой кишки с различными отделами мочеполовых путей в результате нарушения разделения клоаки на прямую кишку и мочеполовой синус. Иногда кишка образует дивертикулу, из которых наиболее обычен меккелев дивертикул — остающийся постоянно желточный проток (в норме редуцирующийся).

Встречается и раздвоение кишечной трубки на том или ином ее протяжении. Аномалии развития печени чаще всего представлены атрезией и стенозом желчных протоков различного калибра. Желчный пузырь может быть двойным или вовсе отсутствовать, или занимать необычное положение (внутрипеченочное, левостороннее и т. п.). При агенезе экзокринной паренхимы поджелудочной железы островковый аппарат развивается нормально.

Аномалии развития дыхательных путей и легких выражаются в стенозе и атрезии гортани и трахеи, образовании трахеальных и ларингеальных дивертикулов, в нарушениях ветвления бронхов (трифуркация трахеи и т. п.) и расчленения легких на доли. Крайне редок агенез обоих легких (бывает у двойников с акардией). Агенез одного из легких нередок и совместим с хорошим здоровьем.

Весьма многообразны аномалии развития выделительных органов. Не очень редко имеет место не совместимый с жизнью обоесторонний агенез почек, намного более частый у плодов мужского, нежели женского пола. Это уродство часто сопровождается другими аномалиями, в частности деформациями нижних конечностей (вплоть до симподии), аномалиями половых органов, атрезией ануса и гипоплазией легких. В случае одностороннего агенеза почек единственная имеющаяся почка развивается до двойного размера против нормы. Эта аномалия совместима с жизнью. Почти во всех случаях соответствующие мочеточник и половина *trigonus* мочевого пузыря отсутствуют, а дериваты вольфова и мюллерова протоков, особенно их нижние части (*vas deferens*, *epididymis*, яйцевод, матка и влагалище) обычно отсутствуют или недоразвиты на пораженной стороне, тогда как гонады хорошо сформированы. Аплазия зачатка мочеточника всегда связана с аплазией метанефрогенной бластемы. В случаях гипоплазии почки недоразвит и мочеточник. Все эти аномалии объединяются тем, что вращение зачатка мочеточника в метанефрогенный тяж является одним из обязательных условий (причинных факторов) разрастания и дифференцировки метанефрогенного эпителия. Имеются указания, что большие дозы хинина, принятые матерью на ранних стадиях беременности, могут нарушать вращение мочеточника в зачаток второй почки и тем препятствовать дифференцировке этого зачатка.

Разнообразны аномалии положения и формы почек и мочеточников: подковообразная почка (нижние, редко верхние концы обеих почек сращены), нередко асимметричная; тазовое, или нижнепоясничное, положение почек, появляющееся в силу отсутствия нормального смещения ее у зародыша в конце 2-го месяца из тазового в верхнепоясничное положение; перекрещенная почка — при этой аномалии обе почки, сросшись друг с другом, образуют одну асимметричную, от которой, перекрещиваясь, отходят оба мочеточника; множественные или раздваивающиеся мочеточники; сверхчисленные почки; аномально расположенные устья мочеточников, открывающиеся не в мочевой пузырь, а в простатическую часть уретры, влагалище и т. п. Аномальные почки часто снабжаются аномально развитыми кровеносными сосудами; например, ниже нормы расположенные или перекрещенные почки обычно имеют избыточные артерии, отходящие от аорты, и сверхчисленные вены. При агенезе почек отсутствуют

соответствующие главные сосуды; их наличие в миниатюре свидетельствует, что место не агенез почек, а гипоплазия или приобретенная атрофия.

Из аномалий развития половых органов наиболее важны связанные нарушениями хромосомного и гормонального механизмов определения пола.

Первичное генетическое определение пола, происходящее в момент подотворения, еще не обеспечивает автоматически нормального подотворения развития органов половой системы. Напротив, их рост и дифференцировка требуют определенного, строго сбалансированного воздействия гормонами, различными для обоих полов, продуцируемыми гонадами самого плода, а вероятно, также его гипофизом и надпочечниками.

У некоторых животных, в особенности у рогатого скота, в случае возникновения синхориальной сосудистой связи между двумя развивающимися в матке разнополовыми плодами, мужской плод развивается нормально, тогда как развитие признаков пола у женского плода подавляется действием мужского полового гормона его партнера. Развивающийся телка обнаруживает вторичные половые признаки, промежуточные между мужским и женским полом (ложный гермафродит — фриртин) и в дальнейшем оказывается бесплодной. У других животных (рыбки, обезьяны), а также у человека сосудистые синхориальные связи между двумя разнополовыми близнецами не приводят к возникновению *ди-мартинов*. Различные степени маскулинизации женского плода *млекопитающих* могут быть достигнуты введением в организм матери мужского полового гормона (опыты на крысах, морских свинках и других грызунах). Труднее добиться феминизации плодов мужского пола введением женского полового гормона (эстрогена) в организм беременной самки. Кастрация эмбрионов кроликов без прерывания беременности нарушает развитие вторичных половых признаков только в том случае, если она проведена раньше 24-го дня внутриутробного развития; в этом наблюдаются: гипоплазия дериватов вольфова канала и penis *амцов*, если операция проведена на 21—22-й день; отсутствие предстательной железы и *vas deferens* при операции на 19-й день; образование почти нормальных женских половых путей и наружных половых органов женского типа. Это — прямое доказательство того, что инкретная функция семенников плода стимулирует развитие мужских признаков и подавляет развитие женских. Кастрация плодов женского пола 19-й день не оказывает влияния на последующее развитие женских половых органов или на исчезновение вольфова протока. Таким образом, у кастратов обоего пола, как у нормальных самок, вольфовы протоки редуцируются, а мюллеровы сохраняются и развиваются. Следовательно, инкреторная деятельность семенников плода существенна для развития признаков мужского пола (моногоормонная теория), однако эксперименты не доказывают, что яичник плода лишен инкреторной функции.

У человека мужские псевдогермафродиты, т. е. лица генетически мужского пола, внутренне и наружные половые органы феминизированы в той или иной степени, чем обычные, чем женские псевдогермафродиты, т. е. маскулинизированные лица генетически женского пола. Нередко эта аномалия имеет наследственный характер, простираясь у братьев или в ряде последовательных поколений. Различны несколько типов псевдогермафродитов. «Классический» тип имеет нормальный рост, женские наружные гениталии, женский облик и груди, слепое влагалище, матка отсутствует или интентарна, семенники нередко интраабдоминальны (не опущены в мошонку). Хромосомный пол мужской. Такие лица нередко считаются за нормальных женщин, пока яичная аменорея (отсутствие менструаций) не привлечет внимания к их сущности.

Пациенты с синдромом Турнера, внешне похожие на инфантильных девочек с некоторой степенью карликовости, инфантильными наружными гениталиями, неразвитыми грудями и первичной аменореей, часто лишены гонад или имеют только их маленькие рудименты в положении, характерном для яичников («овариальный агенез»). Однако во многих случаях турнеровского синдрома имеет место коарктация аорты — аномалия более обычная у лиц мужского, чем женского пола. Исследование полового хроматина и хромосом показало, что большинство субъектов с синдромом Турнера имеет генетически мужской пол. Очевидно, в этих случаях имеет место агенез или ранняя (еще у зародыша) атрофия семенников. Это — крайняя степень мужского псевдогермафродитизма.

Весьма обычны значительно более слабые степени мужского псевдогермафродитизма, выражающиеся в гипоспадии. Это — результат неполного сращения уретральных складок на нижней поверхности полового бугорка, т. е. как бы задержка развития наружных половых органов на стадии, характерной для женского пола. Гипоспадии могут быть частичными либо полными, с продольной щелью вдоль всей нижней поверхности пениса. Если расщелина распространяется и на мошонку, то в одних случаях семенники опущены в нее, и это указывает на истинный пол; в других случаях семенники остаются в брюшной полости, и такой ребенок может быть ошибочно принят за девочку с атрезией влагалища. Как и в случае более крайних форм мужского псевдогермафродитизма, склонность к гипоспадии может быть семейной или наследственной.

Псевдогермафродитизм у лиц генетически женского пола редок и в большинстве случаев обусловлен гиперплазией, реже опухолевым ростом, коры надпочечников плода (врожденный адrenaльный виртизм). Резко усиленная выработка андрогенов (мужского полового гормона) корой надпочечников, начиная с 3-го месяца внутриутробного развития, вызывает у плода женского пола ложный гермафродитизм, а у плода мужского пола — masculinization syndrome (преждевременное увеличение половых органов). У женщин в этих случаях влагалище и уретра аномальны, оба открываются в сохраняющийся мочеполовой синус. Клитор увеличен, наружные половые органы напоминают таковые у лиц мужского пола с гипоспадией. Яйцеводы и матка развиты обычно нормально, несомненно потому, что их эмбриональное формирование имеет место раньше, чем формирование наружных половых органов, и успевает продвинуться раньше, чем начнется избыточная адrenaловая инкретция. Сверхпродукция андрогенов продолжается и после рождения, избыточные количества 17-кетостероидов экскретируются с мочой. Это — важный тест для отличения случаев псевдогермафродитизма, обусловленных гиперфункцией надпочечников, от иных форм. Распознавание подобных случаев у новорожденных важно потому, что солевой обмен таких больных может быть также нарушен, что нередко приводит к смертельному исходу. Лечение врожденного адrenaлового виртизма введением кортизона приводит к падению содержания 17-кетостероидов до нормы, к развитию груди и женского хабитуса, началу овариального цикла и менструаций.

Истинный гермафродитизм у позвоночных и человека редок и выражается в наличии у одной и той же особи гонад (или участков гонад) обоего пола. В отличие от истинного гермафродитизма у многих растений и некоторых беспозвоночных животных, у которых он является нормой и совместим с выработкой полноценных гамет обоего пола, у позвоночных и человека гонады обоих полов, развивающиеся у одной и той же особи, угнетают развитие друг друга и потому остаются стерильными. Известны немногие случаи такого истинного (но не совместимого с размножением) гермафродитизма у человека. Иногда на одной стороне развивается семенник, на другой — яичник; остальные половые органы соответственно тоже неодинаковы справа и слева. В других случаях одна из гонад или обе могут быть смешанными (ovo-testis): один участок гонады по строению представляет семенник, другой — яичник. Такие лица подлежат оперативному лечению: у них должна быть оставлена только та гонада (или часть гонады), которая соответствует генетическому полу, определяемому на основании исследования полового хроматина. Только в таких случаях может развиваться нормальная воспроизводительная функция.

Из других аномалий развития половых органов отметим агенез яичников, приводящий к первичной аменорее (т. е. отсутствию менструаций) и инфантильному недоразвитию гениталий. Нередки случаи вро-

жденной гипоплазии гонад (иногда это семейная особенность), приводящей к развитию евнухоидного облика и ослабленной в той или иной степени половой функции.

Различные случаи частичного или полного удвоения матки и влагалища (двуорогая матка, двойная матка, двойное влагалище и т. д.) обусловлены задержкой сращения каудальных отделов мюллеровых канальцев; оставаясь парными, эти отделы, соответственно, образуют парные женские половые пути. Нередко встречается также неперфорированная девственная плева, а в более крайних случаях и атрезия влагалища, в результате отсутствия канализации каудального отдела мюллеровых канальцев. Часто эти аномалии сочетаются с другими, например атрезией ануса, с аномальным отверстием матки в нижние половые пути или даже в прямую кишку.

Из частных поражений нервной системы и органов чувств нередко встречаются хрэнцефалия (недоразвитие, малые размеры головного мозга) и микроцефалия (слабое развитие мозговых извилин) в некоторых случаях юности, связанных с задержкой развития мозга; порэнцефалия; агенез зрительного тела (последняя аномалия у мышей имеет наследственную природу); микрофтальмия (недоразвитие в той или иной степени одного, обоих или отсутствия); у человека микрофтальмия нередко сопровождается врожденной колобомой (складчатостью) сетчатки.

Нередки врожденные аномалии произвольных мышц — агенез отдельных мышц (например, отсутствие трапециевидной мышцы, дефекты мышц и др.). Врожденная деформирующая миодистрофия выражается в значительной гипоплазии многих мышц, приводящей к деформациям конечностей.

Резко выражены уродства конечностей — вплоть до амелии (отсутствия конечностей), дубликации конечностей или их частей, или отдельных костей в результате возникновения избыточных организационных центров в пределах эмбрионального поля закладки конечности. Наиболее часто встречаются различные формы полидактилии (развитие избыточных пальцев).

Особую группу аномалий составляют сохраняющиеся иногда по-прежнему, в норме временные, эмбриональные органы. Причиной возникновения таких аномалий является выпадение или задержка процессоредукции этих органов. Сюда относятся наличие остатков эпителиальной зубной пластинки в окружающих зуб тканях, а также рудиментов гертвиговского слоя эмалевых органов. Эти остатки эмбриональных образований, разрастаясь, могут давать начало эпителиальным кистам, а иногда опухолям (адамантинома, плоскоклеточный рак и др.). Иногда часто (у трети обследованных) сохраняются около передней губы гипофиза остатки стебелька, соединявшего карман Ратке с эпителиальной полостью ротовой полости, а также остатки полости кармана Ратке в виде кисты передней и промежуточной долями. Эпителий этих рудиментов может дать начало кистам и опухолям. Рудименты жаберных дуг, в норме исчезающие уже у зародыша, могут в результате неполной процессоредукции дать начало кистам, выстланным многослойным плоским многорядным мерцательным эпителием, иногда со слизистыми или железистыми железами. Кисты могут быть связаны эпителиальной ножкой с эпидермисом шейной области. Опухоли бранхиальных цист очень редки. Если ножка кисты пронизана каналом, то полость кисты сообщается с наружной средой, и, следовательно, мы имеем дело с наружным синусом. Реже обнаруживаются внутренние синусы — рудименты жаберных карманов, с каналом, открывающимся в полость глотки. Как

известно, в норме у зародышей человека не происходит прорыва жаберных щелей в жаберные карманы. Если, однако, такой процесс произойдет (как это имеет место в норме у зародышей рыб, амфибий), то возникают бронхиальные фистулы. Если бронхиальные кисты и синусы обычно встречаются на одной стороне шеи, то фистулы чаще билатеральны и иногда их появление является семейной особенностью. Эпителиальные кисты могут возникать и за счет сохранения эпителия 3-й или 4-й пар жаберных карманов, являющегося источником развития зобной и околощитовидных желез. Такие кисты рассматриваются как рудименты протоков этих желез. Проток щитовидной железы (ductus thyroglossus), который в норме облитерируется, может давать начало эпителиальной кистам. Иногда foramen caecum продолжается в рудимент этого протока — ductus lingualis.

Иногда в детстве возникает соединение упомянутых кист с поверхностью кожи посредством вторично появляющихся каналов — развиваются синусы, подлежащие оперативному вмешательству. В ряде случаев кретинизма отмечается аномальное положение части видоизмененной паренхимы щитовидной железы в толще основания языка.

В 1—2% случаев на вскрытиях (у лиц мужского пола втрое-вчетверо чаще, чем у женского) обнаруживается меккелев дивертикул — рудимент проксимальной части желточного протока, отходящий от тонкой кишки и выстланный слизистой оболочкой кишечного типа, иногда с прилегающими островками панкреатической паренхимы. Меккелев дивертикул может быть слепо замкнут, реже открывается фистулой на коже пупка (пупочный синус). Иногда рудимент желточного протока представлен только замкнутой эпителиальной кистой в области пупка. Дивертикул часто обнаруживают при хирургических вмешательствах, так как наличие этого рудимента нередко ведет к различным осложнениям (кровотечения от пептической язвы, перфорации язвы, воспалительные процессы, перфорация инородным телом и т. д.). Нередки и опухоли дивертикула. Другим рудиментом, часто в той или иной степени сохраняющимся и подверженным различным патологическим процессам, является уракус. Это — проксимальная часть аллантоиса, остатки которой очень часто, а может быть и постоянно, сохраняются в той или иной части пузырно-пупочной связки, особенно в ее нижней трети. Нижняя часть уракуса может сообщаться с полостью мочевого пузыря и выстлана переходным эпителием. Иногда от нее остаются лишь небольшие выстланные эпителием кисты. Уракус может давать начало пупочным фистулам мочевого пузыря, пупочным синусам, кистам и опухолям.

Ткань хорды, которая после образования позвоночника подвергается редукции и сохраняется лишь в виде nuclei pulposi, может вследствие неполной редукции, чаще всего в сфено-окципитальной и крестцово-копчиковой областях, образовывать избыточные разрастания. Если такие разрастания хордальной ткани выдаются за пределы позвоночника и, например, вдаются в полость черепа, они обозначаются как экхордозы. В тех же отделах позвоночника, особенно в крестцово-копчиковом, и гораздо реже в шейном, грудном или поясничном, ткань хорды может образовывать специфические опухоли — хордомы.

Нередко встречается аномальное развитие различных структур хвостовой области зародыша. Кaudальный конец нервной трубки, хорды и мезодермы до завершения образования сомитов имеет характер малодифференцированной клеточной массы, представляющей собой гензеновский узелок и разрастающейся в виде конической хвостовой почки. В течение 6-й недели у зародыша длиной 12 мм зачаток хвоста достигает наибольшего развития, достигая 1 мм в длину. Он содержит 10—12 сегментов и непостоянную каудальную часть нервной трубки, из которой возникают 4 или более пары посткокцигеальных нервов, а также трубчатые или плотные остатки постанальной области отдела кишки. В течение 7-й и 8-й недель хвост редуцируется. Он становится короче, тоньше и поворачивается дорсально. Копчиковые сегменты редуцируются до 4—5. Остатки постанальной кишки исчезают. Кaudальный отдел нервной трубки сморщивается и искривляется, посткокцигеальные нервы исчезают. Иногда в редуцирующемся хвосте у 8—9-недельных зародышей обнаруживаются дубликации спинного мозга и его центрального канала, обособление частей просвета в форме пузырьков, возникновение вторичного заднего нейропора и другие неправильности. У 3-месячного зародыша человека выступающего хвоста уже нет, и его место отмечает лишь маленькая ямка. Начиная с этого момента копчиковый конец спинного мозга смещается все более краниально; на 6-й месяц он приходится на уровне I крестцового сегмента, а к рождению — на уровне III поясничного позвонка. Однако остаток копчиковой или каудальной части нервной трубки может оставаться под кожей постанальной ямки над

концом копчика в виде полости, выстланной эпендимой. Постанальная ямка соответствует месту закрытия бывшего заднего нейропора. Ямка и кокцигеальный рудимент связаны с терминальным конусом спинного мозга посредством filum terminale, которая также может содержать изолированные группы эпендимных клеток. Сам копчик представляет рудиментарную структуру, соответствующую базальным хвостовым позвонкам млекопитающих, снабженных хвостом. Центры их окостенения появляются с зачатком, первый — на первом году жизни, а 4-й — примерно на 25-м году. Количество сохраняющихся сегментов подвержено большим вариациям (3, 4, 5). Тело первого копчикового позвонка может сливаться с крестцом. Вентральные отростки копчика могут иметься маленькие костные узелки, соответствующие шевроновым костям гемальных дуг хвостовых позвонков животных, снабженных хвостом. С ними могут быть связаны и рудиментарные хвостовые мышцы.

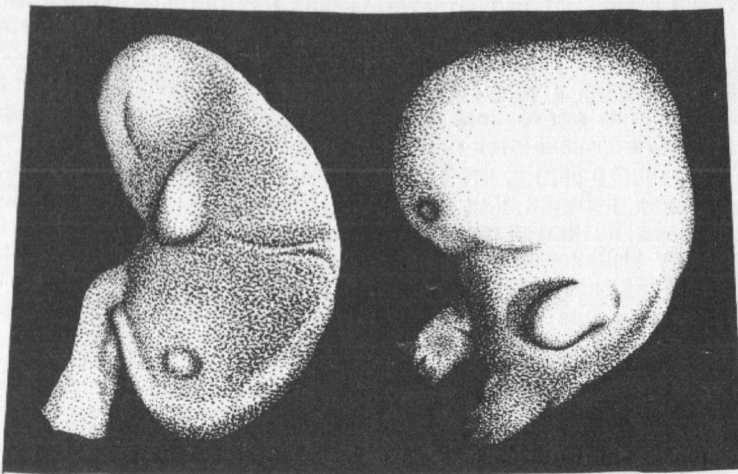


Рис. 118. «Цилиндрические» зародыши человека (из Паттена).

В хвостовой области встречаются разнообразные аномалии. Часть образований, анных в свое время как «хвост», представляет собой в действительности жировыросы — липомы, крестцово-копчиковые тератомы (см. ниже), пучки волос, свя-ые со spina bifida, и др. Наряду с этим встречаются и случаи сохранения исти-хвоста. Чаще рудименты хвоста состоят только из мягких тканей, реже содержат или хрящ или остатки хордальной ткани. К числу аномалий этой области при-жат также врожденные постанальные синусы — рудименты каудального отдела ой трубки в месте ее прикреплении к коже зародыша (в области постанальной . Иногда они частично выстланы эпендимой. Рудименты каудального отдела ой трубки иногда дают начало опухолям — глиомам. Гораздо реже встречаются иальные кисты, происходящие из остатков постанальной части кишки. Три редукции вольфога тела и вольфога канала у плодов женского пола, а так-млерова канала у плодов мужского пола, как правило, остаются незначительные знты некоторых отделов этих образований. Эпоофорон (рудимент паровариаль-сти вольфога канала) иногда дает начало паровариальным кистам. Кисты воз-и за счет рудиментарных канальцев яичниковой сети. Редкие кисты, происхо-из гартнерова канала (каудальный остаток вольфога канала, тянувшийся иног-ль матки и влагалища), встречаются в толще широкой связки, параметрии или влагалища. Опухоли рудиментов вольфога тела и вольфога канала очень

общем, чем на более ранних стадиях возникает то или иное нару-развития, тем сильнее оно сказывается на дефинитивном строе-ганизма. В ряде случаев в результате коренных нарушений в же осевого комплекса зачатков получают так называемые «ци-ческие» (рис. 118) и узелковые уродства. дельные клетки или группы клеток тех или иных эмбриональных в, в том числе полового зачатка (гонобласта), смещаясь в не-

обычное положение в теле зародыша, могут в дальнейшем дать начало дифференцированным тканям и органам в необычных для нормального организма местах (гетеротопные органы и ткани) и в необычных комбинациях (гамартомы). Если в тех или иных зачатках или группах клеток в их составе возникают характерные для опухолей извращения обмена веществ и клеточные комплексы приобретают тенденцию к неупорядоченному и неограниченному росту, то возникают эмбриональные опухоли различных видов — простые (состоящие из одной ткани, претерпевшей опухолевое изменение — катаплазия) или смешанные (состоящие из двух или более таких тканей). Эти эмбриональные опухоли возникают из соответствующих нормальных тканей данного органа. Если же опухоли состоят из самых различных, не свойственных данному органу или участку организма тканей или даже из небольших органов, возникших в результате местного нарушения детерминационных процессов из клеточного материала эмбриональных зачатков, то такие опухоли обозначаются как тератомы.

Из сказанного видно, что многие аномалии строения (тканевого состава) органов ребенка или взрослого организма, а также некоторые виды опухолей являются результатом нарушения нормальных соотношений между эмбриональными зачатками на ранних стадиях развития зародышей (так называемые дизэмбриогенезисы — нарушения топографии, корреляции или детерминации тех или иных эмбриональных зачатков).

ГЕТЕРОТОПНЫЕ ОРГАНЫ И ТКАНИ

Гетеротопия, или эктопия, органов и тканей означает их развитие в необычных местах. Сверхчисленные, или добавочные, органы могут возникать в результате множественности организационных центров в органообразующем поле, обычно более протяженном, чем таковое дефинитивного главного органа. Такие добавочные тканевые фокусы, хотя часто бывают в тесном соседстве с главным органом, неизбежно более или менее аберранты, как, например, добавочные селезенки или надпочечники. Смещение добавочного органа к участку, более или менее удаленному от места его происхождения, может возникнуть вследствие формообразовательных движений соседних структур; например, добавочная селезенка или надпочечник могут опуститься в таз или в мошонку при опущении гонады. Дислокация части зачатка органа также может иметь место, изолированные части образуют кисты или плотные массы в какой-либо соседней части: например, обособленные кожные, желудочно-кишечные или дыхательные кисты в груди, кишечные кисты в мезентерии и т. п. Гетероплазия, или аномальная дифференцировка, тканей может быть иллюстрирована дифференцировкой части слизистой оболочки пищевода или меккелева дивертикула по типу слизистой оболочки желудка, дифференцировкой хряща в гипопластической почке и встречающейся иногда дифференцировкой поперечнополосатых мышечных волокон в местах, где обычно они отсутствуют. Важно отличать гетероплазию — первичную аномальную дифференцировку развивающейся ткани — от метаплазии — вторичной, или приобретенной, дифференцировки регенерирующей или опухолевой ткани взрослого организма. Многие заблуждения вызваны игнорированием этого фундаментального различия.

В качестве примеров гетеротопных тканей можно привести кожные участки в составе конъюнктивы (гетероплазия конъюнктивальной эктодермы), кожные кисты и синусы в области лица (в участках, где у зародыша происходило сращение лицевых отростков и других частей — у краев орбит, кзади от углов рта и т. д.). Высланные кожей кисты встречаются и в головном и спинном мозге, их оболочках, в черепе и позвоночном канале. «Дермоидные» (высланные эпителием кожного типа) кисты в брыжейке и брюшных внутренностях, по-видимому, относятся к тератомам. Сверхчисленные органы представлены избыточными зубами, сосками (иногда грудями) и др.

Нередко развивается гетеротопная тиреоидная паренхима (в средостении, перикарде, иногда даже в стенке сердца, трахеи или гортани) из сместившихся участков эпителиальной выстилки передней кишки зародыша. Смещаться в необычное положение могут и участки паренхимы околотитовидных желез и тимуса.

Массы бронхиальной и легочной паренхимы, отделившиеся в процессе развития от своей первоначальной связи с бронхиальным деревом, могут быть внутридолевыми или внедолевыми, или полностью отделенными от легкого в форме медиастинной кисты.

В подслизистой оболочке пищевода, или кнаружи от его мышечной оболочки, или в средостении могут находиться кисты, высланные многослойным плоским или многорядным, иногда мерцательным эпителием, отделившимся в ходе развития от выстилки пищевода. Кисты, высланные слизистой оболочкой желудочного отдела, а также в мезентерии, сальнике и т. п. То же относится и к кистам, высланным слизистой оболочкой кишечного типа. Весьма обычны аберрантные поджелудочные железы, часто с хорошо дифференцированными островками Лангерганса, локализованные в стенке желудка, кишки, в мезентерии, меккелевом дивертикуле, желточном пузыре, медиастинальных и абдоминальных кистах, селезенке. Во всех этих случаях паренхима железы развивается путем гетеропластической дифференцировки участков эктодермы, которые обычно не образуют этой паренхимы.

Эпителиальные кисты или плотные разрастания, возникшие из обособившегося участка эпителиальной выстилки передней кишки, неоднократно встречались в стенке сердца, чаще всего в межпредсердной или межжелудочковой перегородке. Эпителиальные кисты энтодермального происхождения находили и в таком чисто соединительнотканном органе, как селезенка.

Иногда селезенка представлена не как единый орган, а в виде множественных узелков (spleniculi). Чаще такие добавочные селезеночки находят не вместо, а наряду с основной селезенкой. В некоторых случаях часть селезенки, срастая с гонадой, претерпевала вместе с ней опущение в соответствующую, в зависимости от пола, область.

Добавочные надпочечники, расположенные в соседстве с главными, в почках или в соседстве с половыми путями, — один из наиболее обычных гетеротопных органов и тканей. За исключением расположенных ретроперитонеально в верхней области брюшной полости, они редко содержат мозговое вещество и состоят только из коры из хромоаффинной ткани и встречаются столь постоянно, особенно у плодов и детенышей, что должны рассматриваться как нормальные, а не гетеротопные образования. Они часто встречаются и узелки адреналовой коры, с мозговым веществом или без него, особенно в солнечном сплетении или вокруг него.

Избыточные семенники (полиорхидизм) с общим придатком и его протоком представляют редкую аномалию. Напротив, крипторхизм, возникающий в результате опущения семенника (или семенников) в мошонку, довольно обычен. Реже семенники смещены в промежность или бедро.

Иногда в оболочках спинного и головного мозга находят изолированные от мозга гетеротопные массы мозговой ткани, например, мозговой коры на уровне варолиева моста. Чаще это просто разрастания мозговой глины. Нейроглиальные массы изредка встречаются в основании носа или в крыше его полости в виде полипов («назальные глыбы», обычно не обнаруживающие опухолевого роста), в легких и т. п.

Гетеротопное образование хряща и кости встречается в различных органах, в особенности в почках. Гетеротопная поперечнополосатая мышечная ткань может дифференцироваться в щитовидной и предстательной железе, почке, иногда в черепной кости и т. п.

ГАМАРТОМЫ.

Под гамартомами (от греч. hamartos — ошибочный) подразумевают опухолеобразные, но первоначально не неопластические, врожденные или развивающиеся вскоре после рождения аномалии тканевого развития, характеризующиеся ненормальной связью местных тканей с тканями, чужеродными для данной части. Гамартомы иногда имеют тенденцию давать начало истинным опухолям. К гамартомам относится близнство гемангиом, которые не являются истинными опухолями (например, винные пятна на туловище, ногах или лице, представляющие густое сплетение кровеносных сосудов, в том числе капилляров, кавернозных полостей и др.). Такие гемангиомы встречаются и в скелетных мышцах, костях, нервной системе, внутренностях. Сюда же относятся и лимфангиомы — аналогичные разрастания лимфатических сосудов. Примерами гамартом являются также множественные экзостозы (беспорядочные костные разрастания) и энхондрозы (разрастания хрящевой ткани), фиброэктодистрофия — нарушение остеогенеза с опухолеобразным разрастанием фиброзной ткани в составе кости как органа, жировые гамартомы (врожденные липомы, во внутренних органах — сердце, печени и т. д. Нередко такие липомы состоят из «бурого жира», характерного для плодов. Опухолеподобные разрастания шавровой нейроглии в составе нервов получили название нейрофиброматоза. Такие липомы имеют предрасположение к образованию истинных опухолей — нейрофиброматоза и нейрогенных сарком. Около четверти всех случаев нейрофиброматоза обнаруживает определенную связь с семейной наследственностью. Ключевым разрастанием нейроглии относится и туберозный склероз, поражающий

различные участки мозга, сетчатки глаза, кожи, внутренностей и периферических нервов. Гамартомами являются и меланотические «родимые» пятна» (naevi) — участки кожи, в которых пигментирован эпидермис, а в соединительной ткани обнаруживаются отделившиеся от эпидермиса кучки клеток с пигментом или без него (клетки родимых пятен). Существует предположение о нейральном (из ганглиозной пластинки) происхождении этих клеток, как и обычных меланобластов, дающих им начало (в отношении млекопитающих и человека последнее не доказано). Близки к кожным родимым пятнам пигментные пятна цилиарного тела, радужины, а также меланоз (скопления пигмента) мозговых оболочек. За гамартоты следует считать также аномальные разрастания сальных и потовых желез, например в коже головы, полипы слизистых оболочек и др. Будучи врожденными нарушениями обмена, гамартоты имеют тенденцию к задержке развития, нередко становясь морфологически заметными только в детстве, юности или даже в зрелом возрасте.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ОПУХОЛИ

Истинными эмбриональными опухолями следует считать опухоли, возникающие в течение эмбрионального, фетального или раннего постнатального развития, возникающие из того или иного еще не зрелого зачатка органа или ткани. Если в образовании опухоли принимает участие более чем одна ткань, такие эмбриональные опухоли называются смешанными. К эмбриональным опухолям относятся симпатическая нейробластома, или ганглионеврома (развивается в симпатических ганглиях и мозговом веществе надпочечника), медуллобластома (развивается, по-видимому, из незрелой ткани центральной нервной системы, например в зернистом слое мозжечка и др.), ретинобластома (поражает сетчатку развивающегося глаза), нефробластома (смешанная опухоль, включающая эпителиальные структуры, развивающиеся из почечного эпителия, и структуры соединительнотканного происхождения), гепатобластома (поражает паренхиму эмбриональной печени; в случае смешанной опухоли, кроме железистых элементов, содержит кость, хрящ, поперечнополосатую мышечную ткань), эмбриональные саркомы и др. Эмбриональные опухоли могут возникать в результате извращения обмена веществ зародыша и способны метастазировать (метастазы — небольшие частицы опухоли, иногда всего лишь из немногих клеток, заносимые током крови или лимфы в другие участки тела и там дающие начало новым очагам опухолевого роста).

ТЕРАТОМЫ

От обычных опухолей следует отличать тератомы — опухоли, построенные из различных тканей, чужеродных для той части организма, в которой они разрастаются. Обычными компонентами тератом являются участки зрелой или незрелой кожи, зубы, ткань центральной нервной системы, участки дыхательной или пищеварительной слизистых оболочек и желез в составе яичника, семенника, средостения, ретроперитонеума, пресакральной и копчиковой областей. Иногда в составе тератом, наряду с такими высокодифференцированными частями, как волосы, нейроны, поперечнополосатые мышечные волокна и т. п., обнаруживаются участки, находящиеся на очень низком уровне дифференцировки и напоминающие уродливых неполноценно сформированных зародышей или их отдельные части — желточный мешок, бластодиск, аллантоис и т. п. Однако трактовка таких тератом как уродливо развивающихся зародышей («эмбриомы») разделяется далеко не всеми патологами и эмбриологами.

У птиц (петухов) удается получать тератомы в семенниках путем введения солей цинка или меди (Л. И. Фалин, 1946). В этом случае онipotентные (т. е. имеющие универсальные потенции к образованию организмов со всеми их органами и тканями) первичные половые клетки, сохраняющиеся в некотором количестве в семенных канальцах, в силу извращенного обмена веществ и, в частности, белкового синтеза начинают дифференцироваться в отдельные высокоспециализированные тканевые элементы — нейроны, поперечнополосатые мышечные волокна, участки костной ткани, а также в отдельные небольшие органы, например волосы.

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ ХОРИОНА

Плодные оболочки в общем более устойчивы к повреждающим воздействиям, чем сам зародыш. Поэтому бывает так, что зародыш погиб и рассосался, а хорион продолжает некоторое время разрастаться в слизистой оболочке матки. Так могут возникать «пустые» плодные пузыри. Состояние плодных оболочек имеет большое значение для нормального развития самого зародыша. Патологические нарушения развития плод-

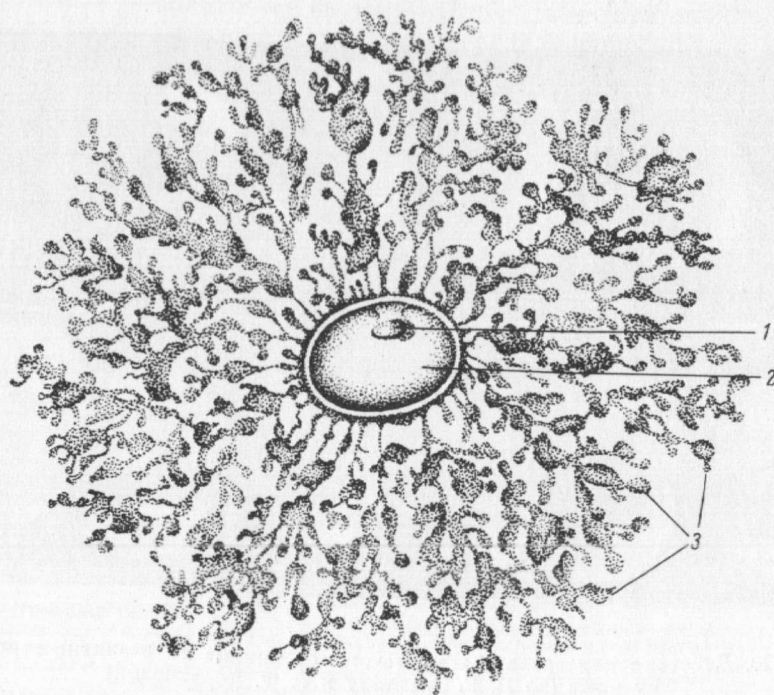


Рис. 119. Пузырный занос (схема по Бумму, из Бенига).
1 — погибший зародыш; 2 — плодный пузырь; 3 — ворсинки хориона.

о пузыря получили название «заносов». Типичным представителем этой группы аномалий развития является так называемый пузырный занос (рис. 119), при котором ворсинки хориона, усиленно разрастаясь, обретают вид, напоминающий гроздь винограда. Разрастания хориона в тканях слизистой оболочки матки могут приобрести злокачественный характер (особая группа опухолей — хорионэпителиомы).

ФАКТОРЫ, НАРУШАЮЩИЕ НОРМАЛЬНЫЙ ХОД РАЗВИТИЯ

Факторами, нарушающими нормальный ход развития на ранних этапах, могут быть перезревание половых клеток к моменту оплодотворения, нарушения обмена веществ материнского организма, местные логические процессы в слизистой оболочке матки, недостаток снабжения зародыша кислородом (гипоксия), попадание в кровь тех или иных вредных для зародыша веществ (алкоголь, некоторые лекарственные вещества), токсические воздействия при различных инфекционных