

УДК 591.3

<https://doi.org/10.33619/2414-2948/40/05>

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСНОВЫ МОРФОГЕНЕЗА

©*Петренко Е. В.*, канд. мед. наук, Национальный государственный университет физической культуры, спорта и здоровья имени П. Ф. Лесгафта, г. Санкт-Петербург, Россия, deptanatomy@hotmail.com

EVOLUTIONARY BASES OF MORPHOGENESIS

©*Petrenko E., M.D.*, Lesgaft National State University of Physical Education, Sport and Health, St.-Petersburg, Russia, deptanatomy@hotmail.com

Аннотация. Сравнительная анатомия позволяет понять организацию формообразования и обстоятельнее обосновать механизмы органогенеза человека. В основе механики развития органов лежат неравномерный рост, топографические координации и их изменения. Межорганные взаимодействия в эмбриогенезе определяют становление анатомо-топографических взаимоотношений органов и стенок полостей тела (лимитирующий фактор емкости). Соотношение темпов роста органов детерминирует влияние данного органа на развитие соседних органов и их обратное влияние, что зависит от соотношения их размеров. Межтканевые взаимодействия типа эпителиостромальных лежат в основе органогенеза. Его главный механизм — полифокальный рост эмбриона: пролиферирующие эпителиальные зачатки соседних органов чередуются с промежуточными зонами мезенхимы, которые сужаются между обособливающимися закладками органов. В эволюции, вероятно, функциональная активность органов при перегрузке детерминирует их адекватный морфогенез путем изменения абсолютного и относительного роста. Морфогенез происходит в эволюционной цепи онтогенезов на основе сопряжения структуры и функции, через разные формы взаимодействий. Результаты исследований показали зависимость строения животных от типа их питания (яркий пример — слепая кишка грызунов, всеядных и растительноядных) и подвижности (слепая кишка дегу и морской свинки).

Abstract. Comparative anatomy allows us to understand the organization of formation and to substantiate the mechanisms of human organogenesis. The basis of the mechanics of the development of organs is uneven growth, topographic coordination and their changes. Interorgan interactions in embryogenesis determine the formation of anatomical and topographic relationships of organs and walls of the body cavities (limiting capacity factor). The ratio of growth rates of organs determines the influence of this body on the development of neighbouring organs and their reverse effect, depending on the ratio of their size. Inter-tissue interactions type epithelialnyh underlie organogenesis. Its main mechanism of multifocal growth of the embryo: proliferating epithelial buds of adjacent organs alternate with intermediate areas of the mesenchyme, which taper between separated anlagen of organs. In evolution, probably, the functional activity of organs under overload determines their adequate morphogenesis by changing the absolute and relative growth. Morphogenesis occurs in the evolutionary chain of ontogeny based on the conjugation of structure and function, through different forms of interactions. The results showed the dependence of the structure of animals on the type of their food (a vivid example — the cecum of rodents, omnivores and herbivores) and mobility (the cecum of degu and guinea pig).

Ключевые слова: млекопитающие, сравнительная анатомия, морфогенез, эволюция.

Keywords: mammals, comparative anatomy, morphogenesis, evolution.

Введение

Морфогенез определяют как возникновение и развитие органов, частей организмов в онтогенезе и эволюции, что невозможно изучить без сравнительной анатомии [1]. Последняя, сравнивает строение не только взрослых организмов, но и строение таких организмов на всех стадиях их индивидуального развития. Чаще всего исследуется развитие отдельно взятого органа и далеко не всегда с учетом его связей с окружающими органами. Но и в эволюции, и в онтогенезе изменяются целые организмы, а в их составе — и органы в связи с изменениями других органов [1]. Причинное изучение органической формы как процесса в пределах онтогенеза называют механикой развития. Объектом ее исследований являются формативные процессы, или морфогенезы, в самом широком смысле [2]. Механика развития исследует морфогенетические корреляции, которые определяют общее устройство организма в процессе его развития [3]. В. М. Петренко считает, что для понимания механики развития нужно исследовать все формы взаимодействий частей организма. Сравнительная анатомия расширяет возможности исследователя при изучении механики органогенеза [4].

Основные этапы исследования проблемы морфогенеза в эволюции

В. М. Петренко изложил результаты своих сравнительных анатомических исследований по этой проблеме в книге [5]. Изложенные в ней материалы о вариантах органогенеза автор разделил на три части (главы книги) — у человека, в брюшной и грудной полостях у грызунов (белая крыса, морская свинка и дегу). Для начала автор представил очень краткие сведения о вариантах пренатального развития двенадцатиперстной кишки и ее окружения у человека, наиболее подробно изученном автором органе. Кроме того, отдельно рассмотрены вопросы значения печени, ободочной кишки и вторичных сращений брюшины для органогенеза двенадцатиперстной кишки, а также особенности ее морфогенеза у однойцевых близнецов. Соответствующие и другие публикации В. М. Петренко по данной проблеме можно найти в журналах Российской Академии Естественных наук и книгах автора, о чем сделаны ссылки в «Приложении» книги [5]. Такое начало основной части данной книги неслучайно: при всей важности излагаемых затем материалов о морфогенезе у животных они в конечном счете нужны для понимания механики процессов морфогенеза у человека.

Сведения в литературе о строении грызунов (крыса, морская свинка и др.), более или менее широко используемых в научных исследованиях, весьма ограничены [6–11] или вовсе отсутствуют (дегу). Причем книга [9] вышла в свет после публикаций В. М. Петренко о строении и топографии органов морской свинки. Таких сопоставлений по анатомии органов разных грызунами, тем более — между разными грызунами и человеком, анализа результатов этих сопоставлений, какие приводит в своих публикациях В. М. Петренко, не найти в иной литературе. Книга [5] посвящена не только раскрытию механизмов морфогенеза в эволюции животных, но также расширению существующей информации по сравнительной анатомии человека и грызунов, животных, которые часто используются в лабораторных условиях, но далеко не всегда имеют необходимый «паспорт» для правильной оценки получаемых в экспериментах результатов.

Желудок — первый орган, по которому В. М. Петренко представил результаты своих сравнительных анатомических исследований [5]. У млекопитающих желудок вместе с печенью заполняют краниальную часть брюшной полости: 1/2 — у белой крысы и морской

свинки, 1/3 — у человека и дегу. Форма желудка белой крысы может быть расценена как крючковидная, у морской свинки он имеет форму деформированного рога или подковы, у дегу — сходную форму, которая становится мешковидной при его плотном наполнении. Уменьшение печени в ряду грызунов (белая крыса → морская свинка → дегу) сопровождается расширением желудка за счет его тела и укорочением его пилорической части. Орган становится менее изогнутым, его положение изменяется от косопоперечного до поперечного.

Двенадцатиперстная кишка, отличается сложностью строения, топографии и развития у человека и грызунов [5]. У человека она чаще подковообразная, состоит из четырех частей, верхней, нисходящей, нижней и восходящей, располагается главным образом вправо от средней линии. Двенадцатиперстная кишка белой крысы, морской свинки и дегу окружает головку поджелудочной железы, как у человека, но, в отличие от него, находится целиком вправо от средней линии. Форма двенадцатиперстной кишки у данных грызунов разная:

1) у крысы — полукольцо, С- или L-вариант (эмбриональный или фетальный для человека);

2) у морской свинки – полукольцо, но сильно вытянутое и согнутое в нисходящей части с образованием двух V-образных петель, этому подобна V-образная двенадцатиперстная кишка человека с удлиненной верхней частью (подкова с левосторонним нижним изгибом);

3) у дегу — (почти) фронтальная подкова с удлиненной краниальной частью, как у человека (у крысы и морской свинки большей частью отклонена от дорсальной брюшной стенки).

Двенадцатиперстная кишка грызунов подвижна, целиком у крысы (эмбриональное состояние человека) или большей частью у морской свинки и дегу. Согласно В. М. Петренко, видовые особенности двенадцатиперстной кишки коррелируют с особенностями регионального органогенеза. У дегу самая маленькая среди рассматриваемых грызунов печень, которая размещается в краниальной 1/3 брюшной полости, как у человека, но, в отличие от него, а также от морской свинки (в краниальной 1/2 брюшной полости), не закрывает даже луковицу двенадцатиперстной кишки. У дегу и морской свинки, в отличие от крысы, определяются дорсальные вторичные сращения брюшины:

1) в связи с ограниченным, по сравнению с белой крысой, развитием дорсальных, ретропортальных отделов печени;

2) в области восходящей части двенадцатиперстной кишки дегу и каудальной части двенадцатиперстной кишки морской свинки на разном ее протяжении, причем последняя имеет косовосходящее направление и может быть обозначена как восходящая в составе смещенной подковы органа.

Это обусловлено более каудальным у морской свинки размещением каудального края печени и более вентральным — ее ворот, с чем можно связать продольную деформацию двенадцатиперстной кишки путем сильного удлинения ее нисходящей части с вентрокаудальным сгибом на протяжении. Двенадцатиперстная кишка перечисленных грызунов отчасти напоминает виток растянутой спирали, как это бывает в эмбриогенезе человека [12]. Такая деформация весьма характерна для построения и развития биосистем [13–14]. Правда у названных грызунов спиральная деформация дополняется и маскируется другими, более выраженными искривлениями.

По предложениям В. М. Петренко я провела дополнительные к его работам исследования по проблеме эволюционных основ морфогенеза, в т. ч. по сравнительной анатомии двенадцатиперстной кишки [15–19]. Результаты этих исследований позволили уточнить вопрос о сопоставимости морфометрических параметров органа у крысы, морской

свинки и дегу, которые имеют видовые особенности строения, например, разные соотношения грудной и брюшной полостей и объем кишечника. Для оценки связи формы органа с его размерами я рассчитывала динамику изменения длины двенадцатиперстной кишки (Δl) на ее протяжении по соотношению длин частей данного органа. Длина его частей у белой крысы неодинакова:

$$a: \Delta l = 1 : 2 : 1,33.$$

Самой протяженной является нисходящая часть, на которую приходится 46,2% общей длины двенадцатиперстной кишки, самой короткой — краниальная часть. Эти пропорции у морской свинки оказались иными: $\Delta l = 1,5 : 3,5 : 1$.

Самой протяженной также является нисходящая часть, на которую приходится 58,33% общей длины органа, самой короткой — каудальная часть. У дегу $\Delta l = 1,2 : 1,4 : 1 : 1$, но разница между частями органа невелика, в отличие от других грызунов, хотя самой протяженной является опять все та же нисходящая часть, на нее приходится 30,4% общей длины органа у дегу, самыми короткими — каудальная и восходящая части, которые однако вместе (как гомолог каудальной части двенадцатиперстной кишки у морской свинки) превосходят по длине и краниальную, объединенную с луковицей, и нисходящую части. Краниальная часть без луковицы — самая короткая часть в составе двенадцатиперстной кишки у дегу. Таким образом, в ряду грызунов (крыса → дегу → морская свинка) наблюдается заметное искривление двенадцатиперстной кишки: полукольцо становится подковой, типичной у дегу и смещенной у морской свинки (~ V-образной с удлиненной краниальной частью). Удлинение такой двенадцатиперстной кишки происходит неравномерно на ее протяжении: нисходящая часть всегда является самым длинным отделом органа и составляет более половины всей его длины у морской свинки, около половины — у крысы, около трети — у дегу. Форма органа коррелирует с относительными длинами его частей у грызунов: у крысы и морской свинки наблюдается инверсия относительных длин крайних частей двенадцатиперстной кишки: у крысы длиннее каудальная часть, у морской свинки — краниальная часть. Среди рассмотренных грызунов, — у дегу определяются самая маленькая по объему печень и самая короткая нисходящая часть двенадцатиперстной кишки, а ее каудальная часть резко удлиняется и искривляется, разделяясь на собственно каудальную и восходящую части. Двенадцатиперстная кишка дегу имеет форму подковы и 4 части, печень находится в краниальной 1/3 брюшной полости, как у человека, на что обращает внимание В. М. Петренко. Сравнение двенадцатиперстной кишки грызунов и человека показало, что самой протяженной всегда является нисходящая часть органа, а самой изменчивой — нижняя (каудальная) часть, особенно ее конечный отрезок, восходящий у морской свинки, дегу и человека, который отсутствует у крысы.

В. М. Петренко изучил поджелудочную железу белой крысы, морской свинки и дегу [5]. У всех этих грызунов, как у человека, поджелудочная железа имеет три основные части: дуоденальная — головка, пилорическая — тело, желудочно-селезеночная — хвост. Форма поджелудочной железы у данных грызунов разная: у крысы она чаще молоткообразная, у морской свинки напоминает бабочку, у дегу, без учета отростков, имеет форму молотка, отростки как «плавники» придают вид рыбы молот. Видовые и индивидуальные особенности поджелудочной железы грызунов коррелируют с региональным органогенезом. Увеличение давления каудального края печени на подлежащие органы, в т. ч. в связи с уменьшением ее дорсальных отделов (крыса → морская свинка) и в целом (морская свинка ← дегу),

сопровождается усилением петлеобразования двенадцатиперстной кишки и ветвления поджелудочной железы, хотя и неодинаково у морской свинки и дегу.

В. М. Петренко изучил слепую кишку белой крысы, морской свинки и дегу [5]. У белой крысы и морской свинки (всеядное и травоядное животные) она не имеет червеобразного отростка: по предположению В. М. Петренко, он не образуется из-за большой объемной нагрузки на слепую кишку. У морской свинки она занимает большую часть каудальной 1/2 брюшной полости, в расправленном виде имеет форму витка толстой спирали, если орган растянуть полностью, то он напоминает аммонов рог или гиппокамп, значительно сужаясь от широкого основания (илеоцекальный угол) к заостренной верхушке. Такой морфогенез слепой кишки обусловлен ее интенсивным удлинением в плотном окружении: огромный орган охвачен петлей восходящей ободочной кишки, внутри которой сворачивается в виток спирали, еще дополнительно «собирается» в складки. Слепая кишка дегу относительно самая узкая (ширина/длина) в следующем ряду: человек — около 1; белая крыса — 0,24–0,3; морская свинка — 0,2; дегу — 0,13. При этом относительно самой крупной и деформированной слепая кишка оказывается у морской свинки (у дегу — второе место), а самой маленькой и наименее изогнутой — у человека. По форме и топографии слепой кишки дегу находится ближе всего к морской свинке (оба грызуна — травоядные животные):

1) располагается преимущественно в левой части каудальной половины брюшной полости, но занимает гораздо меньше места;

2) не охвачена петлей восходящей ободочной кишки, а поэтому и не собрана ею в складки, не связанные с продольными мышечными лентами;

3) напоминает виток растянутой спирали, но гораздо более узкой.

Слепая кишка крысы «гладкая», без вздутий, чаще имеет форму углообразно изогнутого вправо конуса или рога (выпуклость слепой кишки у дегу и морской свинки обращена влево), илеоцекальный угол располагается по средней линии или рядом с нею (у дегу и морской свинки — влево от нее). Реже слепая кишка крысы находится (почти) целиком влево от средней линии и образует полукольцо в более плотном окружении, в таком случае петли подвздошной кишки находятся справа от слепой кишки крысы. Этот вариант ее строения и топографии близок к таковым слепой кишки у самца дегу.

По рекомендации В. М. Петренко я провела дополнительные к его работам исследования по сравнительной анатомии слепой кишки [17–18]. Их результаты позволили мне уточнить вопрос о сопоставимости морфометрических параметров органа у крысы, морской свинки и дегу. С этой целью я определяла относительную (относительно длины всего органа) ширину слепой кишки, длину и ширину ее частей. Червеобразный отросток обнаружен только у слепой кишки человека. Размеры верхушки и основания слепой кишки у грызунов мало менялись и всегда были меньше, чем у тела органа. Его тело всегда имеет наибольшие абсолютные и относительные размеры. Но степень его искривления различен у разных видов и растет у грызунов по мере его удлинения, поскольку рост происходит в стесненных условиях:

1) у человека — более или менее прямая, короткая и широкая трубка, от которой отходит червеобразный отросток — гораздо более узкая, разной длины и искривленности трубка;

2) у крысы — орган в целом и его тело имеют вид дуги разной кривизны, наибольшей при наибольшей длине в случае левостороннего размещения, когда слепая кишка в целом напоминает неполное гладкое кольцо;

3) у дегу и морской свинки — орган в целом имеет вид витка растянутой спирали, тело — разомкнутого кольца, как слепая кишка в целом у крысы в случае ее левостороннего размещения, но складчатого и со смещенными концами (в разной степени извитое),

3а) после изъятия из брюшной полости слепая кишка дегу, как у крысы, имеет вид дуги, но с явно более длинным и узким телом.

Форма слепой кишки у белой крысы, морской свинки и дегу коррелирует с относительными размерами ее наибольшей средней части, т. е. тела данного органа, а также степенью его кривизны. У крысы слепая кишка и ее тело наиболее короткие, а тело наименее искривлено (наибольший радиус кривизны) и наиболее широкое. Поэтому форму слепой кишки у большинства крыс можно определить как дугообразную (~ рога), а у морской свинки и дегу орган скорее напоминает виток спирали или деформированное и разомкнутое кольцо. Сходство формы и внешнего строения слепой кишки морской свинки и дегу соответствует сходному типу их питания. Большему кручению слепой кишки у дегу и морской свинки способствует уменьшение в пять раз относительной ширины органа. Кстати, более, чем вдвое, уменьшается относительная ширина слепой кишки у крысы при ее левостороннем положении и кольцевидной форме. В рассматриваемом ряду грызунов (крыса → дегу, морская свинка) нарастает тенденция к искривлению слепой кишки за счет ее тела, удельная длина которого в составе органа увеличивается, а относительная ширина значительно уменьшается. Такое уменьшение делает их орган, очевидно, более податливым к деформации кручения. Это отражает усиление депонирующей функции слепой кишки, что коррелирует с «огрублением» потребляемой пищи (крыса → дегу, морская свинка).

В. М. Петренко отмечает, что у человека ободочная кишка окружает петли тонкой кишки как ободок, в виде незамкнутой фронтальной петли, а у грызунов напоминает неравномерно растянутую спираль, внедренную в петли тонкой кишки у белой крысы и морской свинки, у дегу охватывает петли в виде косопоперечного ободка [5]. Восходящая часть ободочной кишки, обычно прямая у человека, у грызунов образует петли, расположенные по разному у разных животных: у крысы — 2, у морской свинки — 3, у дегу — 4, причем у крысы они имеют вид дуги, а у морской свинки и дегу — подковы. У дегу в эту спираль восходящей ободочной кишки вмонтированы выпячивания ее брыжейки, у морской свинки — петли тощей кишки. Поперечная ободочная кишка у дегу и у крысы полого спускается влево от средней линии и брюшной аорты к левой почке, около ее краниального полюса круто поворачивает каудально и продолжается в нисходящую ободочную кишку. Близкое к этому состояние поперечной ободочной кишки с одной широкой петлей В. М. Петренко обнаружил у морской свинки при варианте строения, когда ее печень (левая доля) меньших размеров.

Я получила такие же данные, как и В. М. Петренко, о видовых особенностях формы восходящей ободочной кишки [19]. Она прогрессивно удлиняется в биологическом ряду (человек → крыса → морская свинка → дегу), в плотном окружении органов искривляется, образует все больше петель, причем растущей крутизны. Спирализация восходящей ободочной кишки нарастает у грызунов по мере уменьшения плотности ее окружения в результате уменьшения печени при сохранении кручения под влиянием тонкой кишки. В. М. Петренко объяснил морфогенез ободочной кишки прогрессивным ускорением ее роста в длину адекватно изменению типа питания животных и их подвижности.

Вторичные сращения брюшины В. М. Петренко изучал у человека и животных [5]. По его данным, сращения кардинально изменяют анатомо-топографические взаимоотношения внутренних органов брюшной полости у плодов человека и белой крысы, однако степень развития их различна. Процесс связан с давлением интенсивно растущих органов брюшной

полости на ее стенки и содержимое: вправление физиологической пупочной грыжи увеличивает внутрибрюшное давление, способствует развитию (возможно инициирует начало) вторичных сращений брюшины, причем у человека в гораздо большей мере, чем у крысы. Обширные, постоянные вторичные сращения брюшины способствуют адаптации внутренних органов брюшной полости человека к прямохождению. У человека вторичные сращения брюшины протекают главным образом у плодов 3–5 мес, начинаются на уровне I поясничного позвонка, в парааортальной зоне, распространяются вправо и влево от средней линии и вниз. Они играют важную роль в формировании органов, прежде всего двенадцатиперстной и ободочной кишки, а также разделении брюшины на этажи и их компартменты. Но в этот же период происходят закладка и обособление лимфоузлов в брюшной полости, причем в участках и по направлениям вторичных сращений брюшины. В частности, задние сращения опережают в своем развитии передние, развитие поясничных лимфоузлов — развитие брыжеечных лимфоузлов; чем обширнее вторичные сращения брюшины и выше их уровень, тем обычно больше поясничных лимфоузлов и выше уровень их размещения, выше вероятность полной элиминации цистерны грудного протока, кишечных стволов, цистерн и сплетения поясничных стволов; левые поясничные лимфоузлы многочисленнее, расположены выше, как и вторичные сращения брюшины, левый поясничный ствол чаще одиночный и начинается выше, чем правые поясничные стволы. Вторичные сращения брюшины начинаются в области двенадцатиперстно-тощекишечного изгиба и тела поджелудочной железы, корня брыжейки пупочной кишечной петли. Именно в этой области первыми появляются наиболее постоянные левые поясничные (преаортальные и латеральные аортальные) и центральные верхние брыжеечные лимфоузлы. Затем с задней брюшной стенкой срастается головка поджелудочной железы, а к ней фиксируется брыжейка пупочной кишечной петли, разделяясь на корни брыжеек тонкой и ободочной кишки. Одновременно происходит закладка панкреатодуоденальных, средних верхних брыжеечных и средних ободочных лимфоузлов, причем от корня брыжейки к кишечной стенке.

В. М. Петренко удалось найти вторичные сращения брюшины у белой крысы между петлями тонкой кишки, между нисходящей ободочной (задней) кишкой и тонкой кишкой (справа) и большим сальником (слева) на уровне почечных «ножек», между пластинками короткого большого сальника [5]. Сальник спускался до уровня левой почечной «ножки» или немного ниже. В зоне спаек толстой кишки, между ней и тонкой кишкой находился каудальный брыжеечный лимфоузел. У крысы постоянны цистерна грудного протока и кишечный ствол, хотя и разной конструкции, гораздо меньше лимфоузлов, чем у человека, поясничные лимфоузлы непостоянны, располагаются на 1–2 позвонка ниже. Ограниченные вторичные сращения брюшины и закладку поясничных и брыжеечных лимфоузлов у крысы можно объяснить крупными размерами многолопастной печени и желудка. Они тормозят вправление физиологической пупочной грыжи в брюшную полость, которая происходит на сравнительно более поздней стадии, у плодов крысы 17–18 сут, и более медленно, а затем смещение петель тонкой кишки вправо и влево от средней линии, а почек — краниально. В результате уменьшается давление растущих органов на заднюю брюшную стенку, брыжейки и их сосуды, толстая кишка растет медленно, не образует изгибы, характерные для человека, и сохраняет на значительном протяжении срединное положение. Каудальный брыжеечный лимфоузел образуется в зоне давления репонированной пупочной грыжи на толстую кишку. У плодов крысы вертикальный размер брюшной полости и длина задней кишки невелики на этапе закладки лимфоузлов (17–19 сут). В связи с их закладкой происходит образование новых, анастомозов и коллатералей уже существующих лимфатических сосудов. Вероятно, поэтому формируется брыжеечный лимфатический коллектор толстой кишки между

субаортальными (тазовыми) и брыжеечными лимфоузлами — благодаря сохранению сагиттально расположенной короткой брыжейки задней кишки на уровне от бифуркации аорты до почечных «ножек». В дальнейшем, особенно после рождения, хвостовой отдел крысят, их брюшная аорта и брыжеечный лимфатический коллектор толстой кишки, межузловые поясничные стволы удлинняются: каудальный брыжеечный и субаортальные лимфоузлы оказываются на значительном удалении друг от друга у зрелой крысы так же, как краниальные и каудальные поясничные лимфоузлы.

В. М. Петренко изучил вторичные сращения брюшины морской свинки, у которой двенадцатиперстная кишка, в отличие от человека, на всю жизнь сохраняет подвижную брыжейку и С-образную форму, но сильно деформированную (сложена в 2 петли) [5]. Остальная средняя кишка образует петли тонкой кишки, которые у морской свинки местами сращены между собой и / или с ободочной кишкой. Громадная у морской свинки слепая кишка врастает своей средней частью в брыжейку восходящей ободочной кишки. В результате последняя образует свою первую петлю вокруг слепой кишки. Между ними при этом остается узкая полоса их общей брыжейки. Она служит продолжением общего корня брыжеек тонкой и толстой кишок. Вторичные сращения брюшины морской свинки можно, как у человека, разделить на вентральные и дорсальные относительно двенадцатиперстной кишки. В отличие от человека, у морской свинки вентральные вторичные сращения брюшины явно преобладают над дорсальными, которые у крысы вообще отсутствуют в связи с каудальным разрастанием ретропортальных отделов печени: они отделяют кишку от дорсальной брюшной стенки до уровня каудальной части кишки. Вентрокаудальная тяга дистальных петель восходящей ободочной кишки, фиксированных к вентральной поверхности головки поджелудочной железы, способствует вентрокаудальному вытяжению и сгибанию двенадцатиперстной кишки с разделением ее на краниальную (вентральную) и каудальную (дорсальную) петли, а также их сближению под давлением медиальных lobастей печени. Сходную деформацию двенадцатиперстной кишки, но гораздо меньшую по объему, В. М. Петренко обнаруживал у плодов человека 4–5 мес и старше: при значительном ограничении дорсального сращения верхний отрезок нисходящей части двенадцатиперстной кишки отклоняется вентрально и дополняет (удлинняет) ее верхнюю часть. Но у морской свинки удлинение нисходящей части двенадцатиперстной кишки столь велико, что она сгибается вентрокаудально и формирует краниальную (вентральную) петлю.

В. М. Петренко изучил вторичные сращения брюшины дегу [5]. Дорсальные вторичные сращения брюшины связывают восходящую часть двенадцатиперстной кишки с дорсальной брюшной стенкой дегу. В отличие от человека, но как у морской свинки у дегу вентральные вторичные сращения брюшины явно преобладают над дорсальными сращениями, на всю жизнь двенадцатиперстная кишка сохраняет подвижную брыжейку, а остальная средняя кишка сохраняет общий корень с брыжейкой правой половиной толстой кишки на всю жизнь, что редко встречается у человека. Короткий общий корень их брыжеек у дегу и морской свинки идет косо (вентрокаудально и справа налево), от двенадцатиперстно–тощекишечного изгиба к илеоцекальному углу, что у крысы встречается при левостороннем положении слепой кишки, хотя чаще общий корень проходит примерно срединно. Значительное уменьшение, по сравнению с белой крысой, дорсальных отделов печени морской свинки и дегу сопровождается образованием у них ограниченных дорсальных вторичных сращений брюшины, между дорсальной брюшной стенкой и каудальной или восходящей частью двенадцатиперстной кишки.

В. М. Петренко уделяет большое внимание не только взаимосвязи органов в процессе их развития, но и влиянию их на развитие лимфатической системы [5]. Именно этот фактор

играет ключевую роль в возникновении видовых особенностей строения и топографии периартериальных сегментов лимфатической системы. Так ее краниальный брыжеечный сегмент у крысы отличается по строению и топографии от верхнего брыжеечного сегмента человека:

1) углообразная ободочная кишка с почти сагиттальным положением крысы и фронтальная петля ободочной кишки у человека вокруг петель тонкой кишки;

2) общий корень брыжеек тонкой и толстой кишок сохраняет подвижность у крысы, а у человека он разделяется на корни брыжеек тонкой и толстой кишок;

3) главный сосудистый пучок этого сегмента у человека образует гораздо более крупные ободочные ветви, все ветви пучка покрывают гораздо большую территорию на задней брюшной стенке, чем у крысы.

Соответственно краниальные брыжеечные лимфоузлы крысы размещаются неравномерной цепью вдоль ствола одноименной артерии (центральные лимфоузлы, как у человека) и подвздошно-ободочной артерии (периферические лимфоузлы), от аорты, вдоль среднего отрезка восходящей ободочной кишки и до илеоцекального угла. У человека различают еще средние и периферические лимфоузлы около тонкокишечных и ободочных ветвей верхней брыжеечной артерии. Число верхних брыжеечных лимфоузлов у человека составляет 66–404, в т. ч. центральных — 5–36 [20], число гомологов у крысы — 13–16/9–11, т. е. основное различие по числу определяют периферические лимфоузлы. Правые и левые ободочные и юктакишечные лимфоузлы человека не имеют гомологов у крысы. Ее средние центральные краниальные брыжеечные лимфоузлы (околоободочные, около среднего отрезка восходящей ободочной кишки) подобны по топографии правым околоободочным лимфоузлам человека, межкишечные/панкреатодуоденальные лимфоузлы (из группы проксимальных центральных) — средним ободочным и околоободочным лимфоузлам человека.

У морской свинки, согласно В. М. Петренко, краниальные брыжеечные лимфоузлы размещаются, как у крысы, но их число (6–9 центральных и 3 периферических) меньше, чем у крысы (9–11 и 4–5), при одинаковых топографических подгруппах [5]. Дистальные краниальные брыжеечные лимфоузлы у морской свинки:

1) сосредоточены в более коротком общем корне брыжеек толстой и тонкой кишок, в плотном окружении громадной слепой кишки, петель восходящей ободочной и тонкой кишок;

2) лежат плотными пакетами, по обе стороны от сосудистого пучка (2×1–2 лимфоузла ~ цепь 4–5 околоободочных лимфоузлов у крысы);

3) частично сращены (сегментарное строение дистального лимфоузла).

Панкреатодуоденальные лимфоузлы морской свинки образуют скопление между каудальной частью двенадцатиперстной кишки и каудальным отростком головки поджелудочной железы, т. е. начинают смещаться на периферию (у белой крысы — между телом поджелудочной железы и двенадцатиперстно-тощекишечным изгибом), но гораздо меньше, чем у человека. Краниальный брыжеечный сегмент лимфатической системы этих животных различается прежде всего размерами слепой кишки. У морской свинки она занимает большую часть каудальной половины брюшной полости, где доминирует примерно так же, как печень в краниальной половине брюшной полости. Остальные изменения в этом сегменте лимфатической системы В. М. Петренко считает вторичными, следствием уплотнения содержимого брюшной полости у морской свинки.

Видовые особенности краниального брыжеечного сегмента лимфатической системы дегу, согласно данным В. М. Петренко следующие:

1) ободочная кишка образует 4 петли в восходящем отделе, они у человека отсутствуют;
1а) у морской свинки нет дорсальной петли, у крысы — средних петель;

2) короткий общий корень брыжеек тонкой и толстой кишок у грызунов сохраняет подвижность, а у человека он разделяется на корни брыжеек тонкой и толстой кишок;

3) главный сосудистый пучок данного сегмента у человека образует гораздо более крупные ободочные ветви, все ветви пучка покрывают гораздо большую территорию на задней брюшной стенке, чем у грызунов. Краниальные брыжеечные лимфоузлы размещаются у грызунов неравномерной цепью. У дегу, по сравнению с другими грызунами, отсутствуют дистальные центральные краниальные брыжеечные лимфоузлы, околоаортальный из них расположен около чревнобрыжеечной артерии, поэтому относится и к лимфоузлам чревной артерии, а илеоцекальный лимфоузел — непостоянный [5].

В. М. Петренко рассмотрел видовые особенности строения и топографии чревного сегмента лимфатической системы [5]. Этот сегмент у белой крысы отличается по строению и топографии от такого сегмента системы у человека:

1) более крупная печень крысы занимает примерно краниальную половину брюшной полости (у человека — треть), благодаря, прежде всего, каудовентральному разрастанию дорсальных отделов в области хвостатой доли;

2) такая печень крысы «отодвигает» брюшной конец пищевода на середину малой кривизны желудка, их же и двенадцатиперстную кишку с поджелудочной железой — от дорсальной брюшной стенки. Поэтому сохраняется толстый и подвижный общий корень брыжеек этих органов;

2а) у человека брыжейка двенадцатиперстной кишки с головкой и телом поджелудочной железы в разной степени срастаются с задней брюшной стенкой;

3) чревная артерия у крысы разделяется на две ветви: правая — печеночная, левая — желудочно-селезеночная (у человека — это чаще всего отдельные ветви чревного ствола).

У крысы обнаружено гораздо меньше лимфоузлов в бассейне чревной артерии, отсутствуют многие наиболее периферические, околоорганные лимфоузлы, главным образом желудка, а также панкреатодуоденальные. У крысы сохраняются лимфоузлы, связанные с чревной артерией и ее ветвями I порядка:

1) один чревный или желудочно-селезеночный, у человека — 1–5 чревных лимфоузлов [20];

2) два печеночных лимфоузла (редко — 1) по ходу печеночной артерии, около воротной вены, у человека — 1–10 таких лимфоузлов, в 73,5% случаев — 3–7 [20], в т. ч. периферические — желчного пузыря;

3) два панкреатических лимфоузла, у человека — 1–4 лимфоузла около верхнего края поджелудочной железы, начального и среднего отрезков селезеночной артерии [20].

Кроме того, В. М. Петренко обнаружил два селезеночных лимфоузла около хвоста поджелудочной железы и ворот селезенки, у человека там же находят 1–5 лимфоузлов [20].

У морской свинки чревный сегмент лимфатической системы, по данным В. М. Петренко, устроен примерно, как у крысы: в бассейне чревной артерии, главным образом в связи с воротной и селезеночной венами у белой крысы размещаются 6–7 висцеральных лимфоузлов, а у морской свинки — 6–8, причем с распределением в сходных топографических подгруппах (чревный, печеночные, панкреатические, селезеночные) [5].

У морской свинки, в отличие от белой крысы, В. М. Петренко обнаружил два небольших лимфоузла около большой кривизны желудка:

1) правый — желудочный или инфрапилорический;

2) левый — левый панкреатический или желудочно–поджелудочный, у крысы с ее менее вытянутой, разветвленной поджелудочной железой он располагается правее, около пилорической части желудка.

У этих животных обнаружены органнне различия, прежде всего меньшие у морской свинки размеры печени, особенно ее дорсальных, ретропортальных отделов, и селезенки, а также значительное удлинение краниальных отделов двенадцатиперстной кишки с образованием краниальной петли, большая деформированность (разветвленность) поджелудочной железы при меньшей изогнутости желудка. Индивидуальные вариации органов в этом лимфатическом сегменте морской свинки являются вторичными по отношению к вариабельным размерам печени, прежде всего ее левой доли: как и у белой крысы, печень занимает большую часть краниальной половины брюшной полости морской свинки. Но эти индивидуальные вариации регионального органогенеза носят чисто количественный характер — с увеличением продольного размера (каудальным удлинением) левой медиальной лопасти печени коррелируют каудальное удлинение краниальной петли двенадцатиперстной кишки и удлинение ветвей поджелудочной железы.

Видовые особенности чревного сегмента лимфатической системы дегу, согласно данным В. М. Петренко следующие [5]:

1) печень находится, как у человека, в краниальной трети брюшной полости (у морской свинки и крысы — в краниальной половине брюшной полости), с наименьшим развитием дорсальных отделов;

2) двенадцатиперстная кишка на значительном протяжении прилежит к дорсальной брюшной стенке (у крысы и морской свинки правая латеральная лопасть печени разделяет их);

2а) двенадцатиперстная кишка, как у человека, имеет форму подковы и типичную восходящую часть (ее нет у других грызунов), которая образует короткую брюшинную связку с дорсальной брюшной стенкой (у морской свинки — каудальная часть двенадцатиперстной кишки на разном протяжении);

2б) печень крысы — «двойная», с каудовентральным разрастанием дорсальных отделов в области хвостатой доли и желудка;

2в) у человека брыжейка двенадцатиперстной кишки с головкой и телом поджелудочной железы в разной степени срастаются с задней брюшной стенкой;

3) чревная артерия у дегу имеет общее начало с краниальной брыжеечной артерией, у крысы разделяется на две ветви: правая — печеночная, левая — желудочно–селезеночная (у человека и морской свинки — чаще всего отдельные ветви чревного ствола). Поэтому околоаортальный лимфоузел дегу одновременно относится к двум группам висцеральных лимфоузлов. Число лимфоузлов в бассейне чревной артерии у грызунов отличается мало: у крысы — 6–7, у морской свинки — 6–9, у дегу — 8, отмечается тенденция к увеличению числа лимфоузлов, что совпадает с постепенным уменьшением печени. У человека обнаружено гораздо больше лимфоузлов данной группы [20], главным образом желудка и панкреатодуоденальных.

В. М. Петренко показал видовые особенности поясничных сегментов лимфатической системы человека и белой крысы [5]. Он разделил поясничные сегменты лимфатической системы на центральные и периферические: центральные сегменты объединяют поясничные стволы и их парааортальные истоки, а периферические сегменты окружают поясничные артерии и вены. Поясничная область у человека и крысы неодинакова по строению и топографии. Более крупная печень крысы, благодаря разрастанию дорсальных отделов,

находится в краниальной половине брюшной полости (у человека — в верхней трети), что обуславливает:

- 1) резкую, правостороннюю асимметрию поясничных ножек диафрагмы у крысы;
- 2) более низкое (\approx на 1 позвонок), чем у человека, размещение ее почек, причем у человека правая почка лежит ниже, а у крысы каудальнее оказывается левая;
- 3) сохранение подвижных брыжеек крысы, резкое ограничение вторичных сращений брюшины, причем дорсальные отсутствуют.

Очень малы надпочечники у крысы. У человека 11–41 поясничный лимфоузел семи и более групп и соединяющие их лимфатические сосуды образуют сплетения вокруг брюшной аорты и нижней полой вены. Из сплетений берут начало 2–3 и более поясничных стволов [20]. У крысы 3–11 поясничных лимфоузлов сосредоточены около бифуркации аорты и почечных ножек (у человека рассредоточены в виде цепей разной плотности до I–II поясничных позвонков — область поясничных артерий). Каудальные (а в их отсутствие — подвздошные) и краниальные поясничные лимфоузлы у белой крысы соединяются впервые описанными В. М. Петренко межузловыми поясничными стволами, правым и левым при возможном участии среднего. Они образуют анастомозы вдвое реже, чем правые и левые поясничные пути у человека. У крысы сплетениевидная конструкция поясничного лимфатического русла встречается в 8,2 раз реже, комбинированная (с элементами сплетений) — в 1,9 раза реже. В постоянную, в отличие от человека, цистерну грудного протока крысы, связанную с более мощной, чем у человека, правой поясничной ножкой диафрагмы, впадают два и более поясничных стволов с более низким, чем у человека, началом. Более крупным и реже одиночным является левый поясничный ствол, он чаще принимает кишечный ствол (у человека — все наоборот), причем основной огибает брюшную аорту с вентральной стороны.

В. М. Петренко рассмотрел сравнительную анатомию почек и селезенки у грызунов и человека [5]:

- 1) почки имеют бобовидную форму, но
 - 1а) у растительноядных грызунов (дегу, морская свинка) почки короткие и широкие, а у всеядных грызунов (крыса) — длинные и узкие,
 - 1б) основное различие между почками этих животных состоит в длине, поэтому относительная ширина почки у дегу и морской свинки в 1,64 и 1,79 раза больше, чем у крысы;
- 2) у растительноядных грызунов короткая и широкая селезенка имеет клиновидную форму, а длинная и узкая селезенка всеядных грызунов — серповидную форму (растянутого в длину, слабо изогнутого клина),
 - 2а) причем основное различие состоит в длине селезенки, поэтому ее относительная ширина в 1,81 раза у дегу или вдвое у морской свинки больше, чем у крысы;
- 3) дегу значительно подвижнее морской свинки, крыса занимает промежуточное положение, но этот фактор не влияет на форму и положение органов так существенно, как тип питания;
- 4) печень у всех грызунов — самый крупный орган брюшной полости, который в процессе своего роста оказывает давление на окружающие органы, в т. ч. на почки и селезенку;
 - 4а) крыса имеет самую крупную печень среди изученных грызунов прежде всего за счет ее дорсальных, ретропортальных отделов, самую маленькую (гораздо меньшую) слепую кишку, интенсивный вентрокаудальный рост хвостатой доли печени крысы сопровождается сходными смещением пищевода на малой кривизне желудка и удлинением селезенки, это

может также приводить к давлению печени через тело поджелудочной железы на почечные ножки с их каудальным смещением и ростом в разные стороны краниального и каудального концов почек с их значительным удлинением, чему не препятствует небольшая слепая кишка, расположенная у крысы примерно по средней линии;

4б) морская свинка имеет крупную печень, которая меньше, чем у крысы, за счет хвостатой доли, и громадную слепую кишку, в «тисках» между которыми оказываются селезенка и поджелудочная железа, более крупный, чем у крысы, ее хвост смещает селезенку латеральнее левой почки в большей степени, чем у крысы;

4в) у дегу печень и слепая кишка меньше, а поджелудочная железа короче и компактнее, чем у морской свинки, селезенка невелика, не смещена влево от левой почки;

5) помимо анатомической механики сопряженного развития этих органов, В. М. Петренко также предполагает их биохимическое сопряжение в физиологии развития — билиарная система (селезенка ↔ печень) и некая подобная детоксикационная система (печень ↔ почки).

В. М. Петренко описал особенности строения и топографии тимуса белой крысы и дегу, причем у дегу — впервые [5]. Тимус белой крысы *in situ* имеет форму луковицы или конуса, его классические доли спаяны друг с другом посредством соединительной ткани с разной плотностью, вплоть до возникновения единого образования [8]. Тимус легко расслаивается на правую и левую первичные или ложные доли в процессе препарирования, особенно в краниальном отделе, благодаря расхождению правого и левого апикальных концов тимуса. И тогда «луковица» преобразуется в «вилы». В. М. Петренко не согласен с существующими представлениями о непостоянном обнаружении только одной добавочной доли в тимусе белой крысы [21]. Ее тимус, по данным В. М. Петренко, всегда имеет многодолевое строение: его две классические доли (правый и левый тимусы) подразделяются на вторичные или истинные доли (до 8) разных размеров — краниальную, среднюю и каудальную, а также дорсолатеральную. Правый и левый тимусы крысы детерминируются эмбриональными закладками вторично непарного органа, а их подразделение на истинные доли происходит в грудной полости до и после рождения, благодаря (нервно-)сосудистым пучкам. В их основе находятся ветви внутренней грудной артерии — тимическая и перикардиодиафрагмальная.

Тимус дегу имеет форму неправильной четырехугольной пластинки, расположен косо в краниальном средостении [5]. Краниальная часть пластинки напоминает щипцы, благодаря расставленным правой и левой верхушкам тимуса. Классические доли органа (правый и левый тимусы) спаяны друг с другом посредством рыхлой соединительной ткани. Тимус дегу легко расслаивается на правую и левую части (первичные или ложные доли) в процессе препарирования, особенно в краниальном отделе, благодаря расхождению правого и левого апикальных концов тимуса. Этот рыхлый комплекс полиморфных долей стабилизирован плотной соединительнотканной капсулой, которая покрывает вентральную поверхность тимуса. Тимус дегу имеет сходное с крысой строение, но с иным размещением вторичных долей. У крысы к продольной цепи трех долей тимуса (апикальной, средней и каудальной) примыкает дорсолатеральная доля. У дегу доли тимуса размещаются в шахматном порядке, между ними определяются мелкие бороздки с кровеносными сосудами, ветвями сосудисто-нервных пучков шеи и подключичных сосудов. Каудальная у крысы доля тимуса у дегу смещается с поворотом против часовой стрелки и становится медиальной в процессе неравномерного роста органа, при котором тимус у дегу укорачивается и расширяется в основании. Эти видовые особенности строения тимуса у дегу коррелируют с укорочением данного органа (изменение соотношения длина/ширина).

В. М. Петренко также описал особенности строения и топографии легких у белой крысы и дегу, причем у дегу — впервые [5]. Если считать глубокие борозды определяющим признаком разделения легких на доли, как у человека, то правое легкое у крысы состоит как минимум из 5 долей, в т. ч. 3 основных (краниальной, средней и каудальной), как у человека, и 2 добавочных (в составе каудальной доли), а левое легкое — из 3 «скрытых» долей — краниальной и каудальной, как у человека, и еще маленькой добавочной, околоворотной доли в составе краниальной доли. Особенности такого сложного морфогенеза легких крысы, по мнению В. М. Петренко, обусловлены необычным ростом ее печени в эмбриогенезе: хвостатая доля печени вырастает в корень дорсальной брыжейки пищеводно-желудочного сегмента передней кишки с расширением корня брыжейки. Туда устремляется дорсокаудальная часть закладки правого легкого. В процессе своего роста она обходит заднюю полую вену и пищевод с образованием выше указанных добавочных долей правого легкого или, точнее, вторичных в составе его каудальной доли. Ситуация, сходная с образованием вторичных долей печени у человека — хвостатой (нижняя полая вена) и квадратной (желчный пузырь). «Скрытые» доли левого легкого, вероятно, срослись под давлением правого легкого и сердца, которое привело к сплющиванию левого легкого в поперечном направлении. В литературе есть сообщение [22] с описанием двух долей в левом легком крысы — краниальной и диафрагмальной.

У дегу В. М. Петренко также обнаружил правое и левое легкие, но с выраженными видовыми особенностями строения [5]. Правое легкое у дегу, как и у крысы, имеет 4 доли: у грызунов плотно прилегающая задняя полая вена подразделяет базальную часть правого легкого на две базальные доли, латеральную и медиальную. В отличие от крысы, у дегу на вентральном крае правого легкого отсутствует сердечная вырезка в связи с большим смещением сердца в левую сторону. Левое легкое у дегу разделено на 3 доли так же, как правое легкое у человека, причем с формированием сердечной вырезки на вентральном крае апикальной и средней долей (у человека – на переднем крае верхней доли) левого легкого. Язычок левого легкого относится к его средней доле у дегу (у человека — к верхней доле, средняя доля отсутствует). У крысы левое легкое на поверхности вообще не разделяется на доли. Более широкий, но короткий тимус у дегу удален от корней легких, в отличие от белой крысы, особенно с правой стороны, что можно связать с влиянием правого предсердия, гораздо более крупного по относительным размерам, чем у крысы и человека.

Из органов грудной полости грызунов В. М. Петренко еще описал сердце и грудной проток дегу [5]. Его сердце имеет в основном те же анатомические характеристики, что у человека и белой крысы. Необычно крупное правое ушко в связи с впадением очень крупного у дегу венозного синуса обуславливает реорганизацию основания его сердца, в т.ч. смещение восходящей аорты на дорсальную сторону легочного ствола. Широкое сердце у дегу с широкой верхушкой имеет клиновидную форму, а положение приближается к поперечному, что характерно для людей с брахиморфным телосложением. У них короткая грудная клетка и сравнительно большой живот, как у грызунов. Сердце дегу, как у человека, больше смещено в левую сторону с образованием сердечной вырезки на вентральном крае левого легкого (у крысы она определяется на вентральном крае правого легкого).

Как у человека, грудной проток дегу имеет три части (брюшную, грудную и шейную), грудная часть включает интеразигаортальный и супраортальный отрезки [5]. В отличие от человека, все три части протока у дегу постоянны, включая цистерну в начале протока (его широкий каудальный сегмент — собственно брюшная часть протока). Шейная часть протока у дегу очень короткая, ее дуга не выражена, очень низкая или отсутствует, как у части людей, главным образом с брахиморфным телосложением и короткой, широкой грудной клеткой

[23]. У таких людей относительно большой живот и короткая шея, как и у грызунов, в т. ч. у дегу. Большая часть грудного протока у дегу, как и у человека, находится в грудной полости, причем интеразигоаортальный отрезок отклоняется вправо от средней линии, что характерно для большинства людей [23].

Заключение

В процессе исследований В. М. Петренко по проблеме общего устройства человека и его становления возникла необходимость анализа сравнительно–анатомических данных о строении человека и животных с таких позиций. Для наблюдения морфологических различий В. М. Петренко выбрал грызунов, более близких по размерам животным, но разноподвижных. Грызуны наиболее доступны для исследований и наиболее часто используются в настоящее время для такой цели. Поэтому были изучены внешнее строение и топография внутренностей белой крысы, морской свинки и дегу: при сопоставимости сравнительно небольших размеров тела они имеют существенные особенности питания и подвижности. Анатомия морской свинки описана слабо, а у дегу фактически не представлена в литературе. В. М. Петренко исследовал также строение более крупного кролика, но в основном грудного протока и его корней. Он находится в одном ряду с морской свинкой и дегу, грызунов–«вегетарианцев», по типу питания, но немного подвижнее морской свинки и явно отличается от дегу с ее «взрывной» стартовой скоростью. Результаты исследований показали зависимость строения животных от типа их питания (яркий пример — слепая кишка у грызунов, всеядных и растительных) и подвижности (слепая кишка дегу и морской свинки) [5].

Сравнительная анатомия позволяет понять конкретную организацию формообразования [1, 3]. Эволюция есть цепь онтогенезов. Проведенные сравнительные анатомические и эмбриологические исследования позволили В. М. Петренко обстоятельнее обосновать механизмы органогенеза у человека, которые он изучал ранее, и сделать вывод: в основе механики развития органов лежат неравномерный рост, топографические координации и их изменения [5]. Межорганные взаимодействия в эмбриогенезе определяют становление анатомо–топографических взаимоотношений органов и стенок полостей тела (лимитирующий фактор емкости). Соотношение темпов роста органов детерминирует влияние данного органа на развитие соседних органов и их обратное влияние, что зависит от соотношения их размеров. Все органы состоят из тканей. Межтканевые взаимодействия типа эпителиостромальных лежат в основе органогенеза. Его главный механизм — полифокальный рост эмбриона: пролиферирующие эпителиальные зачатки соседних органов чередуются с промежуточными зонами мезенхимы, которые сужаются между обособливающимися закладками органов. Согласно И. И. Шмальгаузену, орган следует изучать как часть целого организма в неразрывной связи с функцией [1]. В эволюции, вероятно, функциональная активность органов при перегрузке детерминирует их адекватный морфогенез путем изменения абсолютного и относительного роста. Таким образом, преобразования организма и, в частности, морфогенез происходят в эволюционной цепи онтогенезов на основе сопряжения структуры и функции, через разные формы взаимодействий [5].

Список литературы:

1. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Гос. уч-пед. изд-во наркомпроса РСФСР, 1938. 488 с.
2. Светлов П. Г. Физиология (механика) развития. Т. 1, 2. Л.: Наука, 1978. 279 с. 264 с.

3. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии (М.-Л., 1938) // Избранные труды. М.: Наука, 1982. 383 с.
4. Петренко В. М. О конституции человека: введение в общую анатомию человека. М.-Берлин: Директ-Медиа, 2016. 137 с.
5. Петренко В. М. Морфогенез в эволюции. Элементы сравнительной анатомии. М.-Берлин: Директ-Медиа, 2019. 210 с.
6. Ковалевский К. Л. Морская свинка. М.: Изд-во ЦНИОИ имени П. А. Герцена, МКТ «Кроликоптица», 1948. 99 с.
7. Кулагина К. А. Морские свинки. М.: Вече, 2008. 240 с.
8. Ноздрачев А. Д., Поляков Е. М. Анатомия крысы (лабораторные животные). СПб: Лань, 2001. 464 с.
9. Ноздрачев А. Д., Поляков Е. М., Лапицкий В. П., Вовенко Е. П. Анатомия морской свинки. СПб: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 2014. 407 с.
10. Ребингер Г. Морская свинка. М.-Л.: Госзд-во, 1929. 154 с.
11. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир, 1992. Т. 2. 406 с.
12. Петренко В. М. Эмбриональные основы возникновения врожденной непроходимости двенадцатиперстной кишки человека. М.-Берлин: Изд-во Директ-Медиа, 2017. 202 с.
13. Petrenko V. M. About Molecular and Structural Bases of Life Organization // Journ. Biomed. Systems Emerg. Technologies. 2018. V. 5. №1. P. 119.
14. Petrenko V. M. Spiralization in the Construction and Development of Bio-Systems // Journ. Biomed. Systems Emerg. Technologies. 2019. V. 5. №2. P. 122.
15. Петренко Е. В. Сравнительная анатомия двенадцатиперстной кишки у человека и некоторых грызунов // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. №2-2. С. 209-212.
16. Петренко Е. В. Сравнительная анатомия двенадцатиперстной кишки у человека и некоторых грызунов // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. №3-2. С. 255-258.
17. Петренко Е. В. Анатомия слепой кишки у морской свинки, человека и белой крысы // Международный журнал экспериментального образования. 2016. №12-2. С. 247-247.
18. Петренко Е. В. Анатомия слепой кишки у дегу: видовые особенности // Международный журнал экспериментального образования. 2017. №2. С. 9.
19. Петренко Е. В. Видовые особенности морфогенеза ободочной кишки у грызунов // Международный журнал экспериментального образования. 2017. №4-2. С. 183-184.
20. Сапин М. Р., Борзяк Э. И. Внеорганные пути транспорта лимфы. М.: Медицина, 1982. 264 с.
21. Пасюк А. А. Вилочковая железа белой крысы в постнатальном онтогенезе // Медицинский журнал. 2006. №1 (15). С. 71-73.
22. Зиновьев С. В., Целуйко С. С., Чжоу С., Ли Ц. Гистохимическая характеристика локализации ионов натрия органов дыхания экспериментальных животных при общем охлаждении организма на фоне введения цитопротектора дигидрокверцетина // Бюллетень физиологии и патологии дыхания. 2013. №48. С. 70-76.
23. Жданов Д. А. Хирургическая анатомия грудного протока и главных лимфатических коллекторов и узлов туловища. Горький: Полиграф, 1943. 309 с.

References:

1. Shmalgauzen, I. I. (1938). *Osnovy sravnitel'noi anatomii pozvonochnykh zhivotnykh*. Moscow, Gos.uch-ped.izd-vo narkomprosa RSFSR, 488. (in Russian).
2. Svetlov, P. G. (1978). *Fiziologiya (mekhanika) razvitiya*. V 1, 2. Leningrad, Nauka, 279, 264. (in Russian).
3. Shmalgauzen, I. I. (1982). *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razvitii*. Izbrannye trudy. Moscow, Nauka, 383. (in Russian).
4. Petrenko, V. M. (2016). *O konstitutsii cheloveka: vvedenie v obshchuyu anatomiyu cheloveka*. Moscow, Berlin, Direkt-Media, 137. (in Russian).
5. Petrenko, V. M. (2019). *Morfogenez v evolyutsii*. *Elementy sravnitel'noi anatomii*. Moscow, Berlin, Direkt-Media, 210. (in Russian).
6. Kovalevskii, K. L. (1948). *Morskaya svinka*. Moscow, Izd-vo TsNIOI imeni P. A. Gertsena, MKT "Krolikoptitsa", 99. (in Russian).
7. Kulagina, K. A. (2008). *Morskije svinki*. Moscow, Veche, 240. (in Russian).
8. Nozdrachev, A. D., & Polyakov, E. M. (2001). *Anatomiya krysy (laboratornye zhivotnye)*. St. Petersburg, Lan, 464. (in Russian).
9. Nozdrachev, A. D., Polyakov, E. M., Lapitskii, V. P., & Vovenko, E. P. (2014). *Anatomiya morskoi svinki*. St. Petersburg, Izd-vo Sankt-Peterburg. un-ta, 407. (in Russian).
10. Rebinger, G. (1929). *Morskaya svinka*. Moscow- Leningrad, Goszd-vo, 154. (in Russian).
11. Romer, A., & Parsons, T. (1992). *Anatomiya pozvonochnykh*. Moscow, Mir, v. 2, 406. (in Russian).
12. Petrenko, V. M. (2017). *Embrional'nye osnovy vzniknoveniya vrozhdennoi neprokhodimosti dvenadtsatiperstnoi kishki cheloveka*. Moscow, Berlin, Izd-vo Direkt-Media, 202. (in Russian).
13. Petrenko, V. M. (2018). *About Molecular and Structural Bases of Life Organization*. *Journ. Biomed. Systems Emerg. Technologies*, 5(1), 119.
14. Petrenko, V. M. (2019). *Spiralization in the Construction and Development of Bio-Systems*. *Journ. Biomed. Systems Emerg. Technologies*, 5(2), 122.
15. Petrenko, E. V. (2016). *Comparative anatomy of duodenum in man and some rodents*. *International Journal of Applied and Basic Research*, (2-2), 209-212. (in Russian).
16. Petrenko, E. V. (2016). *Comparative anatomy of duodenum in man and some rodents*. *International Journal of Applied and Basic Research*, (3-2), 255-258. (in Russian).
17. Petrenko, E. V. (2016). *Anatomy of cecum in guinea-pig, man and white rat*. *International Journal of Experimental Education*, (12-2), 247-247. (in Russian).
18. Petrenko, E. V. (2017). *Anatomy of cecum in degu: specific features*. *International Journal of Experimental Education*, (2), 9. (in Russian).
19. Petrenko, E. V. (2017). *Specific features of morphogenesis of colon in rodents*. *International Journal of Experimental Education*, (4-2), 183-184. (in Russian).
20. Sapin, M. R., & Borzyak, E. I. (1982). *Vneorgannye puti transporta limfy*. Moscow, Meditsina, 264. (in Russian).
21. Pasuk, A. A. (2006). *Thymus of white ratin postnatal ontogenesis*. *Medical Journal*, 1(15), 71-73. (in Russian).
22. Zinovev, S. V., Tseluyko, S. S., Zhou, X., & Li, Q. (2013). *Histochemical characteristics of localization of sodium ions in the respiratory organs of experimental animals under total body cooling with administration of dihydroquercetin cytoprotector*. *Bulletin Physiology and Pathology of Respiration*, (48), 70-76. (in Russian).

23. Zhdanov, D. A. (1943). Khirurgicheskaya anatomiya grudnogo protoka i glavnykh limfaticeskikh kollektorov i uzlov tulovishcha. Gorkii, Poligraf, 309. (in Russian).

*Работа поступила
в редакцию 03.02.2019 г.*

*Принята к публикации
07.02.2019 г.*

Ссылка для цитирования:

Петренко Е. В. Эволюционные основы морфогенеза // Бюллетень науки и практики. 2019. Т. 5. №3. С. 40-57. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/40/05>.

Cite as (APA):

Petrenko, E. (2019). Evolutionary bases of morphogenesis. *Bulletin of Science and Practice*, 5(3), 40-57. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/40/05>. (in Russian).