

Ю. А. МАГАКЯН

РАЗВИТИЕ И РОСТ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ
ПОЗВОНОЧНЫХ. I. ВОЗРАСТНАЯ МОРФОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ
ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ ЭМБРИОНА СВИНЬИ

ՅՈՒ. Հ. ՄԱԳԱԿՅԱՆ

ՆԵՐՔԻՆ ՕՐԳԱՆՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՈՒՄԸ ԵՎ ԱՃԸ ՈՂՆԱՇԱՐԱՎՈՐՆԵՐԻ ԷՄԲՐԻՈՆԻ
ՆԵՋՈՒՄ. I. ԽՈՋԻ ՍԱՂՄԻ ՈՐՈՇ ՆԵՐՔԻՆ ՕՐԳԱՆՆԵՐԻ ՀԱՍԱԿԱՅԻՆ
ՄՈՐՖՈԼՈԳԻԱՆ.

Yu. A. MAGHAKIAN

DEVELOPMENT AND GROWTH OF INTERNAL ORGANS IN THE
EMBRYOGENESIS OF VERTEBRATES. I. THE MORPHOLOGY
OF SOME INTERNAL ORGANS OF SWINE EMBRYO
RELATED TO AGE

В биологии все более остро ощущается потребность в создании теории индивидуального развития, охватывающей весь онтогенез в целом. Разрешение этой проблемы позволит вскрыть те движущие силы, которые лежат в основе развития и обуславливают закономерный переход от одного качественного состояния к другому в процессе онтогенеза животного. Большое значение в связи с этим приобретают исследования в области экспериментальной, сравнительной и возрастной эмбриологии, охватывающие наиболее ранний и наименее изученный период индивидуального развития животных. Важное место в указанных исследованиях занимает изучение развития внутренних органов и их систем.

До настоящего времени еще недостаточно разработаны вопросы, касающиеся сроков закладки тех или иных органов у различных видов позвоночных, дифференцировки их и коррелятивных отношений между ними в процессе развития и смены функций в эмбриогенезе. Указанные вопросы приобретают еще большее значение, если рассматривать их в связи с разрешением проблемы управления развитием животных. В монографиях по эмбриогенезу высших позвоночных (Hertwig, 1899; Patten, 1948, 1959; Huettner, 1950; Nelsen, 1953; Schumway and Adamstone, 1954 и др.) вопросам развития внутренних органов уделено мало места, причем основное внимание обращено на изучение анатомии их. Помимо указанных монографий, многочисленными авторами проведены исследования, посвященные вопросам развития и роста отдельных внутренних

органов в эмбриогенезе, на которых мы остановимся в соответствующих разделах настоящего и последующих сообщений.

В ранее опубликованных работах (Магакян, 1957, 1957а, 1960; Магакян и Макарян, 1961) нами были затронуты некоторые вопросы, касающиеся развития и роста ряда внутренних органов у эмбрионов млекопитающих и птиц. Однако, поскольку изучение развития внутренних органов не являлось основной целью указанных исследований, вопросы, отмеченные выше, не были отражены в достаточной степени.

Глава I. РАЗВИТИЕ ГИПОФИЗА И ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Эндокринные органы, являясь связующим звеном во взаимоотношениях между центральной нервной системой и различными органами животного во взрослом состоянии, играют немаловажную роль в этих отношениях и в эмбриогенезе. Между тем имеющиеся в литературе сведения о развитии и функциональной деятельности эндокринных желез в это время у высших позвоночных весьма противоречивы. Одни исследователи (Thomas, 1926, 1933; Weiss, 1939; Brown, 1950) считают, что эндокринные органы на всем протяжении эмбрионального развития только формируются и дифференцируются морфологически, оставаясь пассивными в функциональном отношении вплоть до момента рождения. Другие считают, что эндокринные органы начинают функционировать еще в эмбриогенезе, включаясь в регуляцию морфо-физиологических процессов задолго до рождения или вылупления (Sinclair, 1942; Norris, 1946; Студитский, 1947; Мицкевич, 1957 и др.). Однако данные, приводимые в работах указанных и ряда других авторов, относительно сроков начала функционирования эндокринных органов, в частности щитовидной железы и гипофиза, весьма противоречивы. Так, например, для свиньи Муди (Moody, 1910) отмечает появление первых фолликулов в щитовидной железе 50—55-дневных эмбрионов. Румф и Смит (Rumph and Smith, 1926) наблюдали большое количество фолликулов по всей железе у 9-сантиметровых эмбрионов свиньи (53 дня). Матиец (1952) и Мицкевич (1950, 1957) установили, что формирование первых фолликулов в щитовидной железе эмбриона свиньи наблюдается в возрасте 45—50 дней. Наши наблюдения (Магакян, 1956, 1960) также показали, что образование первых фолликулов начинается у 45-дневных плодов, а к 55-му дню эмбриогенеза фолликулы наблюдаются в большом количестве по всей щитовидной железе. В то же время Рэнкин (Rankin, 1941) приурочивает их образование к двухмесячному возрасту, а Стендлер (Stendler, 1924) утверждает, что первые фолликулы в небольшом количестве наблюдаются лишь у трехмесячных свиных эмбрионов. Сведения относительно обнаружения в железе активного секрета и избирательного накопления йода также противоречивы. Интересные данные приводятся в упомянутой работе Рэнкина, установившего появление йода в железе у 46—50-дневных, а тироксина и диiodтирозина у 52-дневных эмбрионов свиньи, когда, по мнению автора, не обнаруживаются ни фолликулы, ни коллоид.

Однако эти сведения, сами по себе очень интересные, свидетельствующие о фактах накопления йода в составе тироксина и диодтирозина еще до момента дифференцировки фолликулярного эпителия железы, по видимому, ошибочны в отношении сроков, так как исследованиями Мицкевича, Матиеца и автора настоящего сообщения (см. выше) установлено наличие в это время и фолликулов и коллоида. В сообщении Муди (1910) также описываются факты, свидетельствующие о появлении коллоида у 35—40-дневных эмбрионов свиньи, раньше им же устанавливаемого срока образования фолликулов.

Данные, приводимые различными авторами относительно развития передней доли гипофиза (ПДГ) в эмбриогенезе, также отличаются значительными расхождениями, что может быть отчасти объяснено различиями в методах гистологических исследований, применявшихся ими. Изучение гистогенеза ПДГ очень часто осложняется тем, что клеточные элементы эмбрионального гипофиза в процессе гистологической обработки нередко утрачивают способность элективно воспринимать красители, выявляющие дифференцированные хромофильные клетки, которые являются предполагаемыми продуцентами гормонов ПДГ.

Свинья относится к тем видам животных, которым посвящено значительное количество исследований в области эмбрионального развития ПДГ.

Румф и Смит (1926) отмечают появление базофилов в гипофизе 14 см эмбрионов, Нельсон (Nelson, 1930, 1933)—у 7—8 см эмбрионов. Эозинофилы, по мнению указанных авторов, появляются позднее у 17 см эмбрионов (примерно к 70 суткам развития). Арон же считает (Aron, 1929), что эозинофилы появляются значительно раньше базофилов. Согласно данным Филиппа (Philipp, 1930) и Дайнеко (1936—1938) гонадотропную активность гипофиза удалось обнаружить у 15—17 см эмбрионов. Тиреотропный гормон был обнаружен у 26—28 см зародышей (Rumph and Smith, 1926). В противоречии с известными литературными данными, связывающими продуцирование гормона роста с эозинофилами, находятся данные Смита и Дортцбаха (Smith and Dortzbach, 1929), согласно которым этот гормон обнаруживается в гипофизе эмбрионов свиньи длиной 9—11 см, тогда как эозинофильные клетки появляются значительно позднее. По данным, приведенным в монографии Мицкевича (1957), в ПДГ очень рано обнаруживаются признаки характерной цитологической дифференцировки. Первыми из хромофильных элементов, по мнению этого автора, дифференцируются ацидофильные клетки, несколько позднее и в значительно меньшем количестве обнаруживаются базофилы. Тот же автор считает, что время появления в ПДГ тиреотропного гормона совпадает с началом цитологической дифференцировки ее.

Данные указанных исследований, несмотря на свою противоречивость в отношении сроков дифференцировки клеточных элементов и начала гормональной функции, свидетельствуют в целом о наличии активной функции ПДГ в эмбриогенезе свиньи.

Обобщая изложенное выше относительно развития в эмбриогенезе

ПДГ и щитовидной железы можно сказать, что морфо-физиологические данные проведенных до настоящего времени исследований в большинстве своем свидетельствуют о наличии гормональной функции этих органов уже на довольно ранних фазах эмбриогенеза свиньи. В то же время следует отметить, что развитие гипофизарно-тиреоидного комплекса у эмбрионов позвоночных изучено далеко не достаточно.

В задачи настоящего исследования входило изучение следующих вопросов: точное определение возраста эмбриона свиньи, в котором гипофизарно-тиреоидный комплекс получает возможность продуцировать секреты, установление сроков дифференциации клеточных элементов и динамики роста гипофиза и щитовидной железы.

Изучение этих вопросов осуществлялось путем подробного исследования гистогенеза указанных желез с момента их закладки до рождения поросенка на большом и строго датированном материале (всего было исследовано более 700 эмбрионов свиньи различного возраста). Препараты окрашивались азаном по Гейденгайну, гематоксилином по Эрлиху, эозин-ом, марганцевокислым гематеном по Ганзену, квасцовым кармином по Эрдгейму и Штумме, периодатом натрия с последующей обработкой реактивом Шиффа по Шабадашу, после фиксаций в нейтральном формалине, растворах Буэна и Гелли и заливки в парафин, парафин-целлоидин. Подсчет клеточных элементов и другие измерения велись не менее чем в 200 полях зрения.

Коэффициенты интенсивности роста вычислялись по формулам Майнотта и Бровара.

Развитие гипофиза*

Клеточные элементы передней доли гипофиза уже у 35-дневных зародышей свиньи проявляют некоторые признаки фолликулярного расположения, а у 45-дневных плодов мы находим вполне четкую альвеолярную структуру. Гипофиз свиньи имеет в этом возрасте весьма характерное строение, присущее эмбриональным гипофизам большинства высших позвоночных. Передняя доля окружает с трех сторон заднюю долю и отделена от последней щелью промежуточной доли. Эту щель некоторые авторы (Пиетт, 1923; Пенде, 1937; Медведева, 1946) считают остатком полости кармана Ратке, отмечая при этом, что у ряда позвоночных (кошка, собака, корова) она сохраняется и на всем протяжении эмбриональной жизни. У свиньи эта щель в дальнейшем зарастает и промежуточная доля (развивающаяся из задней стенки кармана Ратке) выражена слабо. То образование, которое некоторые авторы описывают как промежуточную долю гипофиза, представляет собою, по мнению Заварзина (1938), лишь глубокие отделы (так называемое «мозговое вещество») передней доли. Глубина (1949), однако, выделяет в гипофизе свиньи промежуточную долю, отделенную от передней доли щелью, и

* В основном рассматривается развитие передней доли.

так называемую бугровую долю, лежащую в виде «языкообразного отростка перед главной долей». Ткань бугровой доли, по описанию Глебниной, глубоко внедряется в переднюю долю местами в виде разветвленных отростков, которые очень сильно отличаются от ткани ПДГ благодаря иной окраске клеток. Отличие ткани бугровой доли от ткани собственно ПДГ состоит главным образом в том, что здесь полностью отсутствуют эозинофильные клетки, что дает типичную базофильную окраску. Другое отличие заключается в характерном расположении клеток, собранных в округлые или удлинённые ячеи, отделённые друг от друга тонкими соединительнотканными прослойками и капиллярами (Глебнина, 1949). По нашим данным, у ранних плодов свиньи наблюдается именно такая картина в любой плоскости среза через переднюю долю. Первые эозинофилы дифференцируются в передней доле 55-дневных плодов, а массовое их появление и образование характерной структуры собственно передней доли отмечается нами лишь у 65-дневных плодов свиньи. Таким образом, ткань бугровой доли появляется в эмбриогенезе раньше ткани собственно ПДГ, которая дифференцируется позже, из того же зачатка, что и бугровая доля. Поэтому выделение из ПДГ ещё одной—бугровой—доли, на наш взгляд, не является правильным с точки зрения онтогенетических представлений. Более точным будет выделение в ПДГ так называемого мозгового вещества, которое, однако, остаётся органически связанным с остальной тканью, в первую очередь, благодаря общности происхождения из одного зачатка и отличается лишь преобладанием эозинофилов. ПДГ 45-дневных плодов имеет, как указывалось, ячеистое строение. Ячейки, расположенные ближе к центру, удлинённые и сравнительно крупные, на периферии—округлые и мелкие. Ткань ПДГ обильно васкуляризована. Задняя стенка ПДГ образована клетками многорядного эпителия с базофильной мутнозернистой цитоплазмой и интенсивно окрашенным в буро-красный цвет ядром, с одним ядрышком темно-красного цвета (азановая окраска). Среди описанных клеток очень редко встречаются крупные клетки с бледноокрашенной базофильной цитоплазмой и ядром розоватого цвета с несколькими ядрышками. Железистая ткань ячеек образована клетками 4 типов, имеющих в целом базофильную окраску. Первый тип: цитоплазма интенсивно окрашена в синий цвет, слабо зерниста, ядро крупное, слегка овальное (иногда круглое), с ясно выраженной зернистостью, окрашено в светлый красно-розовый тон, содержит два ядрышка ярко-красного цвета. Клетки крупные, удлинённые, иногда неправильной формы. Ядро зачастую расположено гетерополярно. Эти клетки встречаются в основном в центральной части ячеек и являются, по-видимому, предшественниками базофилов дефинитивной формы. Остальные три типа клеток располагаются по внешней стороне ячеек. Второй тип: цитоплазма бледно окрашена в сине-голубой цвет, отчетливо зерниста. Ядро крупное, похоже по окраске на ядра клеток первого типа. Сами же клетки в полтора-два раза меньше, чем клетки первого типа. Третий тип: цитоплазма почти бесцветна, отчетливо зерниста. Ядро крупное, не всегда правильной формы, розово-

го цвета, с одним довольно крупным ядрышком красного цвета. Ячейки, расположенные ближе к центральной части ПДГ, образованы клетками только описанных выше трех типов и имеют в целом еще не четко дифференцированный вид. Клетки четвертого типа встречаются только в ячеех, расположенных в периферических частях ПДГ. Последние имеют уже четко дифференцированную форму. Первый тип клеток, располагаясь внутри ячейки, имеет ясно выраженную гетерополярность. Клетки вытянутые, расположены радиально, ядрами по внешней (базальной) стороне клеток. Клетки второго и третьего типов располагаются опять таки по внешней стороне ячеек за клетками первого типа. Четвертый тип: клетки небольшой величины с очень интенсивно окрашенной в синий цвет цитоплазмой, крупным ядром. Встречаются очень редко в базальной части ячеек. При окраске по Шабадашу в цитоплазме третьего типа клеток, которые, по-видимому, являются родоначальными главными клетками, выявляются специфические гранулы розового цвета, характерные для дифференцированных, физиологически активных базофильных клеток. Поскольку базофильная окраска железистых клеток ПДГ в это время не является избирательной, так как в данном случае мы имеем дело с родоначальными зародышевыми клетками, а не типичными базофилами, данный факт приобретает большой интерес. Дело в том, что указанный метод позволяет выявлять вещества, относящиеся к глико- и мукопротеидам, а по имеющимся данным (Herlant, 1950) зернистость базофилов имеет гликопротеидную природу и в химическом отношении идентифицируется с гонадотропными и тиреотропным гормонами (Li, Evans, 1948; Purves, Griesbach, 1951). Пирс (Pearse, 1948) указывает, что эта гликопротеидная зернистость обнаруживается у взрослых животных не только в базофилах, но и в некоторой части главных клеток, которые в дальнейшем преобразуются в базофилы. Мицкевич (1957) подобные гранулы наблюдал в клетках ПДГ у зародышей овцы, кролика, морской свинки и некоторых других животных. Следовательно, вещество гранул некоторых родоначальных клеток, выявляемое окраской по Шабадашу, можно рассматривать как вещество специфической грануляции базофилов—гликопротеин, субстрат гонадо- и тиреотропного гормонов. Сказанное позволяет нам констатировать начало функциональной активности некоторых железистых клеток ПДГ еще до выявления специфической морфологической структуры. Этот факт тем более интересен, что мы подобные явления смогли обнаружить на этой стадии развития эмбриона свиньи и в щитовидной железе.

Клеточная структура межъячейковой ткани у 45-дневного эмбриона свиньи определяется прежде всего элементами сосудистой системы. Стенки сосудов образованы эндотелиальными и адвентициальными клетками, среди которых встречаются соединительнотканые клетки с цитоплазмой, окрашенной в ярко-голубой цвет, и удлиненными ядрами. Местами эти клетки образуют соединительнотканые прослойки толщиной не более 10 микрон.

Передняя стенка задней доли образована эпителием, клетки которо-

го нередко располагаются в два и более слоев, цитоплазма клеток обращенного к щели слоя зерниста и окрашена базофильно в той части, которая прилегает к щели, и амфотильна в противоположной стороне. Ядра интенсивно окрашены в бурый цвет и расположены также гетерополярно (ближе к щели). Клетки внутреннего слоя располагаются более рыхлой массой, цитоплазма их окрашена в бледно-синий цвет, слабо зерниста. Ядра крупнее, чем в клетках наружного слоя, бледно окрашены в розовато-голубой цвет, содержат несколько ядрышек. Непосредственно за эпителиальным слоем в центральной части железы располагается группа кровеносных сосудов, образующих места лакуны; сосуды эти проходят по ножке железы. В этой области эпителиальный слой образует выпячивания, частично отшнурованные от основной массы клеток, внутри которых располагаются клетки с интенсивно окрашенной базофильной цитоплазмой и крупным ядром. Строение этих выпячиваний и отшнурованных ячеек в особенности весьма сходно с фолликулами. Сходство это еще больше увеличивается благодаря наличию в них также базофильно окрашенного коллоида. В собственно задней доле обнаруживаются три типа клеток, отличающихся окраской и строением ядер. В клетках первого типа ядра крупные, полиморфные, окрашены в вишневый цвет. В ядрах наблюдаются фиолетовые гранулы и красные ядрышки. Ядра клеток второго типа круглые, интенсивно красного цвета, меньшей величины по сравнению с ядрами клеток первого типа. В клетках третьего типа ядра неправильной формы, иногда продолговатые, оранжевого цвета. Цитоплазма всех трех типов клеток окрашена в бледный сине-голубой цвет. Четких границ клеток в массе наблюдать не удастся, однако встречаются отдельные веретенообразные клетки. Следует отметить, что клетки третьего типа встречаются и в ПДГ, а также в эпителиальных стенках обеих долей, но очень редко.

Как указывалось выше, наиболее характерным для гипофиза 55-дневных плодов свиньи является появление первых эозинофилов в передней доле. Дифференцируются они впервые в центральной части ПДГ, располагаясь между базофильными родоначальными клетками. Окраска типичная для оксифильных клеток: темноокрашенная малиново-красная цитоплазма, светлоокрашенное розоватое ядро с гранулами и ярко-красным ядрышком (азановая окраска). Встречаются эозинофилы редко: на плоскость среза не более 10 клеток. Другой характерной особенностью ПДГ 55-дневных эмбрионов является выделение из общей массы базофильно окрашивающихся клеток типичных базофилов (темноокрашенная густосиняя цитоплазма, розово-красное не всегда правильной формы ядро с гранулами и одним ядрышком) и главных клеток (сравнительно небольшое ядро оранжево-красного цвета и хромофобная вакуолизированная цитоплазма, границы клеток расплывчатые). Описанные дифференцированные элементы можно наблюдать лишь в центральной части ПДГ. В окружающей эту часть ткани сохраняется структура, описанная для гипофиза 45-дневных плодов. Однако общее строение ПДГ у 55-дневных плодов свиньи отличается от более раннего возраста. Ячей

железистой ткани правильной округлой или удлинённой формы наблюдаются только на периферии передней доли, в глубинных же частях железистая ткань располагается полиморфными группами различной величины, отделяющимися друг от друга соединительнотканными прослойками и кровеносными сосудами. Клеточные элементы железистой ткани (эозинофилы, базофилы и главные клетки) располагаются вперемежку.

В промежуточной и задней долях гипофиза изменений в клеточном составе и строении обнаружить не удается.

К началу 65-х суток эмбриогенеза структура органа в целом претерпевает ряд перестроек. Железа значительно увеличивается в размерах, главным образом за счет разрастания передней ее доли. Щель промежуточной доли остается еще широкой, однако наблюдается тенденция к сужению ее путем отшнуровки довольно крупных полостей и разрастания их клетками. Полости эти большей частью лишены содержимого, но в отдельных случаях можно отметить наличие коллоида, очень слабо окрашенного. Эпителий, выстилающий полости, однослойный, клетки цилиндрической формы с базально расположенным ядром. В этом возрасте уже ярко проявляется дифференцировка клеточных элементов передней доли. Четко определяются крупные эозинофильные клеточные группы. Цитоплазма эозинофильных клеток мелко гранулирована, интенсивно окрашена азокармином, ядра округлой формы, несколько эксцентрически расположенные, окрашенные в светло-розоватый цвет, с гранулами и интенсивно окрашенным ядрышком. Группы эозинофильных клеток располагаются в основном в центральной части передней доли, распространяясь тягеподобно к периферии. Наблюдаются изменения и в остальных клеточных структурах. Общая базофильная окрашенность родоначальных клеток выражена значительно слабее, чем у более ранних эмбрионов. Типичные базофилы представлены в большем количестве. Большое количество хромофобных клеточных элементов. Структура ПДГ теряет свой альвеолярный характер. Отдельные некрупные многослойные ячеи наблюдаются только в задней части ПДГ. В остальных частях передней доли железистые клетки переплетаются с обильными капиллярными ветвями. Можно отметить появление отдельных фибробластических элементов.

В строении задней доли значительных изменений не наблюдается.

Описанные выше изменения структурного и клеточного характера ПДГ определяют собой новый этап возрастного развития гипофиза, новый тип возрастной дифференцировки, характерный для нового функционального состояния.

Поскольку ПДГ является железой, участвующей в процессах роста и дифференцировки в организме животного, то удастся установить известный параллелизм между возрастом эмбриона и гистофизиологической дифференцировкой передней доли. Именно в этом возрасте отмечается четко выраженный скачок в дифференцировке клеточных элементов ПДГ. Отчетливое выявление эозинофильных и базофильных клеток, их значительная величина, четкость границ, характерность расположе-

ния и есть то, качественно новое состояние ПДГ, которое, наряду с другими признаками, отличает ее строение (и физиологию) от железы более ранних эмбрионов. Отшнуровка от щели промежуточной доли некоторого количества фолликулов, заполненных в большей или меньшей степени коллоидом, также является одним из существенных морфологических моментов, характеризующих функциональное состояние гипофиза 65-дневных эмбрионов.

Следующий структурный тип дифференцируется гораздо медленнее, чем описанные до этого, охватывая период вплоть до рождения. В течение данного отрезка эмбриогенеза также можно отметить определенные изменения как в гистопографии, так и в дифференцировке клеточных структур гипофиза.

Промежуточная доля все еще носит щелеобразный характер, однако щель сильно сужена и представляет собой длинный канал, разделяющий переднюю и заднюю доли. В нижнем участке щели, преимущественно в стенке, примыкающей к задней доле, образуются ячеи разнообразной формы. Как правило, в них наблюдается коллоид довольно жидкой консистенции и слабо окрашивающийся. С возрастом соединительнотканная полоска, подстилающая эпителий промежуточной доли, которая только едва намечалась у 65-дневных эмбрионов, приобретает более значительную толщину. Структура задней доли носит уже более дифференцированный характер. Клетки приобретают определенную вытянутую форму, соединяются в пучки, расходящиеся от центрального протока к периферии. Хорошо выражена фибриллярность задней доли. Альвеолярное строение ПДГ совершенно сглаживается, уступая место равномерно-сетчатому распределению сосудов, охватывающих почти каждую клетку передней доли. Сосуды не имеют уже того значительного диаметра, который отмечался у эмбрионов более ранних возрастов. Вся кровеносная сеть значительно разветвленной, почему и кровоснабжение органа становится гораздо более совершенным. Азановая окраска отчетливо выявляет тонкую сеть соединительнотканых волокон, оплетающих группы клеток. Эозинофильные клетки увеличиваются в числе, усиливается интенсивность окраски и определяется окончательно локализация их главным образом в глубинных частях ПДГ. Начиная с 75-дневного возраста можно уже с достаточной уверенностью описывать структуры главных и базофильных клеток. Последние довольно многочисленны, различной величины, с неправильной формы ядром и богатой мелкими гранулами цитоплазмой. Ядра главных клеток округлой или умеренно вытянутой формы, светлые, почти лишенные ядрышек, цитоплазма не имеет выраженных границ, почти бесцветна.

Описанные детали цитологической дифференцировки ПДГ могут с успехом служить признаком, определяющим степень развития не только самой железы, но и эмбриона в целом. В тех случаях, когда наблюдаются: отсутствие дифференцированных клеточных элементов, беспорядочное их распределение, преимущественно общий базо- или амфотильный тип окрашенности цитоплазмы, богатые хроматином ядра, можно гово-

рить об отсутствии соответствующей возрасту эмбрионов тонкой клеточной дифференцировки ПДГ и относить их к формам с задержанным или замедленным типом развития.

Гистотопографическая картина эмбрионального гипофиза, описанная несколько выше для 75-дневных плодов свиньи, без особых изменений сохраняется вплоть до рождения поросят.

Анализ процесса дифференцировки ПДГ позволяет с полной уверенностью констатировать начало и развитие гормональной функции ее еще в эмбриогенезе свиньи. Поскольку продуцирование гормона роста связывается с эозинофильными клетками, становится понятным интенсивный процесс нарастания их числа во вторую половину плодного периода, обуславливающий, по всей вероятности, увеличение количества этого гормона, поступающего в кровяное русло. Последнее обстоятельство играет по-видимому важнейшую роль в интенсификации процессов роста эмбриона именно в это время (75—114-е сутки развития).

В связи с изложенным небезынтересно проследить за динамикой роста гипофиза у плодов свиньи. К началу плодного периода развития (45 суток) гипофиз весит около полутора мг. Относительный вес его в это время составляет 0,0059%. В дальнейшем (вплоть до 75 суток эмбриогенеза) эта величина снижается. Обуславливается это тем, что относительная интенсивность роста гипофиза ниже интенсивности роста самого эмбриона, о чем свидетельствуют коэффициенты роста (по Бровару). Абсолютный же вес гипофиза за это время увеличивается более чем в 10 раз. После этого интенсивность роста гипофиза снижается и за оставшиеся до рождения 50 суток он увеличивается всего лишь в два с небольшим раза (табл. 1). Эти данные также свидетельствуют о сравни-

Таблица 1

Возраст эмбрионов в днях	Вес гипофиза		Коэффициенты роста	
	абсолютный в мг	относительный в милл. % к весу эмбриона	по Майнотту	по Бровару
45	1,6	5,9	100	100,0
55	2,9	4,5	181	65,6
65	5,9	3,4	203	52,0
75	19,2	2,6	325	39,0
90	26,2	3,9	136	67,3
При рожд.	45,3	3,6	107	51,9

тельно раннем завершении процессов дифференцировки и роста гипофиза у эмбрионов свиньи. Для сравнения с другими млекопитающими не лишне отметить, что гисто-морфологические картины, описанные для ПДГ эмбрионов свиньи 65—75-дневного возраста, могут быть отмечены лишь у 3—4-месячных ягнят и 7—8-месячных телят. Столь раннее развитие ПДГ, несомненно, играет немаловажную роль в процессах развития свиньи, отличающейся в целом от других млекопитающих своей физиологической скороспелостью.

Изложенное выше иллюстрируется микрофотографиями (рис. 4).

Развитие щитовидной железы

Зачаток щитовидной железы у ранних эмбрионов свиньи представляется в виде выйчивания, дно которого имеет характер плотного эпителиального тела, сильно разрастающегося в каудальном направлении. Верхняя часть зачатка—трубка, соединяющая нижнюю разрастающуюся эпителиальную часть с глоткой,—в дальнейшем превращается в сплошной тяж и истончается. У 35-дневных эмбрионов свиньи можно наблюдать уже полную отшнуровку выводного протока от эпителиальной закладки органа. В это время начинается дифференцировка клеточной структуры щитовидной железы. В отношении указанного процесса дифференцировки имеются расхождения, которые можно свести к двум основным. Ряд авторов считает, что щитовидная железа проходит так называемую «трубчатую» фазу в своем развитии, характеризующуюся образованием многочисленных трубочек, которые затем отшнуровываются, расширяются и превращаются в фолликулы, впоследствии заполняющиеся коллоидом. Другие исследователи признают трубчатую фазу в развитии тиреоида необязательной, считая, что фолликулы могут развиваться непосредственно из массивных тяжей эпителиальных клеток. Пузик (1951), Заварзин (1954), Мицкевич (1957) описывают, в частности, дифференцировку фолликулов из анастомозирующих плотных клеточных тяжей, разделенных мезенхимой. По их мнению, в центре скоплений клеток появляются небольшие просветы, в которых в дальнейшем накапливается коллоид. Развитие фолликулов, разрастание и почкование плотных эпителиальных тяжей идут параллельно, отчего объем щитовидной железы эмбриона постепенно увеличивается.

Наши исследования показали, что в процессе образования фолликулов в щитовидной железе свиньи имеют место обе описанные фазы, однако первоначальная дифференцировка железистых клеток из эпителиальной ткани и выделение коллоида идет совершенно иным путем.

В течение переходной фазы эмбриогенеза свиньи (35—45-е сутки развития) удастся проследить за появлением первых железистых клеток, выделяющих коллоид. Ткань щитовидной железы в это время состоит из компактных скоплений эпителиальных клеток, разделяющихся друг от друга разветвленной сетью капилляров и отдельными соединительнотканными волокнами. Капилляры заполнены эритроцитами, зачастую скапливающимися большими группами. Ядра эпителиальных клеток большой величины относительно размеров клетки, с одним или несколькими ядрышками, бледно окрашены. Среди массы эпителиальных клеток обнаруживаются отдельные железистые клетки. Ядра их темно-окрашены и занимают базальное положение, апикальная часть цитоплазмы и непосредственно вокруг ядер окрашена базофильно и содержит многочисленные светлые вакуоли, свидетельствующие о секреторной активности этих клеток. В отдельных клетках встречаются капли интрацеллюлярного коллоида, обычно по соседству с ядром. Эти железистые клетки местами объединены попарно или в небольшие группы (по

3—5 клеток в группе). Между ними можно заметить (со стороны базофильно окрашенных частей клеток) крупные капли интерцеллюлярного коллоида, окрашенного в светло-голубой цвет (азановая окраска). Значительное количество митозов свидетельствует об усиленном размножении эпителиальных клеток железы. Таким образом, уже на этой сравнительно ранней фазе развития зародыша свиньи можно говорить о функциональной активности щитовидной железы. Интересно, что описанный процесс дифференциации железистых клеток большей частью не приводит к образованию типичных фолликулов. Фолликулы, обладающие специфическим дефинитивным строением, обнаруживаются в щитовидной железе эмбриона свиньи позже. Следовательно, в данном случае можно охарактеризовать эту фазу в развитии щитовидной железы как фазу дофолликулярной активности, характеризующуюся отсутствием депонирования секрета и непосредственной отдачей его в кровяное русло. Функциональная активность железистых клеток в это время вызывает тем больший интерес, что образование фолликулов дефинитивного типа не всегда сопряжено с функциональной активностью клеток фолликулярного эпителия. Как будет видно из дальнейшего изложения, у более поздних плодов свиньи в щитовидной железе, наряду с фолликулами, заполненными коллоидом, наблюдается большое количество «пустых» фолликулов без каких-либо признаков функциональной активности клеток.

В щитовидной железе 55-дневного плода уже можно видеть большое количество сформированных фолликулов, число которых достигает 280 на 1 мм² среза. Диаметр их равен в это время в среднем 21 микрону, высота эпителия составляет 4 микрона. Слабо развитая соединительная ткань делит железу на доли относительно крупных размеров. Сосудистое питание железы очень обильно. Большая часть фолликулов не заполнена коллоидом, среди них располагаются фолликулы с темноокрашенным густым коллоидом (в соотношении примерно 1 : 5) и лишь в отдельных участках железы (большей частью на периферии) можно наблюдать уже большие фолликулы (до 140—160 микрон) с бледноокрашенным разжиженным коллоидом. Часто вновь образованные фолликулы представляются как бы в сжатом виде, лишены просвета и образуют группы фолликулярного эпителия, расположенного без видимого порядка. Следует отметить, что заполненные коллоидом фолликулы группируются в основном вблизи от кровеносных сосудов в местах, где кровоснабжение более интенсивно. В целом можно сказать, что процесс образования фолликулов и накопления коллоида в них преобладает в это время над процессом выведения продуктов секреции железистых клеток в кровь. Таким образом, первая дифференцировка фолликулов в щитовидной железе эмбриона свиньи приходится на начальную фазу плодного периода развития. Образование фолликулов идет как из массы мелких железистых ходов («трубочек»), выстланных кубическим эпителием, так и из тяжей эпителиальных клеток, не имеющих просвета. Первый тип дифференцировки наблюдается в основном в периферических частях железы, второй

более характерен для внутренних слоев. Однако и тот, и другой тип дифференцировки фолликулов нельзя строго ограничивать друг от друга: процесс образования фолликулов идет в обоих случаях одновременно и все различия относятся лишь к тому, что происходит раньше—отщиповка фолликулов или образование просвета. Поэтому мы не считаем необходимым выделять указанные формы дифференцировки как самостоятельные фазы.

В течение 55—65-х суток эмбриогенеза продолжается образование новых фолликулов, количество их возрастает с 280 до 350 на 1 мм² площади среза. Диаметр фолликулов несколько увеличивается (до 22 микрон в среднем). Высота фолликулярного эпителия составляет 4,5 микрона. В новообразованных фолликулах коллоид отсутствует или занимает незначительную часть просвета, однако таких фолликулов в процентном отношении значительно меньше, чем у 55-дневных эмбрионов. В большинстве фолликулов отмечается равномерный, хорошо окрашенный секрет, заполняющий всю полость фолликула. Наряду с базофильно окрашенным коллоидом, в некоторых фолликулах начинает накапливаться оксифильный коллоид. Часть фолликулов заполнена оксифильным коллоидом в центре и базофильным по периферии. Ядра фолликулярного эпителия располагаются более центрально, чем это наблюдалось у ранних эмбрионов. Форма эпителиальных клеток занимает переходное положение от цилиндрического к кубическому. Фолликулы, расположенные в периферических частях железы, крупнее, чем в глубинных слоях. Эпителий их более приближается к цилиндрическому. Некоторые фолликулы имеют неправильную форму, но число их незначительно. Можно отметить развитие соединительной ткани. Рыхлая соединительная ткань железы образует не только междольевые прослойки, но и начинает проникать внутрь доли, разделяя небольшие группки фолликулов. Обильная сосудистая сеть дополняет картину. Таким образом, наиболее характерным для описанного периода в развитии щитовидной железы эмбриона свиньи (45—65-е сутки) является образование фолликулов, не сопровождающееся увеличением их размеров, и накопление интрафолликулярного густого коллоида.

В дальнейшем картина резко меняется. Количество фолликулов продолжает увеличиваться вплоть до момента рождения: в щитовидной железе 75-дневных плодов насчитывается 400 фолликулов на 1 мм² среза, 90-дневных—452 фолликула и у новорожденных поросят—780. Рост числа фолликулов сопровождается увеличением их размеров (с 22 до 34 микрон в среднем). При этом следует отметить, что основная масса фолликулов, расположенных в периферических частях железы, значительно крупнее средних величин и их размеры колеблются в пределах 50—200 микрон. Наоборот, фолликулы глубинных слоев мелкие (16—20 микрон). По-видимому образование новых фолликулов в щитовидной железе поздних плодов идет лишь в центральных частях железы, в то время как на периферии наблюдается усиленный рост сформированных фолликулов, который является результатом не только усиленного размножения клеток

фолликулярного эпителия, но и слияния мелких фолликулов. Наиболее характерно для данной фазы развития щитовидной железы усиленное выведение коллоида в кровяное русло. Об этом свидетельствует высокая активность клеток фолликулярного эпителия с разжиженной сильно вакуолизированной цитоплазмой. Форма эпителиальных клеток периферийных фолликулов цилиндрическая. Высота эпителия достигает 8—10 микрон. Это состояние возбуждения (по терминологии Алешина, 1936) железы сохраняется вплоть до завершения эмбрионального периода жизни. Фолликулы периферического слоя железы не содержат или содержат очень мало коллоида, так как он не успевает накапливаться в полости фолликулов ввиду быстрого вымывания его в кровь. Возросшее по сравнению с более ранними эмбрионами количество главным образом синусоидальных капилляров, тесно примыкающих к стенкам фолликулярного эпителия, способствует выведению коллоида из клеток. Интересно, что свинья в этом отношении занимает особое положение среди зрелорождающихся млекопитающих. По данным Мицкевича (1957), возбужденное состояние тиреоида в конце эмбриогенеза характерно для незрелорождающихся млекопитающих и птенцовых птиц и, наоборот, активность щитовидной железы у зрелорождающихся млекопитающих и выводковых птиц, по его данным, в это время заметно снижается. Наши данные свидетельствуют о том, что свинья в этом отношении не подходит под классификацию, предложенную Мицкевичем.

В связи с изложенным выше небезынтересно проследить за динамикой веса щитовидной железы в течение плодного периода развития свиньи (45—114-е сутки эмбриогенеза). Как можно видеть из табл. 2,

Таблица 2

Возраст эмбрионов в днях	Вес щитовидной железы		Коэффициенты роста	
	абсолютный в мг	относительный в милли % к весу эмбриона	по Майнотту	по Бровару
45	8,6	34,5	100	100,0
55	32,0	48,6	372	134,5
65	86,4	50,5	270	141,3
75	176,5	51,9	204	139,2
90	188,8	29,6	106	90,3
При рожд.	100,6	8,0	53	21,4

в начале плодного периода идет значительное нарастание веса щитовидной железы. Наиболее интенсивно этот процесс идет до 55-дневного возраста. После этого интенсивность роста щитовидной железы снижается, а в течение последнего месяца утробной жизни она даже теряет в весе. Последний факт можно объяснить лишь только сильным возбуждением железы в это время и интенсивной отдачей секрета в кровь. Падение относительного веса щитовидной железы в конце эмбриогенеза по-видимому характерно для многих млекопитающих и было в свое время отме-

чено у кроликов, морских свинок и крыс (Мицкевич, 1957). Отмеченное выше падение абсолютного веса тиреоида у плодов свиньи к концу утробной жизни совпадает с аналогичными данными, полученными на овцах (Свечин, Админа, 1950; Мицкевич, 1957).

Таким образом, в развитии щитовидной железы эмбриона свиньи можно выделить следующие фазы:

1) зародышевого развития (от момента закладки до 35-х суток эмбриогенеза);

2) дофолликулярной активности (35—45-е сутки);

3) образования фолликулов и накопления интрафолликулярного коллоида (45—65-е сутки) и

4) завершения дифференцировки морфологической структуры и формирования железы definitiva типа.

Изложенное иллюстрируется микрофотографиями (рис. 5).

* * *

Результаты исследования гистогенеза гипофиза и щитовидной железы эмбриона свиньи свидетельствуют о том, что у этих эндокринных органов уже на сравнительно ранних фазах эмбриогенеза обнаруживаются отчетливые морфологические признаки физиологической активности. В щитовидной железе эти признаки выявляются в характерной морфологической дифференцировке, появлении мелких капель коллоида (сначала интра-, а затем интерцеллюлярного), формировании типичных фолликулов, эпителий которых образуют клетки с разжиженной и сильно вакуолизированной цитоплазмой и т. д. Применение специальных методов окраски позволяет довольно рано обнаружить признаки характерной цитофизиологической дифференцировки и в ПДГ. Установлено, что первыми дифференцируются эозинофильные клетки, а несколько позднее обнаруживаются базофилы. Однако еще до дифференциации клеточных элементов в процессе раннего развития передней доли выявляются клетки с признаками физиологической активности, базофильно окрашенной цитоплазмой, содержащей весьма специфические гранулы гликопротеинового характера. Мы относим эти клетки к родоначальным зародышевым главным клеткам, обладающим грануляцией, которая рядом авторов рассматривается как субстрат гонадо- и тиреотропного гормонов. Следовательно, этот факт можно расценивать как довод в пользу признания секреторной активности не только за окси- и базофильными клетками, но и главными, хотя бы в эмбриональный период жизни до специализации функций клеточных элементов передней доли.

С момента выявления специфической дифференцировки клеток гипофиза и щитовидной железы происходит нарастание их физиологической активности вплоть до момента рождения, чем эмбрион свиньи резко отличается от эмбрионов других зрелорождающихся млекопитающих. Этот процесс находит свое отражение не только в гистоструктуре указанных желез, но и в динамике их роста.

Между развитием передней доли гипофиза и развитием щитовидной

железы имеется определенная корреляция во времени, что позволяет говорить о возможном наличии функциональных взаимоотношений между ними на сравнительно раннем этапе онтогенеза. Однако данное предположение нуждается в прямых доказательствах, так как не исключена возможность наследственно преформированной координации развития этих двух органов.

Глава II. РАЗВИТИЕ ПОЧКИ И ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ*

Выделительная и половая системы настолько тесно связаны между собой и анатомически, и эмбриологически, что нельзя рассматривать их развитие в отдельности друг от друга. Естественно, что изучение развития столь интересной группы взаимосвязанных органов всегда привлекало внимание эмбриологов. Уже в 1896 г. Нагель (Nagel, 1896) приводит список работ более чем в тысячу названий, посвященных исследованию строения и развития органов выделения и размножения. В последующие годы был проведен ряд исследований в этой области (Hertwig, 1899; McCallum, 1902; Allen, 1904; Huber, 1905; Felix, Bühler, 1906; Käppeli, 1908; Loeb, 1908, 1923; Bremer, 1916; Kupfer, 1920; Marschall, 1922; Patten, 1931, 1948, 1959; и др.), благодаря которым изучение развития органов выделения и размножения у высших животных сделало большой шаг вперед по сравнению с предыдущими исследованиями. Необходимо отметить, что характер дальнейших исследований в этой области несколько меняется. Если в предшествующие годы основное внимание концентрировалось на изучении морфогенеза выделительной и половой систем, то начиная с 30-х годов ряд исследователей посвящает свои работы выявлению тонких структур в строении органов выделения и размножения, а также биохимии и физиологии взаимоотношений их с другими органами на различных этапах развития (Allen, 1926; Corner, 1928; Цондек, 1938; Павленко, 1938; Студитский, 1947; Быков, 1948; Harada, 1954; Breemen, Reger, Cooreg, 1956; и др.). Наряду с указанными исследованиями изучение морфологии развивающихся органов размножения и выделения остается весьма актуальным, так как несмотря на большое количество работ, касающихся морфогенеза этих органов, изучение микроструктуры их в процессе эмбрионального развития высших позвоночных не завершено. Последнее обстоятельство побудило нас провести настоящее исследование, главной задачей которого являлось проследить одновременно с возрастной динамикой важнейших органов размножения и выделения за развитием гистоструктуры их в эмбриогенезе свиньи.

Развитие почки

У зародышей свиньи на стадии 33—35 пар сомитов обнаруживаются рудиментарные пронефрические трубочки, эпителиальный компонент которых развивается из головных сегментных ножек промежуточной

* Методика исследований и эмбриональный материал те же, что и в первой главе.

мезодермы, примерно между 8—12 парами сомитов. Пронефрический рудиментарный «проток» развивается на уровне пронефрических трубочек и благодаря вытягивающимся и соединяющимся в общую ветвь концам последних продолжает расти в каудальном направлении, играя впоследствии немаловажную роль в развитии первичной почки.

Первичная почка у эмбрионов свиньи, так же как и у других млекопитающих, достигает очень высокой степени развития. У свиней она особенно велика, являясь одним из наиболее крупных органов у 25—35-дневных зародышей. Трубочки первичной почки, развиваясь, становятся высокодифференцированными и до развития дефинитивной почки играют важнейшую роль в выделении азотистых веществ. Мезонефрические трубочки образуются так же, как и пронефрические, из ножек туловищных сегментов промежуточной мезодермы независимо от мезонефрического протока. В образовании последнего участвует мезенхима. Сюда же вырастает и материал неврального зачатка, дающий затем начало элементам нервной системы. К моменту завершения образования трубочек сегментация в промежуточной мезодерме исчезает и она уже представляет собой непрерывную полосу, соединяющую сомиты с латеральной мезодермой (так называемый нефрогенный тяж). Образующиеся из промежуточной мезодермы трубочки располагаются в непосредственной близости от мезонефрического протока, в первое время не вступая с ним в контакт. На 25-й день эмбриогенеза свиньи почти вся нефрогенная ткань, примерно от 14-й до 32-й пары сомитов, превращается в трубочки, быстро растущие и уже вступающие в связь с мезонефрическим протоком. У птиц несколько наиболее краниально расположенных трубочек обнаруживают рудиментарное отверстие нефростома (положение, сравнимое с некоторыми низшими формами, у которых первичная почка является функционирующим органом в дефинитивном состоянии). У млекопитающих этого наблюдать не удастся, так как у них подавляющее большинство мезонефрических трубочек развивается без нефростомов (Weinberg, 1929). Не имея нефростомов, мезонефрические трубочки у зародышей свиньи, как и у зародышей других млекопитающих, вступают в тесную связь с кровеносными капиллярами, оплетающими каждую трубочку густой сетью. Этот комплекс является очень интересным переходным моментом в образовании более специализированных и дифференцированных трубочек и клубочков окончательной почки. Клубочки первичной почки образуются благодаря быстрому увеличению длины трубочек и их извитости. Трубочки, удлиняясь, соединяются с мезонефрическим протоком (Вольфов проток). Клубочки дифференцируются в среднем отделе трубочек, подразделяющихся к этому времени на три отдела. Средний отдел расширяется и охватывает капилляры, идущие пучком от артериальных веточек, ответвляющихся, в свою очередь, от первичной аорты. Этот сосудистый клубочек, вырастающий в эпителиальный пузырек (Бюменова капсула), вместе с последним и образует тельце, которое в более дифференцированном, но принципиально очень сходном виде представлено в дефинитивной почке Мальпигиевым клубочком. Кровь из клубоч-

ка уносится несколькими сосудами, которые снова образуют капиллярное сплетение на пути трубочки к протоку, оплетая ее изгибы, образующиеся из более длинного третьего отдела трубочек. Короткий отдел трубочки, который у низших животных образует нефростом, у свиньи представлен рудиментарным отростком без протока. Из капилляров, оплетающих трубочки, кровь проходит в собирательные вены, которые лежат по периферии первичной почки и образуют анастомозирующую систему, соединяющуюся с задними кардинальными венами. Относительно очень крупный орган, каким является первичная почка на 25-е сутки эмбриогенеза свиньи, достигает своей наибольшей величины, в абсолютном выражении, у 35-дневных зародышей, а затем, с развитием функциональной деятельности дефинитивной почки, подвергается быстрой инволюции. Однако его протоки и некоторые из трубочек сохраняются и дают начало образованиям, имеющим важное функциональное значение в развитии половой системы.

Дефинитивная почка также имеет двойное происхождение и теснейшим образом связана с развитием первичной почки. Мозговое вещество дефинитивной почки развивается несколько раньше коркового из участка мезонефрического протока, расположенного краниально от места впадения его в клоаку. Появляющийся у 5—8 мм зародышей свиньи дивертикул расширяется у своего слепого конца, предвзяя последующее расширение при образовании почечной лоханки. Дальнейшая его дифференцировка приводит к образованию прямых собирательных канальцев, составляющих мозговое вещество дефинитивной почки. Последние, проникнув в ткань нефрогенного тяжа (метанефрогенная ткань), распадаются на отдельные участки. В метанефрогенной ткани дифференцируются трубочки с ампулообразными слепыми расширениями, прорастающие по направлению к собирательным канальцам. У 35-дневных зародышей трубочки уже сливаются с канальцами. Ампулообразные расширения начинают образовывать извитые канальцы, очень похожие на этой стадии развития на извитые канальцы первичной почки. Кровь к дефинитивной почке поступает через почечную артерию, распределяясь затем по очень разветвленной сети мелких сосудов и капилляров, образующих совместно с первым отделом извитого канальца Мальпигиевы тельца, находящиеся на самой ранней ступени развития. Уносящие сосуды образуют мелкую сеть вокруг извитых канальцев, иногда собираясь в лакуны (будущие собирательные вены).

Увеличиваясь в размерах, дефинитивная почка вскоре (на 45 день эмбриогенеза) перерастает первичную и в функциональном, и в морфологическом отношении, утверждая таким образом переход к наиболее высокой ступени в функциональной деятельности выделительной системы.

Необходимо отметить, что этот процесс смены функциональной деятельности от первичной к дефинитивной почке осуществляется в течение переходной фазы развития зародыша (с 35-го по 45-й день эмбриогенеза), завершающейся образованием плода—внутриутробной формы, качественно значительно более высокоорганизованной по сравнению с

зародышем, обладающей всеми основными признаками, присущими взрослому представителю данного вида животных (Магакян, 1962).

Почка 45-дневного плода уже имеет характерную бобовидную форму. Покрыта легко отделяющейся фиброзной тканью, богатой коллагеновыми волокнами. Однако гистологическое строение ее еще не специфично. Нет четкого подразделения на корковое и мозговое вещество, и не образованы почечные пирамиды. На поперечном срезе обнаруживается большое количество сильно извитых канальцев, перемежающихся с трубочками, идущими от довольно многочисленных Мальпигиевых телец. Чем ближе к поверхности почки, тем Мальпигиевых телец больше. В среднем на 1 мм² среза приходится по 6—7 Мальпигиевых телец. Строение их очень сходно с таковым у взрослого животного. Наружная стенка капсулы образована клетками однослойного плоского эпителия. Внутренняя стенка ее плотно прилегает к сосудистому клубочку. Последний состоит из артериальных капилляров, выстланных эндотелием, границы клеток которого трудно выявляются на препаратах. Капилляры клубочка покрыты снаружи своеобразными покровными клетками, очень напоминающими по окраске и форме соединительнотканые клетки (перипиты), покрывающие капилляры и в других органах. Бросается в глаза огромное количество кровеносных сосудов и капилляров, заполняющих почти все пространство между канальцами и особенно четко выделяющихся благодаря резко окрашенным эритроцитам. Здесь же можно видеть интересное явление в развитии дефинитивной почки—наличие в области, прилегающей к почечной лоханке (будущий мозговой слой), некоторого числа мезонефрических клубочков, отличающихся от Мальпигиевых телец, расположенных в периферических частях почки, иной, более резкой окраской эпителиальных клеток, несколько рыхлым строением клубочка и меньшей васкуляризацией. Объясняется это тем, что в образовании лоханки и мозгового слоя (собирающих канальцев) дефинитивной почки принимает участие мезонефрический проток и каудально расположенные трубочки первичной почки. В дальнейшем эти клубочки подвергаются инволюции.

В почке 45-дневного плода уже довольно четко различимы главные, вставочные и связующие отделы. Клетки эпителия главных отделов имеют характерный мутный оттенок окраски цитоплазмы, границы клеток плохо различимы. В некоторых случаях можно заметить специфическую кутикулярную кайму, окрашивающуюся в синий цвет при азановой окраске. Клетки эпителия вставочных и связующих отделов окрашены бледнее. Связующие отделы выстланы кубическим эпителием.

В течение плодного периода развития идет дальнейшая дифференциация клеточной структуры почек. К 55-му дню эмбриогенеза появляются признаки разделения ткани дефинитивной почки на корковое и мозговое вещество. У 65-дневных плодов эти слои уже четко различимы. Одновременно с этим в корковом веществе происходит значительное увеличение числа Мальпигиевых телец. У 90-дневных плодов на 1 мм² среза через корковое вещество приходится по 25 и более Мальпигиевых

телец. Соответственно увеличивается количество извитых и собирательных канальцев. Как у ранних, так и поздних плодов ткань почки чрезвычайно богата кровеносными сосудами и капиллярами. Снаружи почка

ДИНАМИКА АБСОЛЮТНОГО И ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА ПОЧЕК ПЛОДА СВИНЬИ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ИХ РОСТА

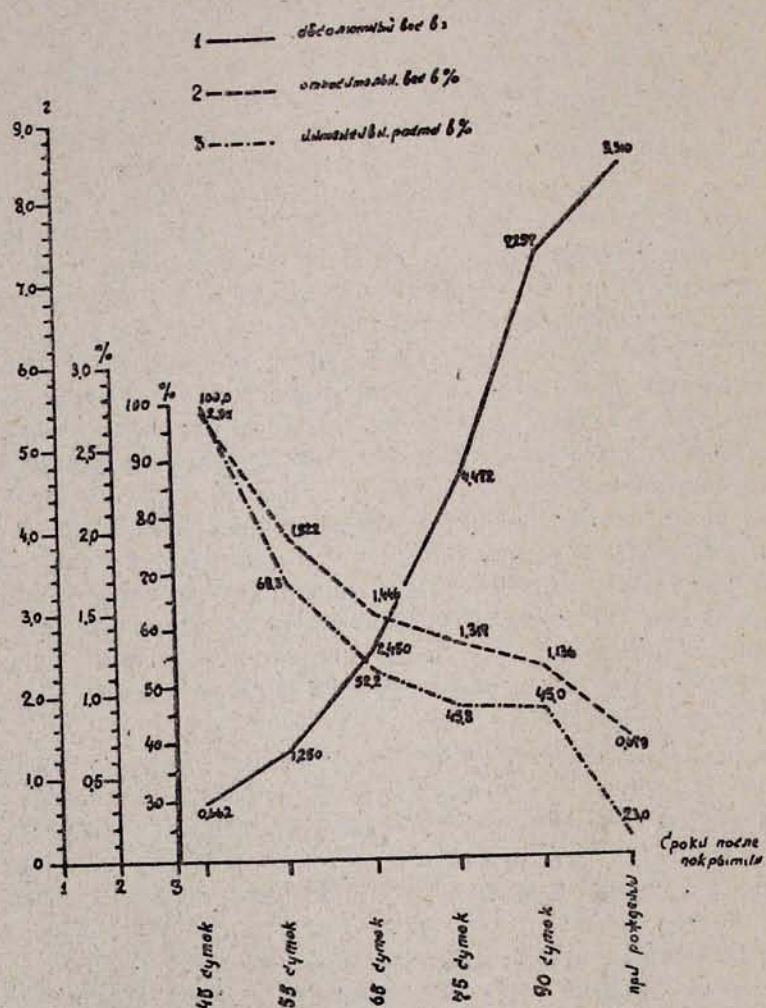


Рис. 1.

90-дневного плода и новорожденного поросенка имеет ясно выраженное дольчатое строение, благодаря непрерывающемуся росту почечных пирамид, которые приобретают характерное для них строение уже у 90-дневных плодов.

Изложенное иллюстрируют микрофотографии (рис. 6).

Интересно проследить за процессом роста definitivoй почки. Как можно видеть из рис. 1, в течение плодного периода развития идет значительный прирост веса почки, увеличивающейся более чем в 13 раз. Относительный вес ее при этом снижается так же, как и интенсивность роста, что обусловлено, с одной стороны, интенсивным нарастанием веса тела плода, а с другой—тем, что период интенсивного роста definitivoй почки также совпадает со временем прохождения переходной фазы развития зародыша свиньи (Магакян, 1956).

Заканчивая на этом описание развития почки в эмбриогенезе свиньи, мы можем констатировать следующее:

1. Закладка и развитие первичной почки (как функционирующего в эмбриогенезе свиньи органа) происходит на очень ранних фазах эмбрионального развития.

2. Закладка и развитие окончательной почки происходит еще в период зародышевого развития эмбриона свиньи, в то время, когда функциональная деятельность первичной почки достигает максимума в своем развитии.

3. Функционирование definitivoй почки и инволюция первичной почки начинается при прохождении зародышем свиньи переходной фазы в своем развитии (35-й—45-й день эмбриогенеза), являясь одним из моментов, обуславливающих собственно начало нового периода в развитии эмбриона свиньи—плодного периода развития.

4. В целом, в эмбриогенезе выделительной системы почка претерпевает ряд очень интересных превращений с точки зрения анализа явлений рекапитуляции.

Развитие мужской половой железы

В предыдущем разделе мы указывали на тесную связь в эмбриогенезе первичной почки и герминативного эпителия, развивающегося из участка стенки спланхнотома, расположенного на медиальной поверхности почки. На ранних стадиях строение этого участка спланхнотома не имеет каких-либо половых различий, и последний представлен слоем совершенно однородных клеток, лежащим на мезенхиме. Мезенхима является вторым эмбриональным зачатком половых желез, образующим их соединительнотканную основу вместе с находящимися в ней сосудами. Вскоре после образования указанного зачатка, который мы могли наблюдать у 25-дневных эмбрионов свиньи, начинается разрастание спланхнотома в сторону подлежащей мезенхимы и образование тяжей, располагающихся в различных направлениях в толще разрастающейся в свою очередь мезенхимы. В результате этого процесса у 35-дневных зародышей уже можно наблюдать валик, выдающийся над поверхностью первичной почки—половой валик. Однако на этой фазе развития еще отсутствуют половые различия в его строении. Указанные тяжи имеют одинаковое строение у самок и самцов и лишь к 40—45-му дню эмбриогенеза начинают проявляться специфические особенности клеточной организации.

При развитии мужской половой железы эпителиальные тяжи удлиняются и истончаются, образуя петли. Окружающая их мезенхима разрастается. К 45-дневному возрасту тяжи превращаются в трубочки, выстланные герминативным спермиогенным эпителием. Пространство между трубочками или канальцами, как уже можно их называть, заполнено мезенхиматозной соединительной тканью, в которой уже в немалом количестве встречаются интерстициальные клетки.

Зародышевый материал, образующий эпителиальную стенку канальца, дифференцируется в двух направлениях: с одной стороны, возникают клеточные формы, составляющие основу эпителиального пласта, с другой—развиваются элементы, которые в результате последующей дифференцировки дают начало половым клеткам. Располагаясь между основными клетками, последние находятся с ними в тесной морфологической и функциональной связи, образуя в целом ткань, начинающую уже у 45-дневных плодов приобретать черты, свойственные герминативному эпителию. Канальцы на гистологических срезах из семенника в этом возрасте видны в виде удлиненных овалов, кружков и запятых, отображая характерную картину извитости. Просвет некоторых канальцев заполнен темноокрашенными гомогенными клетками, среди которых изредка обнаруживаются родоначальные половые клетки—сперматогонии. Рыхлая соединительная ткань пронизана обильной сетью кровеносных сосудов. Интерстициальные клетки образуют в ряде мест скопления, четко выделяющиеся на фоне остальных клеток. Интерстициальные клетки имеют сравнительно крупные размеры, цитоплазма, окрашена в темно-синий цвет, несколько зерниста, ядро крупное, бледно-розового цвета, зачастую с несколькими ядрышками. В строении стенок извитых канальцев отражены уже все признаки пограничных тканей: расположение клеток пластом, наличие базальной мембраны на границе с подлежащей соединительной тканью и т. п.

К 55-му дню развития в железе удастся наблюдать уже новые явления. Уменьшается толщина соединительнотканых прослоек между канальцами, но между отдельными дольками железы соединительная ткань занимает все еще значительное место. В связи с вытеснением соединительной ткани из пространств между канальцами интерстициальные клетки уже не образуют скоплений, а рассеяны. Одновременно с этим отмечаются определенные сдвиги и в структуре извитых канальцев. Более отчетливо выявляются сперматогонии—крупные клетки с большим круглым темноокрашенным ядром—и фолликулярные клетки—меньших размеров с овальными, редко округлыми ядрами оранжево-красного цвета, иногда в несколько рядов заполняющие просвет канальцев.

Семенник 65-дневного плода имеет еще более характерную для его строения картину. Соединительнотканые прослойки между канальцами еще более истончены, однако все еще четко обнаруживаются интерстициальные клетки. Можно видеть отдельные пучки коллагеновых волокон. Извитые канальцы также приобретают более специфический для

них вид. Четко различимы фолликулярные клетки, составляющие основную массу стенок канальцев, и сперматогонии, вкрапленные между фолликулярными клетками ближе к мембране. Кроме того, на этой фазе развития семенника прослеживается новая генерация половых клеток — сперматоциты, с большими ядрами, содержащими грубый клубок хроматинных нитей. Сперматоциты располагаются над слоем фолликулярных клеток ближе к просвету канальцев. В течение дальнейшего развития семенника характер его строения становится еще более специфичным. У 90-дневных плодов можно отметить характерное расположение канальцев от периферии к центральному выносящему протоку, еще большую истонченность соединительнотканых прослоек между ними и заметное развитие соединительной ткани, богатой коллагеновыми волокнами, в междольковом пространстве и в области, прилегающей к выносящему протоку. В стенках канальцев обнаруживается уже большое число сперматогоний, в просвете видны не только сперматоциты, но и сперматиды — клетки с розовато-красным ядром, содержащим несколько ядрышек. В межуточной ткани на фоне основных клеток выделяются интерстициальные клетки с синей цитоплазмой и розовым ядром, содержащим ярко-красные ядрышки.

Исходя из описанной выше картины возрастных изменений гистоструктуры семенника в развитии эмбриона свиньи, мы можем говорить о чрезвычайно раннем и интенсивном его развитии у свиней. В связи с этим не лишне отметить, что картины, подобные описанным нами для 65—90-дневных плодов свиньи, наблюдаются у человека только в постэмбриональный период—у 6—7-летних детей (Пузик, 1951).

Изложенное иллюстрируется микрофотографиями (рис. 7).

Интересные явления обнаруживаются при анализе динамики роста семенников в период плодного развития эмбриона свиньи. Прирост веса их идет скачкообразно: периоды интенсивного роста сменяются замедленным, благодаря чему кривая прироста веса семенников имеет не плавный, а ломаный вид (рис. 2). Семенники наиболее интенсивно растут с 55-го по 65-й день эмбриогенеза, превышая интенсивность роста плода на 48,7%. Затем наблюдается резкий спад интенсивности роста семенников к 75-му дню и новое возрастание ее (на этот раз не превышающее интенсивности роста плода) к 90-му дню эмбриогенеза. После этого отмечается спад еще более резкий к моменту рождения. Кривая относительного веса семенников в основном повторяет кривую интенсивности их роста.

Развитие женской половой железы

Развитие яичника на ранних стадиях эмбриогенеза идет аналогично развитию мужской половой железы. Лишь с 35-го дня эмбрионального развития появляются специфические особенности, присущие яичнику, дальнейшее развитие которых идет в течение переходной фазы зародышевого и в плодном периоде развития эмбриона свиньи.

Эмбриогенез яичника идет более сложным путем, чем семенника.

Это обуславливается в основном тем, что в яичнике одновременно с новообразованием половых клеток происходит и их резорбция, которая особенно интенсивно протекает у поздних плодов, но не прекращается вплоть до завершения полового периода жизни животного.

ДИНАМИКА АБСОЛЮТНОГО И ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА СЕМЕННИКОВ И ИНТЕНСИВНОСТЬ РОСТА

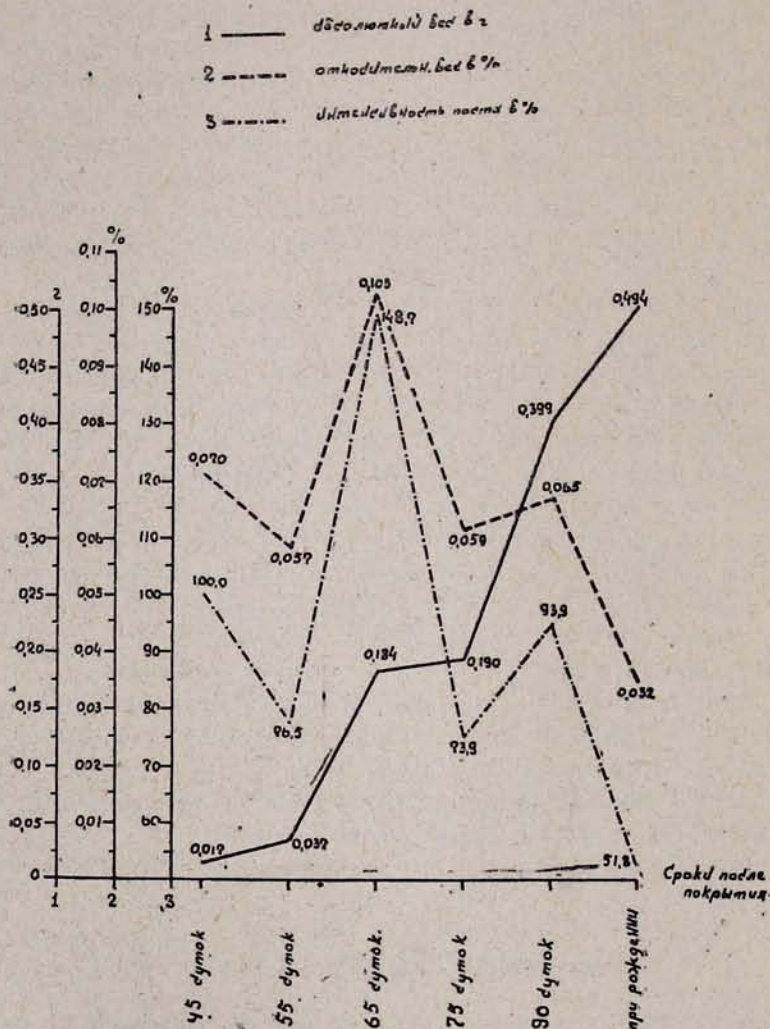


Рис. 2.

У 45-дневных плодов в результате сложного процесса взаимного прорастания зачаткового эпителия и подлежащей мезенхимы накапливается значительное количество эпителиальных элементов в зачатке яичника. В поверхностных слоях его уже можно отметить развитие за-

чаткового эпителия. Благодаря прослойкам растущей мезенхимы эти эпителиальные скопления оказываются разбитыми на группы, в глубинных слоях удлиненные, в периферических округлые. Межуточная соединительная ткань богата клетками, весьма напоминающими своим строением и окраской интерстициальные клетки семенника. Они образуют характерные скопления в межуточной ткани и резко отличаются как от соединительнотканых, так и от эпителиальных клеток. Дифференцировка последних на основные (фолликулярные) и половые наблюдать в этом возрасте не удастся. Этот факт говорит об определенном отставании в развитии женской половой железы по сравнению с мужской. Если вспомнить, что первые сперматогонии появляются в семеннике уже на 45-й день эмбриогенеза, то это отставание можно определить в 10 дней. Различия между фолликулярными и половыми клетками можно констатировать у эмбриона свиньи лишь к 55-му дню развития. В этом возрасте благодаря продолжающемуся процессу дифференциации различных слоев яичника и их клеточных элементов картина становится гораздо яснее. Отчетливо различается слой наружного зачаткового эпителия, состоящий в основном из однородных кубических клеток, под которыми в виде мезенхимной прослойки из перекрещивающихся соединительнотканых волокон можно различить будущую белковую оболочку. Хорошо видны шарообразные (в толще коркового слоя) и продолговатые (в мозговом слое) скопления эпителиальных клеток, отграниченные соединительноткаными прослойками—яйценозные шары. В этом возрасте уже становится возможным наблюдать начальные стадии дифференциации эпителиальных клеток на фолликулярные и половые. В некоторой части скоплений эпителиальных клеток, расположенных в глубинных слоях яичника, обнаруживаются овогонии. Они просматриваются по одной или группами (2—3) в центре яйценозных шаров в виде крупных клеток (значительно крупнее фолликулярных) с бледноокрашенной цитоплазмой и крупным темноокрашенным ядром. Однако в большом количестве овогонии появляются лишь на 65-й день эмбриогенеза свиньи. Они особенно хорошо заметны в мозговом слое яичника, но отмечаются и в корковом. В этом возрасте в каждом из яйценозных шаров уже совершенно четко можно различить фолликулярные клетки, окружающие более крупные овогонии. Однако здесь еще нельзя наблюдать признаков массовой резорбции половых клеток, которые выявляются лишь во второй половине плодного периода развития.

Повсеместное образование половых клеток в яичнике (и семеннике) эмбриона свиньи 65-дневного возраста можно связать с целым рядом других качественных преобразований, происходящих в организме плода в это время, и прежде всего со значительным повышением активности гипофизарно-тиреоидного комплекса.

В мозговом слое яичника 90-дневного плода уже можно видеть множество примордиальных фолликулов и еще более интенсивное образование половых клеток. В этом возрасте наблюдаются также признаки резорбции половых клеток в мозговом слое яичника, захватывающие к

моменту рождения и корковый слой. Образование примордиальных фолликулов продолжается и в течение последнего месяца эмбриогенеза свиньи, причем в этот процесс вовлекаются и поверхностные слои корко-

ДИНАМИКА АБСОЛЮТНОГО И ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВЕСА ЯИЧНИКОВ ПЛОДА СВИНЬИ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ИХ РОСТА

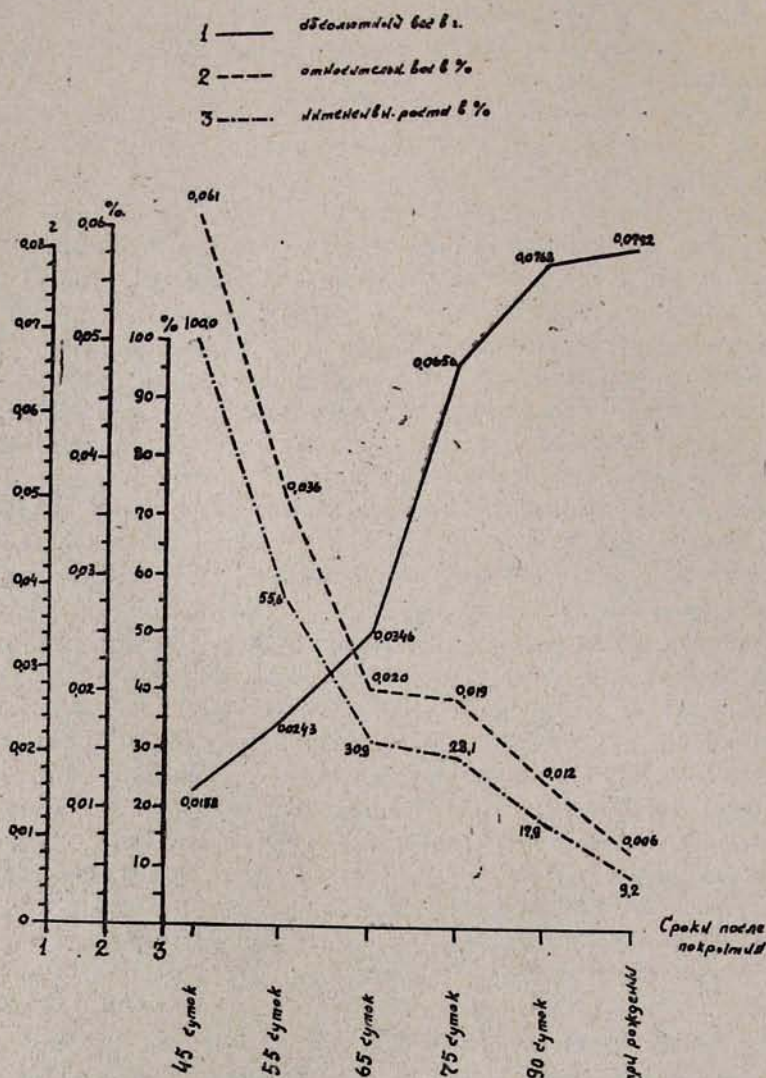


Рис. 3.

вого слоя, так что у новорожденных поросят примордиальные фолликулы можно наблюдать по всему корковому слою.

Яичник новорожденного поросенка (также как и семенник) представляется в значительной степени дифференцированным органом, спо-

Рис. № 4. 1. Зачаток гипофиза (карман Ратке) у 25-дневного зародыша. Об. 10, ок. 10; жидкость Буэна, парафин, молибденово-кислый гематин по Ганзену.

2. Передняя, промежуточная и задняя доли гипофиза 45-дневного плода. Об. 10, ок. 10; формалин, парафин, азан. В ПДГ видны округлые или удлинённые ячеи, отделённые друг от друга тонкими соединительнотканными прослойками и капиллярами.

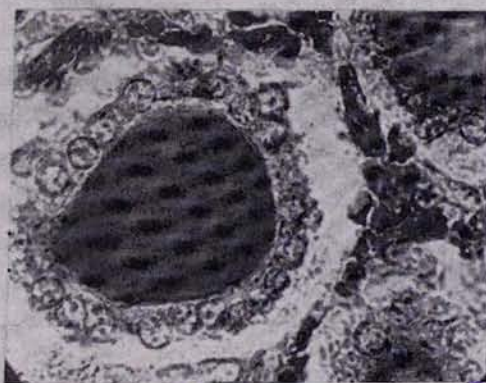
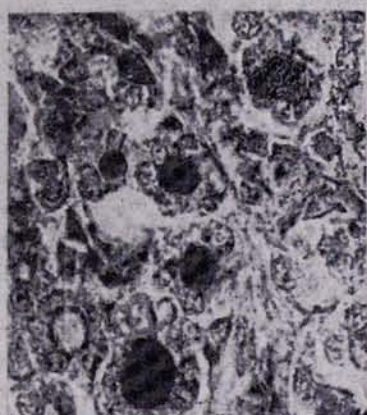
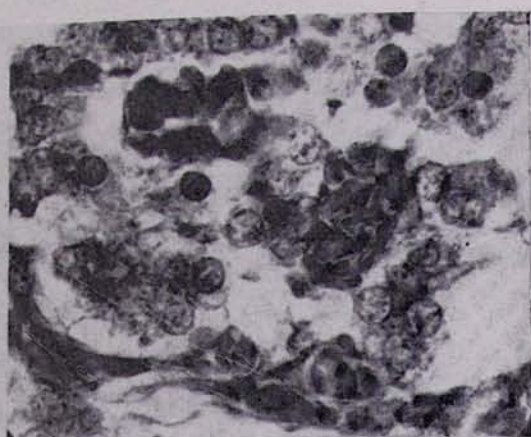
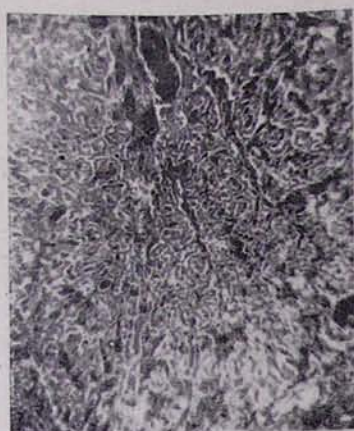
3. Клетки железистой ткани ПДГ 45-дневного плода. Об. 90, ок. 20; жидкость Гелли, парафин, азан. Объяснения в тексте.

4. Передняя, промежуточная и задняя доли гипофиза 55-дневного плода. Об. 10, ок. 10; формалин, парафин, квасцовый кармин по Эрдгейму и Штумме. Железистая ткань ПДГ располагается полиморфными группами. Обильная васкуляризация.

5. Клетки железистой ткани ПДГ 55-дневного плода. Об. 90, ок. 20; жидкость Гелли, парафин, азан. Появление первых эозинофилов.

6. Базофилы в ПДГ 65-дневного плода. Об. 90, ок. 20; ценкер-формол, парафин, азан.

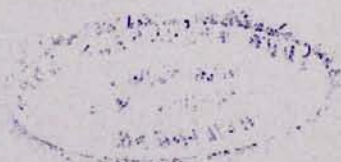
7. Эозинофилы, базофилы и главные клетки в ПДГ 75-дневного плода. Об. 90, ок. 20; ценкер-формол, парафин, азан.



1. 01.11.80. 11.11.80. 11.11.80.
 4. 11.11.80.
 4. 11.11.80.

Рис. № 5. Щитовидная железа эмбрионов свиньи. Формалин, парафин, азип.

1. 45-дневный зародыш. Об. 10, ок. 10. Начало дифференцировки железистой ткани.
2. То же. Об. 90, ок. 20. Формирование фолликула (в центре).
3. 55-дневный плод. Об. 10, ок. 10. Образование долек и массовая дифференциация фолликулов.
4. То же. Об. 90, ок. 20. Фолликулы на различных стадиях развития.
5. Фолликулы в щитовидной железе 90-дневного плода. Об. 90, ок. 20.



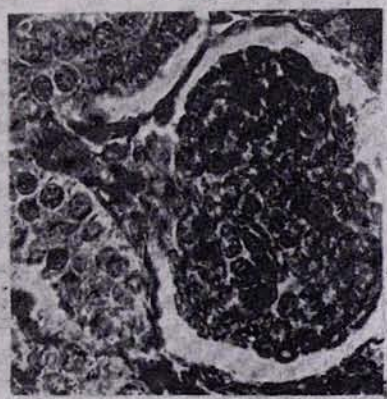
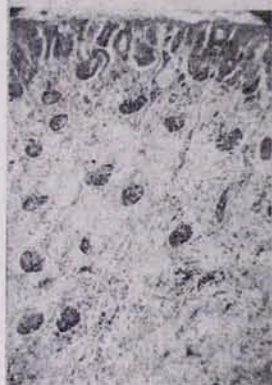
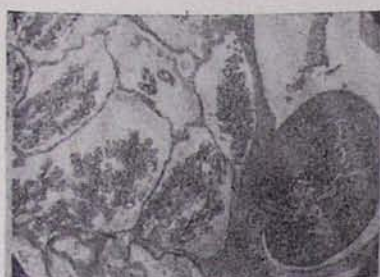


Рис. № 6. 1. Мезонефрос и зачаток дефинитивной почки у 25-дневного зародыша. Об. 20, ок. 5; жидкость Буэна, парафин, молибденово-кислый гематин по Ганзену. Объяснения в тексте.

2. Почка 45-дневного плода. Об. 20, ок. 5; формалин, парафин, азан. Дифференциация Мальпигиевых телец и главных отделов почечных канальцев.

3. Почка 55-дневного плода. Об. 10, ок. 5; формалин, парафин, азан. Образование почечных пирамид.

4. То же. Об. 90, ок. 20; формалин, парафин, азан. Дифференциация клеточных элементов Мальпигиевых телец и главных отделов.

5. Почка однодневного поросенка. Об. 20, ок. 5; формалин, парафин, гематоксилин Ганзена—эозин. Объяснения в тексте.

6. То же. Об. 90 ок. 20; формалин, парафин, азан. Мальпигиево тельце, главные отделы, сосуды.



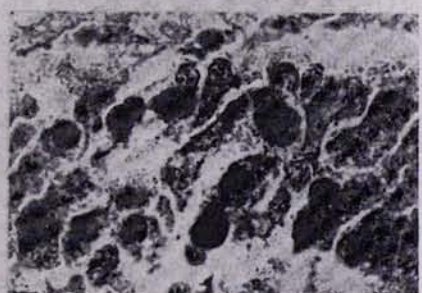
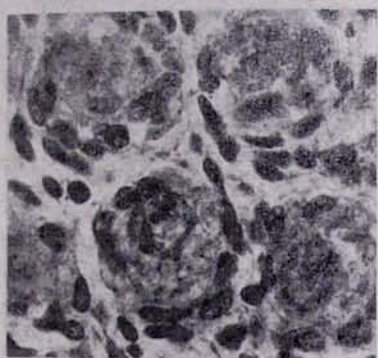
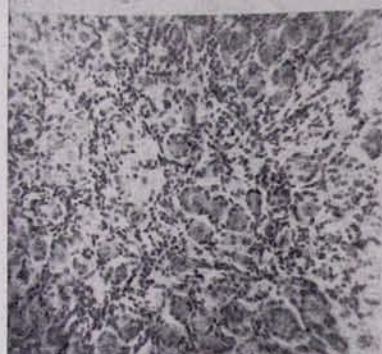
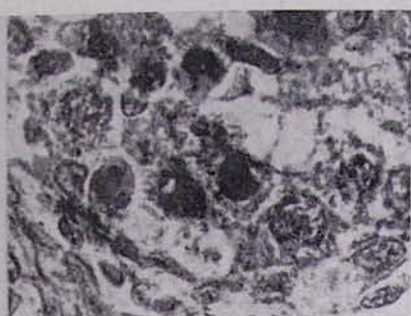


Рис. № 7. 1. Яичник 45-дневного плода. Об. 20, ок. 10; ценкер-формол, парафин, азан. Объяснения в тексте.

2. Яичник 55-дневного плода. Об. 90, ок. 20; жидкость Буэна, парафин, азан. Дифференциация клеточных элементов зачаткового эпителия. Овогонии.

3. Яичник 90-дневного плода. Об. 20, ок. 10; формалин, парафин, гематоксилин Ганзена—эозин. Образование примордиальных фолликулов.

4. То же. Об. 90, ок. 20; жидкость Буэна, парафин, азан. Примордиальные фолликулы.

5. Семенник 45-дневного плода. Об. 10, ок. 20; жидкость Ценкера, парафин, азан. Дифференциация извитых канальцев.

6. Семенник 55-дневного плода. Об. 90, ок. 20; жидкость Ценкера, парафин, азан. Рассеянные интерстициальные клетки, сперматогонии и фолликулярные клетки.

7. Семенник 90-дневного плода. Об. 10, ок. 20; ценкер-формол, парафин, азан. Развитие извитых канальцев.

8. То же. Об. 90, ок. 20. Сперматоциты в просвете канальцев.

собным уже через несколько месяцев продуцировать вполне зрелые яйцевые клетки.

Описанная картина иллюстрируется микрофотографиями (рис. 7).

В процессе развития яичника имеется несколько переломных моментов, связанных со значительными качественными преобразованиями в структуре железы. Однако в отличие от семенника они не сопровождаются какими-либо значительными изменениями в интенсивности ее роста. Интенсивность роста яичников не имеет резких скачков (рис. 3), как это мы могли наблюдать у семенников, и прирост веса их идет более или менее плавно (см. также у Хватова, 1955). Яичники, которые у 65-дневных плодов лишь незначительно уступают в весе семенникам, при рождении оказываются более чем в 6 раз меньше последних (ср. рис. 2 и 3). Интенсивность роста яичников также значительно ниже интенсивности роста семенников. Относительный вес их сильно снижается к моменту рождения оказывается в 10 раз меньшим, чем у 45-дневного плода. Относительный вес семенников за тот же отрезок времени снижается лишь в два раза.

* * *

Заканчивая на этом, необходимо отметить, что развитие индифферентного зачатка гонад протекает на поздних фазах зародышевого развития в тесной связи с дифференцировкой органов выделительной системы. Мужская и женская половые железы дифференцируются в течение плодного периода развития эмбриона свиньи, при этом претерпевая несколько качественных преобразований, свидетельствующих в каждом данном случае о переходе в новую, более высокую степень функциональной зрелости. Интенсивность развития и роста гонад имеет определенные колебания. На ранних стадиях отмечается некоторое отставание в дифференцировке яичника по сравнению с семенником.

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրված է հիպոֆիզի, վահանագեղձի, սեռական գեղձերի և երիկամների հիստոմորֆոլոգիան, խողի սաղմնային զարգացման պրոցեսում:

Հիպոֆիզի և վահանագեղձի հիստոգենեզի ուսումնասիրության արդյունքները վկայում են այն մասին, որ այդ էնդոկրին օրգանների մոտ, էմբրիոգենեզի համեմատաբար վաղ փուլերում, նկատվում է ֆիզիոլոգիական ակտիվության որոշակի մորֆոլոգիական հատկանիշներ: Վահանագեղձի մեջ այդ հատկանիշները ի հայտ են գալիս բնորոշ մորֆոլոգիական դիֆերենցման, կոլոիդ մանր կաթիլների առաջացման (սկզբում ներբջջային, իսկ այնուհետև միջբջջային), տիպիկ ֆուլիկուլների ձևավորման, որոնց էպիթելիումը առաջացնում են նոսրացած և խիստ վակուոլալորված ցիտոպլազմայով բջջեր և այլն: Ներկման հատուկ մեթոդների կիրառումը հնարավորություն ստեղծեց զարգացման վաղ ստադիաներում հայտնաբերել ցիտոֆիզիոլոգիական դիֆերենցման նշաններ, հիպոֆիզի առջևի մասում: Հաստատված է, որ առաջինը դիֆերենցվում

են էոգիւնոֆիլ բջիջները, իսկ քիչ ավելի ուշ հայտնաբերվում են բազոֆիլները: Սակայն մինչ էոգիւնոֆիլների դիֆերենցումը, ի հայտ են գալիս ֆիզիոլոգիական ակտիվութեան հատկանիշներով բջիջներ, բազոֆիլ ներկված ցիտոպլազմայով, որոնք պարունակում են, միանգամայն յուրահատուկ, գլիկոպրոտեինային բնույթի գրանուկներ: Այդ բջիջներին մենք վերագրում ենք նախնական՝ սաղմնային գլխավոր բջիջների շարքին, որոնք օժտված են գրանուլացիայով, որը մի շարք հեղինակների կողմից դիտվում է, որպես գոնադո-և տրեոտրոպ հորմոնների սուբստրատ: Այդ փաստը կարող է գնահատվել, որպես ապացույց հոգուտ սեկրետոր ֆունկցիայի ճանաչման, ոչ միայն քրոմոֆիլ բջիջների, այլև գլխավոր, թեկուզ կյանքի սաղմնային շրջանում:

Սկսած հիպոֆիզի և վահանագեղձի բջիջների յուրահատուկ դիֆերենցման հայտնաբերման մոմենտից ուժեղանում է նրանց ֆիզիոլոգիական ակտիվութեանը ընդհուպ մինչև ծնման մոմենտը, որով և խոզի սաղմը խիստ տարբերվում է ուրիշ հասունածին ողնաշարավորներից: Այդ պրոցեսը իր արտահայտութեամբ է գտնում ոչ միայն նշված գեղձերի հյուսվածաբանական կառուցվածքում, այլև նրանց աճի դինամիկայում:

Խոզի սաղմերի մոտ հիպոֆիզի առջևի մասի զարգացման և վահանագեղձի զարգացման միջև գոյություն ունի որոշակի կորելացիա, ժամանակի տեսակետից, որը թույլ է տալիս ասելու օնտոգենեզի համեմատաբար վաղ էտապում, նրանց միջև ֆունկցիոնալ փոխադարձ հարաբերությունների առկայության հնարավորության մասին:

Երիկամի հիստոգենեզի ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ նախաերիկամի հիմնադրումը և զարգացումը, որպես գործող օրգան խոզի էմբրիոգենեզում նկատվում են զարգացման շատ վաղ փուլերում: Դեֆինիտիվ երիկամի հիմնադրումը և զարգացումը տեղի ունի դեռևս խոզի սաղմնային զարգացման ժամանակաշրջանում, այն ժամանակ, երբ նախաերիկամի ֆունկցիոնալ գործունեությունը հասնում է իր մաքսիմումին:

Դեֆինիտիվ երիկամի գործունեությունը և նախաերիկամի ինվոլուցիան սկսվում են զարգացման անցման փուլի ընթացքում հանդիսանալով պայմանավորող մոմենտներից մեկը, բուն, նոր՝ պտղային ժամանակաշրջանի սկիզբը խոզի սաղմի զարգացման մեջ:

Ամբողջությամբ վերցրած ռեկապիտուլացիայի երևութների անալիզի տեսակետից արտաթորութեան սխեմայի էմբրիոգենեզում երիկամը կրում է մի շարք շատ հետաքրքիր ձևափոխություններ:

Դոնադների ինդիֆերենտ սկզբնակի զարգացումը խոզի մոտ ընթանում է սաղմնային ժամանակաշրջանի ուշ փուլերում, սերտորեն կապված միզարտադրական օրգանների զարգացման հետ:

Արական և իգական սեռական գեղձերը դիֆերենցվում են զարգացման պտղային պարբերում: Զարգացման ընթացքում նրանք անցնում են մի քանի որակական վերակազմություններ, որոնք յուրաքանչյուր տվյալ դեպքում վկայում են նոր, ֆունկցիոնալ հասունության և ավելի բարձր աստիճանի անցման մասին: Իգական և արական սեռական գեղձերի զարգացումն ու աճը ընթանում են ոչ միատեսակ ինտենսիվությամբ, ըստ որում, զարգացման նախնական ստադիաներում նկատվում է իգական սեռական գեղձի որոշ չափով հետ մնալը արականի համեմատությամբ:

ЛИТЕРАТУРА

- Алешин В. В. 1936. Исследование секреторного процесса щитовидной железы. Пробл. эндокринол., 4, 1, 287.
- Быков К. М. 1948. Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме. М.
- Глебина Е. И. 1949. Влияние кратковременного массажа вымени на железистую ткань молочных желез и передней доли гипофиза. Труды ВНИИЖ, 16.
- Дайнеко Л. Н. 1936. Участвует ли передняя доля гипофиза эмбрионов млекопитающих в развитии их генитального аппарата? Бюлл. эксп. биол. и мед., 2, 6, 455.
- Дайнеко Л. Н. 1937. Внутренняя секреция в течение внутриутробной жизни (передняя доля гипофиза, половые железы и щитовидная железа). Дисс. на соиск. уч. степени канд. наук, ВНИИЖ, М.
- Дайнеко Л. Н. 1938. Гормональная активность щитовидной железы у эмбрионов сельскохозяйственных животных. Бюлл. эксп. биол. и мед., 6, 1, 98.
- Заварзин А. А. 1938. Курс гистологии и микроскопической анатомии. М.
- Заварзин А. А. 1954. Руководство по гистологии. М.
- Магакян Ю. А. 1956. Эмбриональный рост и развитие свиней и влияние на них повышенного уровня белкового и витаминного питания маток. Дисс. на соиск. уч. степени канд. наук, ВНИИЖ, М.
- Магакян Ю. А. 1957. Оплодотворение и развитие зародыша свиньи. Труды Арм. НИИЖва и Ветеринарии, 2, 4, Ереван.
- Магакян Ю. А. 1957а. Влияние повышенного уровня белково-витаминного питания супоросных маток на рост внутренних органов плодов. Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, 22.
- Магакян Ю. А. 1960. К вопросу о воздействии измененного питания материнского организма на эмбриогенез потомства. Известия АН АрмССР, биол. науки, 13, 1.
- Магакян Ю. А., Макарян С. Р. 1961. Некоторые особенности эмбриогенеза межродовых гибридов пекинской и мускусной уток. Известия АН АрмССР, биол. науки, 14, 12.
- Магакян Ю. А. 1962. О периодизации развития животных. Сообщение I. Периодизация эмбрионального развития свиньи. Зоолог. сборн. АН АрмССР, 12, 41.
- Матиец М. И. 1952. Особенности развития, обмена веществ и качества продукции при откорме свиней мясного и сального типа. Труды совещ. по биол. основам повышения продукт. ж-ва. Изд. АН СССР.
- Медведева Н. Б. 1946. Экспериментальная эндокринология. Киев.
- Мицкевич М. С. 1950. Время обнаружения тиреотропного действия гипофиза у зародыша человека и некоторых сельскохозяйственных животных. ДАН СССР, 70, 1, 165.
- Мицкевич М. С. 1957. Железы внутренней секреции в зародышевом развитии птиц и млекопитающих. М.
- Павленко С. М. 1938. Яичники (материалы по физиологии). Дисс. на соиск. уч. степени канд. наук. М.
- Пенде Н., 1937. Эндокринология. 1, М.
- Пиетт Е. К. 1923. Элементы гистологии, вып. 1—2, М.
- Пузик В. Н. 1951. Возрастная морфология желез внутренней секреции. М.
- Свечин К. Б. и Админа Е. А. 1950. Некоторые особенности эмбрионального роста внутренних органов овец. Сов. зоотехния, 2, 91.
- Студитский А. Н. 1947. Эндокринные корреляции зародышевого развития высших позвоночных. М.—Л.
- Хватов Б. П. 1955. Строение и физиологические изменения половой системы самок домашних животных. Крымиздат.
- Цондек Б. 1938. Гормоны яичника и передней доли гипофиза. М.
- Allen B. M. 1904. The embryonic development of the ovary and testis of the mammals. Am. J. Anat., 3, 89.

- Allen E. 1926. The ovarian follicular hormone: a study of variations in pig, cow and human ovaries. *Proc. soc. exptl. biol. a. med.*, **23**, 383.
- Aron M. 1929. L'histogenèse de l'hypophyse chez les mammifères. *C. R. Soc. biol., Paris*, **24**, 26.
- Van Bremen V. L., Reger J. F., Cooper W. G. 1956. Observations on the basement membranes in rat kidney. *J. Biophys. a. Biochem. Cytol.*, **2**, 4, part. 2.
- Bremer J. L. 1916. The interrelations of the mesonephros, kidney and placenta in different classes of mammals. *Am. J. Anat.*, **19**, 179.
- Brown F. A. 1950. *Comparative animal Physiology*. Chapt.: Endocrine mechanism. Ed. by C. L. Prosser. Phil.—London.
- Cooper E. R. A. 1925. The histology of the more important human endocrine organs at various ages. Univ. Press, Oxford.
- Corner G. W. 1928. The physiology of the corpus luteum. *Am. J. Physiol.*, **86**, 88.
- Felix W., Büler A. 1906. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. *Hertwig's Handb. etc.*, **3**, 1, 2.
- Harada K. 1954. Histochemical studies of the juxta glomerular apparatus. *Rev. Belge pathol. et med. exptl.*, **23**, 5.
- Herlant M. 1950. Application de la réaction de McManus à l'étude histophysiologique du lobe antérieur de l'hypophyse. *Rev. Canad. Biol.*, **9**, 113.
- Hertwig O. 1899. *Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere*. Berlin.
- Huber G. C. 1905. On the development and shape of uriniferous tubules of certain of the higher mammals. *Am. J. Anat.*, **4**, 1.
- Huettner A. F. 1950. *Fundamentals of comparative embryology of the vertebrates*. N. Y.
- Käppell. 1908. *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Ovarien wildlebenden und gezähnten Wiederkäuern und Schweinen*. Berlin.
- Kupfer M. 1920. *Beitrag zur Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane bei den Säugetiere*. Zürich.
- Li C. L., Evans N. M. 1948. *Chemistry of anterior pituitary hormones*. Hormones, **1**, chapt. 14.
- Loeb L. 1908. Über die Bedeutung des Corpus luteum. *Zeitschr. f. allgem. Pathol.*
- Loeb L. 1923. The mechanism of the sexual cycle, with special reference to the corpus luteum. *Am. J. Anat.*, **32**, 305.
- Marschall F. H. A. 1922. *The Physiology of Reproduction*. Longmans, Green a. Co., London, 16a, 770.
- McCallum J. B. 1902. Notes on the Wolffian body of higher mammals. *Am. J. Anat.*, **1**, 245.
- Moody R. O. 1910. Some features of the histogenesis of the thyroid gland in the pig. *Anat. Rec.*, **4**, 429.
- Nagel W. 1896. *Die weibliche Geschlechtsorgane*. Jena.
- Nelsen O. E. 1953. *Comparative embryology of the vertebrates*. N.—Y., Toronto.
- Nelson W. O. 1930. Histology of the anterior pituitary of the foetal pig with reference to growth and maturity. *Proc. Soc. Exptl. Biol. a. Med.*, **27**, 596.
- Nelson W. O. 1933. Studies on the anterior Hypophysis. I. The development of the hypophysis in the pig (*Sus scrofa*); II. The cytological differentiation in the anterior hypophysis of the foetal pig. *Am. J. Anat.*, **52**, 307.
- Norris E. H. 1946. Anatomical evidence of prenatal function of the human parathyroid glands. *Anat. Rec.*, **96**, 129.
- Patten B. M. 1931. *Early embryology of the chick*. Phil.
- Patten B. M. 1948. *The embryology of the pig*. Phil.
- Patten B. M. 1959. *Эмбриология человека*. Медгиз. М.
- Pearse A. G. 1948. Cytochemistry of the gonadotropic hormones. *Nature*, **162**, 651.
- Philipp E. 1930. Über den Zusammenhang von Histologie und innersekretorische Wirkung des Hypophysenvorderlappens. *Z. f. Gynäkol.*, **54**, 3076.

- Purves H. D., Griesbach W. E. 1951. The site of thyrotrophin and gonadotrophin proction in the rat pituitary studied by McManus-Hotchkis staining for glycoprotein. *Endocrinol.*, **49**, 244.
- Rankin R. M. 1941. Changes in the content of iodine compounds and in the histological structure of the thyroid gland of the pig during fetal life. *Anat. Rec.*, **80**, 123.
- Rumph P., Smith P. E. 1926. The first occurrence of secretory products and a specific structural differentiation in the thyroid and anterior pituitary during the development of the foetus. *Anat. Rec.*, **33**, 289.
- Shumway W., Adamstone F. B. 1954. Introduction to vertebrate embryology. N.-Y., London.
- Sinclair J. 1942. *J. Nutrition*, **23**, 141.
- Smith P. E., Dortzbach C. 1929. The first appearance in the anterior pituitary of the developing pig foetus of detectable amounts of the hormones stimulating ovarian maturity and general body growth. *Anat. Rec.*, **43**, 277.
- Stendler. 1924. Untersuchungen über die Schilddrüse des Schweines in verschiedenen Lebensstadien und unter verschiedenen Lebensbedingungen. Berlin.
- Thomas E. 1926. Innere Secretion in der ersten Lebenszeit. Jena.
- Thomas E. 1933. Innersekretorische Drüsen bei Feten und Kindern. *Hautb. inner. Sekretion*. Herausg. Max Hirsch., **2**, 1921.
- Weinberg E. 1929. A note on the origin and histogenesis of the mesonephric duct in mammals. *Anat. Rec.*, **41**, 373.
- Weiss P. 1939. Principles of development. Ed. H. Holt a. Co., Inc.

