

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

В. Н. ЖЕДЕНОВ

**КОНЕЧНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОБЛАСТИ SINUS VENOSUS СЕРДЦА
ВЫСШИХ ЖИВОТНЫХ В ПРОЦЕССЕ ЕГО РАЗВИТИЯ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 3 IV 1940)

Вопрос о преобразованиях области sinus venosus является одним из самых интересных в онто-филогении сердца и очень важным по конечным результатам протекающих в ней формообразовательных процессов. До сих пор было принято считать, что эти преобразования тождественны хотя бы в принципиальном отношении как для высших животных, так и для человека.

В процессе наших работ по изучению отверстий и клапанных аппаратов сердца нами был использован многочисленный материал: домашних животных (257 сердец), из которых основным объектом служил *Bos taurus*, разных видов диких животных (16 сердец), человека (26 сердец) различного эмбрионального и пост-эмбрионального возраста, а также некоторых рыб, амфибий, рептилий и птиц. Исследования проводились при помощи обычной эмбриологической и анатомической методики, гистологической техники, а также выработанного нами для научно-исследовательских целей особого метода вскрытия сердца.

Область правого предсердия сердца взрослых плацентарных животных и человека, идентичную первичному sinus venosus, начиная с Кейтса (12) принято выделять особо и по примеру Тандлера (18) обозначать как синусную часть предсердия. В латинской терминологии ее часто обозначают как «sinus venosus», что особенно распространено в ветеринарной анатомии (см. ниже). Так как термин «sinus venosus» отображает собой определенное фило-онтогенетического порядка понятие, то механическое применение этого термина по отношению к сердцу взрослых особей высших животных и человека, где синусная область не представляет ясного обособленного образования (особенного у человека) и включает в себя уже совершенно новые данные, на наш взгляд является не совсем удачным. Поэтому в целях разграничения понятий между фило-онтогенетическим sinus venosus и соответствующей ему областью сердца взрослых плацентарных было бы более правильным именовать последний regio sinusalis cordis (s. atrii dextri), т. е. синусной областью сердца (правого предсердия).

Преобразования эмбрионального sinus venosus (s. reuniens) у плацентарных животных и у человека, ведущие к его втягиванию и вхождению в состав правого предсердия, в их начальных стадиях были достаточно хорошо изучены и описаны (6, 4, 5, 15, 16, 2, 7, 19 и др.). Однако эти преобразования согласно нашим данным (10, 11) являются неодинаковыми по их конечным

результатам. У человека этот исторически обусловленный процесс выражен в гораздо более полной степени, чем у животных. Поэтому и форма *regio sinusalis* сердца в его дефинитивной стадии будет у них неодинакова. *Regio sinusalis* взрослого сердца высших животных (домашних и других млекопитающих), как это нами установлено, резко отлична от таковой человека. Если на ранних ступенях развития сердца преобразования *sinus venosus* и были достаточно изучены, то правильных представлений об идентичной ему синусной области сердца взрослых животных все же не было. Так, в ветеринарной анатомии за нее обычно было принято считать ранее уже известный, так называемый Ловеров мешок (особое, мешкообразное расширение *v. cava cran.* при ее впадении в предсердие), присвоив ему наименование «*sinus venosus*» (1, 13, 22 и др.). Только Грау (8), работая с *azygos*-венами, в последнее время несколько отошел от этого мнения.

Мы пришли к убеждению, что синусной областью сердца высших животных, идентичной эмбриональному *sinus venosus*, следует считать весь дорсо-каудальный участок правого предсердия. *Sulcus et crista terminales* соответственно следует считать не только обрамляющими спереди и латерально устье Ловерова мешка, но продолженными далее каудо-вентрально по боковой поверхности предсердия к нижнему краю устья *v. cava caud.** При этом *regio sinusalis* млекопитающих не представляет в своей форме монолитного образования, а подразделена в верхней части значительными *sulcus* (снаружи) и *tuberculum* (свнутри) Loweri на два участка: к р а н и о д о р с а л ь н ы й—*pars cranialis*, выраженный в виде Ловерова мешка (*saccus venosus*, s. Loweri), вбирающий в себя *v. cava cran.*, и к а у д а л ь н ы й—*pars caudalis*, выраженный в виде внешне мало обособленной венозной бухты (*antrum venosum*), вбирающей *v. cava caud.* и *sinus coronarius*. Обе эти части синусной области открываются в собственную часть предсердия почти обособленно друг от друга. Такую форму *regio sinusalis* у животных, не в полной мере слитую с предсердием и, кроме того, подразделенную на два участка, в аспекте эволюции сердца нужно считать более примитивной по сравнению с таковой сердца приматов и особенно человека.

Tuberculum Loweri, у животных обычно хорошо выраженный, представляет результат преобразования так называемой дорсальной *sinus septum* и с эволюционной точки зрения также должен рассматриваться как образование более примитивного порядка по сравнению с *torus Loweri* человека. Следует отметить, что форма Ловерова бугорка у разных видов животных неодинакова: у одних, как, например, у однокопытных, он выражен самостоятельно, у других (жвачные, верблюды) он слит в одно образование с *limbus foraminis ovalis*, наконец, у третьих может занимать промежуточное положение (например, всеядные). Важно указать, что ток крови из *v. cava caud.* в *for. ovale* у животных осуществляется не посредством Евстахиева клапана (как это имеет место у человека) и не посредством Ловерова бугорка, как это полагают некоторые (1, 19, 22), а посредством своеобразного у плодов *limbus'a*, что не одно и то же, так как сам Ловеров бугорок может разделять лишь потоки крови из обеих полых вен (при пассивном его состоянии).

Совершенно неясным оставался до последнего времени вопрос о преобразованиях у животных правого венозного клапана. Со времени Гиса (6), изучившего развитие сердца у человека, создалось мнение о тождественности протекающих здесь преобразовательных процессов и для животных. Дальнейшие исследования Борна (4, 5), а затем Рэзе (15, 16), прово-

* По Моррилу (14) и Гэтци (9) границу синусного участка следует считать проходящей несколько выше самого *crista terminalis*. За примерную периферическую границу синусной области можно принять, как это делают Лобшер и Грау (8), место приращения перикарда.

димые, главным образом, над сердцами животных, несмотря на то, что дали много нового фактического материала, не только не сумели рассеять сложившиеся убеждения, но, наоборот, еще более его закрепили. Это привело к тому, что многие находили (не только у плодов, но и после рождения) Евстахиев и Тебезиев клапаны не только у тех животных, у которых имеются тождественные в той или иной мере образования (плотоядные), но даже и у тех (копытные), у которых совершенно не может наблюдаться ничего подобного (2, 13, 22 и др.). По этому поводу литература полна самыми невероятными утверждениями. Некоторые сдвиги в этом отношении все же сделал Моррил (14), отметив, что у свиней клапан не расщепляется на Евстахиеву и Тебезиеву заслонки. Цитцшман (19), также на примере свиней, говорит, что верхняя часть *valvula venosa dextra* превращается в Евстахиев клапан, который у животных редуцируется.

Мы установили, что у высших животных правый венозный клапан аналогично левому редуцируется и не только не подвержен расщеплению при помощи нижней *sinus septum*, но и вообще не получает никакого вторичного развития своих участков, соответственно Евстахиеву и Тебезиеву клапанам человека. Это становится возможным благодаря тому, что оба эти клапана у животных в процессе развития компенсаторно заменяются другими образованиями, не имеющими место у человека. Так, Евстахиев клапан у них компенсируется *limbus*'ом, Тебезиев же—двумя образованиями: *lamina valvuloidea* и особым венным клапаном. *Lamina valvuloidea* (термин наш) представляет сравнительно массивную, но подвижную заслонку для устья веночного синуса, сформированную дубликатурой, образуемой переходом вентральной стенки *v. cava caud.* в дорзальную стенку *sinus coronarius* (развивается за счет нижней *sinus septum*). Эта заслонка прекрасно выражена по крайней мере у копытных животных. Венный клапан имеет место у копытных животных и располагается при устье *v. cordis media* (сзади его) в латеральном углу устья *sinus coronarius*, куда и открывается вена. Он очень нежен и мал (обычный венный клапан) и развивается независимо от *valvula dextra*. Он чаще всего и вводил в заблуждение, симулируя собой Тебезиев клапан*.

Что касается замечания Гэтци (9) о том, что венозные клапаны у животных не переживают второго этапа эволюции, которую он видит в образовании сетчатости, следует указать, что сетчатость является признаком не эволюции, а, наоборот, инволюции клапанов и возможна только при значительном развитии мембран, что как раз не наблюдается у животных.

В связи с вышеизложенным нетрудно установить филетические корреляции (по Плате) или координации (по Северцову) между развитием Евстахиева и Тебезиева клапанов, с одной стороны, и развитием компенсирующих их образований: *limbus*'а и *lamina valvuloidea*,— с другой. По Северцову (17) это будут обратные морфо-физиологические координации, или динамические координации—по Шмальгаузену (21), спати-функциональные—по Боголюбскому (3). Нужно также полагать наличие прямых координаций (динамической—по Шмальгаузену, контактно-функциональной—по Боголюбскому) у Евстахиева и Тебезиева клапанов между собой (если нет развития Евстахиева клапана, то не наблюдается развитие и Тебезиева клапана)**.

Редукция правого венозного клапана протекает, как правило, позднее по сравнению с таковой левого клапана. У животных же с коротким сроком

* От смешивания нижней *sinus septum* (*lamina valvuloidea*) с Тебезиевым клапаном предостерегали еще Борн и Рэзе.

** Шмальгаузен правильно указывает на необходимость разграничения между «координациями» и «корреляциями» (т. е. взаимозависимостями в процессе индивидуального формообразования), которые им подробно разобраны (20, 21).

плодоношения обратное развитие *valvula venosa* значительно оттягивается на более поздние сроки, а у плотоядных (особенно кошек) переносится даже на длительные сроки постэмбриональной жизни. В некоторых случаях оно так и не завершается полностью, сохраняя в течение всей жизни заметные остатки правого венозного клапа (кошки, отчасти собаки). Это чаще наблюдается в его нижнем (конечном) участке, где мембрана до редукции наиболее развита. Смешивать их с Евстахиевым и Тебезиевым клапанами, как это делают, будет явно ошибочным. Такое перенесение эмбриональных признаков во взрослое состояние (возможное благодаря отрицательной анаболии, по Северцову⁽¹⁷⁾) наблюдалось нами у домашних животных и на других участках сердца* и может быть названо явлением эмбрионализма [о связи его с domestикацией см. (3)].

В эволюционном аспекте *valvula venosa* у плацентарных животных с точки зрения их формы и преобразований по сравнению с таковыми человека сохраняют, безусловно, гораздо более примитивный характер.

На основе всего вышеизложенного следует признать, что область венозного синуса у высших (плацентарных) животных как в самом процессе ее преобразований, так и по конечным их результатам, своеобразна и отличается (сохраняет более примитивный характер) от таковой сердца человека. Это обусловлено своеобразием исторических путей развития животных и человека.

Лаборатория морфологии
кафедры анатомии домашних животных
Чкаловского зооветеринарного института

Поступило
3 IV 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. Акаевский, Систем. анат. дом. животн. Климова, II (1938). ² Р. Боннэ, Основ. эмбриол. дом. животн. (1898). ³ С. Боголюбский, Изв. Акад. Наук, сер. биол., № 2—3 (1936). ⁴ С. Вогн, Anat. Anz., 3 (1888). ⁵ С. Вогн, Arch. mikrosk. Anat., 33 (1889). ⁶ W. His, Anat. menschl. Embryonen, I—III (1880—1885). ⁷ Hochstetter, Hertwig's Handb. vergl. u. exper. Entwickl. Wirbeltiere, III, Abt. II (1906). ⁸ H. Grau, ZS. Anat. u. Entwickl., 100, H. I (1933). ⁹ W. Gätzl, Arch. Anat., Histol., Embr., X, f. 5/6 (1929). ¹⁰ В. Жеденов, Тр. Всесоюз. конфер. молод. учен. в обл. ветеринарии, ВАСХНИЛ (1939). ¹¹ В. Жеденов, Диссерт. (1939). ¹² A. Keith, Journ. Anat. a. Physiol., 37 (1903). ¹³ P. Martin, Lehrb. d. Anat. d. Haustiere, II—III (1915, 1919). ¹⁴ C. Morrill, Amer. Journ. Anat., 20 (1916). ¹⁵ C. Röse, Morph. Jahrb., XV (1889). ¹⁶ C. Röse, Morph. Jahrb., XVI (1890). ¹⁷ А. Северцов, Морфолог. закономерности эволюции (1939). ¹⁸ J. Tandler, Bardeleben's Handb. d. Anat. d. Menschen, III, Abt. 1 (1913). ¹⁹ C. Zietzschmann, Lehrb. d. Entwickl. d. Haustiere, Abt. III (1924). ²⁰ И. Шмальгаузен, Организм как целое (1938). ²¹ И. Шмальгаузен, Пути и закономерн. эволюцион. процесса (1939). ²² W. Ellenberger u. H. Baum, Handb. d. vergl. Anat. d. Haustiere (1932).

* Явление эмбрионализма наблюдается также у домашних животных в ряде мест сосудистой системы (особенно у крупного рогатого скота).