

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

В. Н. ЖЕДЕНОВ

**О КЛАССИФИКАЦИИ ТИПОВ ДОЛЬЧАТОСТИ ЛЕГКИХ
У МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 20 VII 1950)

Образование легкими путем расщепления на определенные лопасти их особых, более или менее постоянных участков, именуемых долями, есть явление, свойственное только млекопитающим. Наиболее характерно, т. е. в полной (типичной) форме, дольчатость легких обычно выражена у высших млекопитающих (в случае отсутствия вторичных ее изменений). Следовательно, дифференцировка легких на доли есть явление, исторически проявляющееся только на определенном уровне развития. Однако у некоторых млекопитающих наблюдается полная или почти полная инволюция дольчатости (вторичные изменения).

Так как знание только числа долей в левом и правом легком является морфологически мало ценным, то нами была прежде всего выяснена обусловленная функцией форма выраженности дольчатости в легких. Было установлено, что дольчатость легких у млекопитающих, несмотря на все ее многообразие, проявляется, в основном, в определенном, закономерном порядке, обусловленном историей развития. Это многообразие зависит от сложности и адаптивных особенностей организации животных, т. е. различных морфо-биологических и функциональных факторов, связанных при акте дыхания в первую очередь с грудной клеткой (ее формой, объемными, топографическими и другими данными, а также ее моторикой).

Такую, полно проявленную, характерную дольчатость мы называем типичной дольчатостью легких. Под последней мы понимаем исторически обусловленную и закономерно установившуюся единую биологическую форму дольчатости для млекопитающих, выражающуюся в наличии определенных по числу, форме и положению более или менее постоянных долей: трех в левом легком и четырех в правом, получивших в силу этого каждая свое определенное наименование (верхушечная, сердечная и диафрагматическая доли в каждом легком и еще посткардиальная в правом). В результате сравнительно-анатомических исследований форм дольчатости у разных млекопитающих нам удалось рассмотреть их в свете единой био-морфологической системы и дать сравнительно-анатомическую классификацию типов дольчатости.

Причинную обусловленность возникновения дольчатости легких следует искать, без сомнения, в характере опорной организации и моторики грудной клетки (и диафрагмы) у разных млекопитающих, установившихся под формативным влиянием акта дыхания при разных условиях существования. Поэтому мы разделяем в основном мнение Б. Домбровского (¹) и Ф. М. Мухамедгалиева (²) о том, что причинным моментом в образовании дольчатости является установление наличия в грудной

клетке двух различных по моторике отделов: стерно-костального и косто-диафрагмального, действующих в более или менее противоположных направлениях и потому как бы разрывающих легкие, особенно снизу, на отдельные подвижные участки.

Историческое развитие явления дольчатости в легких наблюдается у млекопитающих постепенно, начиная с низших, в определенном порядке и выражается у высших в полном (типичном) ее проявлении (в случае отсутствия ее инволюции). Мы различаем всего шесть последовательных ступеней развития формы дольчатости, подтверждаемых ныне существующими представителями млекопитающих, принимая условно за исходную форму первично-недольчатые легкие каких-то еще неизвестных нам *Rhomamalia*.

I ступень. При наличии недольчатого левого легкого в правом обозначается только одна посткардиальная (добавочная) доля в виде его выроста при сохранении недифференцированным или почти недифференцированным (наличие неглубоких выемок) его основного массива (отдельные кенгуру из сумчатых, а именно, гигантский серый кенгуру, отчасти кенгуру Пэрри).

II ступень. При недольчатом левом легком имеется нечеткая и неясная дифференцировка, т. е. начальные фазы разделения правого на обычные три доли при наличии посткардиальной доли в виде выроста (отдельные кенгуру из сумчатых, а именно, красный или гигантский рыжий, некоторые крысы, отчасти кенгуровые крысы или потору).

III ступень. При недольчатом левом легком правое дифференцировано на полное число своих типичных долей: верхушечную, сердечную, диафрагматическую и посткардиальную, которые могут быть выражены по форме или не вполне типично, т. е. неполностью разделенными (однопроходные, отдельные сумчатые: сумчатые барсуки), или более или менее типично, т. е. полностью разделенными (большинство насекомоядных, большинство грызунов) *.

IV ступень. Левое легкое формирует только одну верхушечную долю, правое типично или не вполне типично дольчатое, т. е. содержит обычные четыре доли, выраженные по форме то более четко (опоссумы, отдельные насекомоядные — златокрот), то менее четко (кенгуру Бенетта — вариант I).

V ступень. То же самое, но левое легкое, помимо верхушечной, имеет в остальном нерезкое проявление дольчатости, т. е. не типично дольчатое, благодаря нечеткому выделению сердечной доли (кенгуру Бенетта — вараны, вомбаты).

VI ступень. Оба легкие типично дольчатые, а именно, левое содержит три характерных доли, правое — таких четыре (степень полноты разделенности легких на отдельные доли и их обособленность друг от друга варьируют в зависимости от характера систематических групп или отдельных видов млекопитающих). Эта ступень является конечной для млекопитающих (на данном этапе их развития) и характерна для большинства из них при отсутствии у них резких уклонений к отличным условиям жизни (отдельные насекомоядные, условно отдельные неполно зубые — броненосец, часть грызунов, большинство хищных за исключением стопо- и полустопоходящих, парнокопытные, за исключением мозленигих, отдельные ластоногие: полуобезьяны и обезьяны, кроме гиббонов и антропоморфных).

Можно установить некоторые закономерности в образовании дольчатости легких:

1. Дольчатость начинает вначале проявляться и почти всегда выра-

* Левое легкое на трех начальных ступенях развития иногда также может содержать начальные признаки дифференцировки — одну, реже две, выемки по краю легкого (например, кенгуру Пэрри, потору и др.).

жена в большей степени на правом легком. При инволюции дольчатости она обычно быстрее исчезает, наоборот, на левом легком. Это объясняется возникновением асимметрии в форме и массе легких в результате разного их топографического отношения к асимметрично лежащим: сердцу и левой дуге аорты, каудальной полой вене, тимусу, а у некоторых — также неравномерному куполу диафрагмы.

2. В первую очередь начинает обособляться посткардиальная доля от правого легкого в силу образования серозного кармана между сердцем и диафрагмой (при растянутой грудной клетке у четвероногих сердце не прилежит непосредственно к диафрагме).

3. Дифференцировка обоих, левого и правого, легочных массивов начинается всегда с области их верхушек, что, очевидно, объясняется их особым функциональным и топографическим положением (с этим связан также вопрос о так называемой эпартериальности их бронхов).

4. Все формы начальных и промежуточных ступеней развития дольчатости наблюдаются только у неплацентарных (однопроходные, сумчатые) и сравнительно примитивных форм плацентарных (многие насекомоядные и грызуны).

5. Можно полагать, что у неплацентарных, особенно сумчатых, имеющих промежуточные формы дольчатости, эта дольчатость в пределах вида является еще мало стабильной, о чем свидетельствует наличие существенных вариаций ее формы, относящихся даже к разным ступеням ее развития (например, кенгуру Бенетта, показывающая или IV, или V ступень).

6. Высшие плацентарные, как правило, имеют или законченную типичную дольчатость легких, или могущие нередко наблюдаться ее вторичные изменения. Последние выражаются в двух направлениях: а) в проявлении многочисленных вариантов обычной, типичной дольчатости легких, т. е. различных ее неглубоких видоизменений, или, наоборот, б) в наличии различных фаз ее обратного развития, направленных к редукции дольчатости (ее инволюции) и ведущих к вторично-недольчатым легким, т. е. изменений глубокого характера. Таким образом, типичную дольчатость легких можно рассматривать как исходную форму для всех ее могущих появиться дальнейших, т. е. вторичных, изменений*.

Правильное отличие у млекопитающих вторичных изменений от первичных (образование дольчатости) возможно только путем всестороннего изучения пути и направления эволюционных преобразований легких.

В связи с утверждившимся мнением о второстепенном и подчиненном значении дольчатости легких и о ведущем значении бронхиального дерева основное внимание исследователей было обращено на это последнее, так как в области верхушек складываются особые отношения их бронхов с главными артериальными стволами легких. В силу этого весь вопрос о путях эволюции легких фактически сводился в выяснению путей, способов и причин возникновения так называемой эпартериальности верхушечных бронхов и их асимметрии, причем дольчатость легких оставлялась в стороне^(3, 5). Несомненно, что это представление, если и не является неверным, то, по крайней мере, чрезвычайно односторонне. Еще В. Шимкевич⁽⁴⁾ предостерегал против излишней переоценки значения эпартериальности.

Маркус⁽⁶⁾ дал свою классификацию пятиступенчатой эволюции легких у млекопитающих по их дольчатости. Однако он допустил много неточностей общего и фактического порядка, в результате чего предложен-

* Это не исключает в то же время возможности возникновения при известных условиях (резкая специализация) дефинитивных форм вторично-недольчатых легких у тех или других млекопитающих от каких-либо промежуточных форм развития дольчатости их примитивных предков (возможно, у подземнороющих насекомоядных, висящих неполнозубых и др.).

ная им схема страдает многими существенными недостатками и не может считаться в настоящее время удовлетворительной.

Большую ценность приобретает изучение формы дольчатости легких человека и узконосых обезьян, а также, конечно, и антропоморфов. Интересно, что среди наблюдаемых нами вариантов дольчатости легких у человека можно выделить некоторые ведущие, исторически закономерно обусловленные варианты, которые, с одной стороны, приближаются к исходным формам (трехдолевое левое легкое, наличие посткардиальной доли), а с другой — могут с некоторой долей вероятности рассматриваться как прогрессивные (бипатерально-двудолевые легкие).

Одесский сельскохозяйственный институт и
Институт нормальной и патологической морфологии
Академии медицинских наук СССР

Поступило
5 VII 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Б. Домбровский, Zs. Anat. u. Entwickl.-gesch., 89, N. 3 (1929). ² Ф. М. Мухамедгалиев, Тез. докл. на научно-метод. конфер. анат., гистол. и эмбриол.-зоо-вет. и сельхоз. вузов, М., 1948. ³ М. Сирор, Журн. для усовершен. врачей, № 4 (1925). ⁴ В. Шимкевич, Курс сравнительной анатомии позвоночных животных, 1922. ⁵ G. S. Huntington, Am. Journ. Anat., 27 (1920). ⁶ H. Magcs, Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, Bolk-Lubosch., 3, Berlin u. Wien, 1937.