

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

В. Н. ЖЕДЕНОВ

**ФОРМИРОВАНИЕ ДОЛЕВОГО РАЗДЕЛЕНИЯ ЛЕГКИХ  
В ОНТОГЕНЕЗЕ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЧЕЛОВЕКА  
В СВЕТЕ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ**

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 31 VII 1952)

В целях изучения мезодермального формирования легких в процессе их эмбрионального развития мы провели исследования над ранними эмбрионами ряда млекопитающих: крупного рогатого скота, овец, свиней, собак, морской свинки, а также человека, при помощи бинокулярных луп\*.

В результате этих исследований установлено следующее. Первоначально (у собак — при длине 4 мм) оба легких представлены лишь весьма незначительными, парными, пузырьковидными образованиями мезодермального характера. Они вскоре превращаются в парные гладкие, вытянутые, паренхиматозные тела (правое заметное больше) без признаков их подразделения (морская свинка — 8 мм). Эта исходная стадия представляет первичную мезодермальную закладку легких, содержащую в себе начальную фазу бронхиально-эпителиального ветвления.

В дальнейшем, уже на ранних стадиях развития (у крупного рогатого скота — при длине 17 мм, овец — 13 мм, свиней — 15 мм), оба подобных легких являются подразделенными на лопасти, в числе и по форме соответствующих в общем как бы обычной дольчатости, т. е. левое делится на 3 лопасти, правое — на 4.

Перед этим вначале (у крупного рогатого скота — при длине 13,5 мм, у свиней — 12 мм, у собак — 7 мм) уже наблюдается разделение левого легкого, но однако только на две части: большую — каудальную (закладка диафрагматической доли) и меньшую — краниальную, подразделяющуюся несколько позднее в свою очередь на закладки двух долей: верхушечной и сердечной. Последние иногда могут в порядке индивидуальных вариаций полностью друг от друга не отделяться (у человека — обычно, у рогатого скота и свиней — часто, у собак — в виде исключения), соответственно их положению у взрослых\*\*.

\* В работе принимали участие С. С. Бигдан, в изучении эмбрионов свиней и В. П. Лукьянова в изучении эмбрионов собак.

Исследуемый материал состоял из многочисленных эмбрионов: человека, начиная с 2,5 мм затылочно-копчиковой длины, крупного рогатого скота, начиная с 13,5 мм длины, овец — с 10,5 мм длины, свиней — с 12 мм длины, собак — с 4 мм длины, морских свинок — с 8 мм длины.

Литературные данные прежних исследователей<sup>(2-10)</sup> обычно посвящены лишь энтодермальному образованию легких (их бронхиально-эпителиальному ветвлению), игнорируя, как правило, мезодермальное формирование.

\*\* У крупного рогатого скота и овец уже на этой стадии правая верхушечная доля является частично подразделенной на две ее лопасти (краниальную и каудальную). Рисунки, приведенные Гельмманом<sup>(8)</sup>, по крупному рогатому скоту не точны.

На еще более ранней фазе (у овец — при длине 10,5 мм) левое легкое является почти целым (его подразделение еще только намечено), в правом же наблюдается процесс начального формирования его основных трех долей: верхушечная лопасть уже выделена, сердечная же, хотя ясно и намечена, но еще не выделена от диафрагматической, засердечной лопасти совсем еще нет\*. Таким образом, процесс формирования первых двух краниальных долей слева и справа не идентичен. Это первоначальное подразделение гладких с поверхности, мезодермальных легких вначале не является сквозным и они представляются сплошными по тупому их краю (лопасти — как прототипы долей). Легкие на этой стадии развития по размерам относительно весьма малы, правое заметно больше левого.

Такая начальная стадия формирования зачаточных долей легких (их закладка) является и с х о д н о й в развитии их дольчатости, так как вскоре наступают преобразования, носящие промежуточный (временный) характер.

Первая фаза временных преобразований легких заключается в том, что в связи с их бурным ростом в это время, сопровождаемым весьма интенсивным развитием бронхиально-эпителиальных почек внутри долей, наружная поверхность легких покрывается особыми крупными выбуханиями в виде шарообразных, резко выраженных, выпуклостей (у крупного рогатого скота — начиная с 17 мм длины, у овец — 14 мм, у свиней — с 15 мм, у человека — с 14 мм выбухания развиты уже очень хорошо). Поэтому эту фазу мы называем ф а з о й л е г о ч н ы х в ы б у х а н и й. Эти выбухания появляются прежде всего, и главным образом, в краниальных, расширенных, участках диафрагматических долей и сначала немногочисленные (<sup>2-3</sup>); каудальный же — заостренный, особенно быстро растущий, конец этих долей вначале остается обычно гладким. Выбухания особенно рельефны у овец\*\*.

Очень быстро эти легочные выбухания, в результате бурно развивающегося процесса деления и роста (дифференцировки) бронхиально-эпителиальных почек (центры роста), значительно увеличиваются в своем числе, относительно уменьшаясь в величине, и выполняют все доли легких. Затем выбухания в связи с их изменением постепенно теряют свой рельеф и поверхность легких сглаживается, будучи уже покрытой как бы крупными грануляциями (подфаза легочных грануляций). Лопастей легких в этой фазе уже полностью обособлены друг от друга (превращаются в собственно доли).

В фазе легочных выбуханий особенно выделяются выступающие углом, кранио-дорсальные концы диафрагматических долей. Они содержат очень крупную, выделяющуюся выпуклость овальной (у человека округлой) формы, особенно выступающую у человека, которая в дальнейшем, в результате ее подразделения на более мелкие множественные, формирует особый участок, выделенный в виде припухлости от остальной массы. У некоторых млекопитающих, а именно у собак, а также у человека, этот участок после фазы легочных выбуханий совершенно отделяется особо, обособляясь (полностью или почти полностью) глубокой щелью в виде самостоятельной дольки, которую можно назвать *lobus dorsalis accessorius* (соответствует прежней — *lobus posterior*). Эту фазу мы обозначаем как ф а з у ф о р м и р о в а н и я д о р с а л ь н о й д о л и. Она протекает довольно рано у человека (при длине в 25 мм долька уже слита) и сравнительно поздно у собак (ее обособление начинается при длине около

\* У человека также как бы возникает непарная засердечная лопасть (вернее — выпячивание), которая заметна еще в фазе легочных выбуханий.

\*\* Приведенные Ближнянской (2, 5), рисунки легких человека, при длине около 13 мм, не точны и не могут служить критерием мезодермального развития легких этого периода.

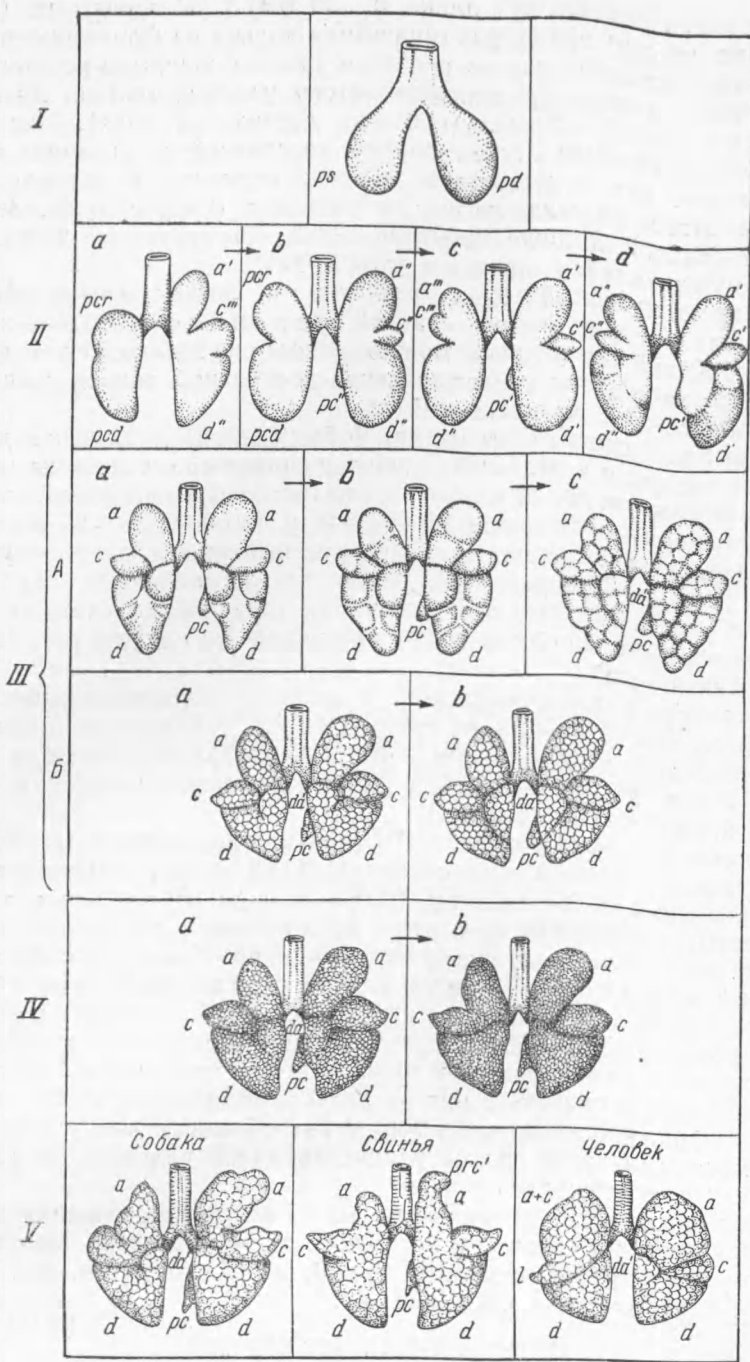


Рис. 1. Схема образования долевого разделения легких в онтогенезе у млекопитающих (вид на легкие дорсально в распластанном положении). I—стадии формирования первичных мезодермальных легочных мешков (исходная стадия); II—стадия формирования исходной дольчатости (начальная дольчатость — закладка долей); III—стадия образования первичной дольчатости (промежуточная дольчатость); A — фаза развития легочных вбуханий B — фаза образования дорсальной доли, IV — стадия образования вторичной — типичной дольчатости (дефинитивная дольчатость); V—стадия образования конечной дольчатости (вторичные — специальные преобразования типичной дольчатости в разных направлениях) Примеры. *a* — верхушечные доли (левого и правого легкого); *c* — сердечные доли; *d* — диафрагматические доли; *pc* — засердечная (добавочная) доля правого легкого; *pcr* — предсердечная лопасть правой верхушки; *l* — язычок левого легкого (остаток свободного конца редуцированной сердечной доли); *da* — дорсальная добавочная доля (левого и правого легкого); *a'* или *c'* и т. д. обозначают приближенные прототипы (закладки) соответствующих долей *a''* или *c''* и т. д. обозначают отдаленные прототипы соответствующих долей; *a'''* или *c'''* и т. д. обозначают начальное выделение соответствующих долей; *pc* и *pd* — левый и правый первичные легочные мешки (мезодермальные закладки легких); *pcr* — краниальная часть первичного легкого; *pcd* — каудальная его часть; *a + c* обозначает слияние соответствующих долей. Пунктиром показано плевроальное сращение долей; желобок указывает на начальный процесс выделения (обозначения) долей

35 мм и заканчивается при длине 46—49 мм)\*. У копытных (рогатый скот, овцы, свиньи) эта сверхкомплектная долька не формируется как таковая, но все же наблюдается, особенно у овец и крупного рогатого скота, выделенность в виде припухлости этого участка, обычно лучше проявляемое с правой стороны (прототип дорсальной доли). Провизорное развитие в онтогенезе легких парной дорсальной доли имеет большое значение, так как подтверждает самостоятельность в аспекте истории развития этого участка легких у взрослых (вопрос о симметричной четырехзональной и даже четырехдолевой (?) структуре легких в медицине, нуждающийся однако в уточнении).

Этот промежуточный цикл развития в легких сверхкомплектной парной доли следует считать стадией первичной дольчатости легких. К ней же условно можно отнести и переходящую фазу легочных выбуханий, так как отщепление дорсальной дольки следует рассматривать как ее завершающий этап.

Вскоре после своего образования (обособления) дорсальная долька у собак, так же как и у человека, начинает сливаться с основным массивом диафрагматических долей и обычно (но не всегда) совершенно элиминируется (у собак — при длине 54—58 мм, у человека — к 25 мм длины). Теперь легкие приобретают свой характерный вид, т. е. типичную дольчатость (слева — 3, справа — 4, полностью обособленные, характерные по форме доли). Эта стадия образования типичной дольчатости является, таким образом, по ее характеру вторичной (ее следует рассматривать как дефинитивную).

У некоторых млекопитающих, в порядке индивидуальных вариаций, дорсальная доля или ее следы могут сохраняться пожизненно, будучи особенно выраженными в молодом возрасте (часто и резко у собак и львов, довольно часто и резко у человека, изредка и слабо у обезьян, кошек, кроликов и др.).

Как нами уже было показано (1), типичная дольчатость легких многих млекопитающих, в связи с их специализацией может подвергаться еще окончательным преобразованиям (вторичным по отношению к типичной дольчатости), в большинстве случаев приводящим у них к частичной или полной ее инволюции (редукции). Эту стадию преобразований мы именуем стадией конечных (специализированных) преобразований дольчатости легких (не обязательна).

Эти преобразования обычно протекают на поздних этапах эмбрионального развития и даже после рождения. Иногда, частично или полностью, могут наступать и раньше, а иногда долевого разделение может не проявляться совершенно, как, например, у китообразных или у лошади (9). Таким образом, явление рекапитуляции типичной дольчатости может нарушаться и даже выпадать совсем.

На основании всего изложенного выше, все преобразования долевого разделения легких в онтогенезе у высших млекопитающих можно представить в виде разработанной нами единой общей схемы (см. рис. 1).

Одесский сельскохозяйственный институт

Поступило  
10 VII 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 В. Н. Жеденов, ДАН, 74, № 2 (1950); 77, № 5 (1951); 81, № 4 (1951); Зоологич. журн., 31, в 1 (1952). 2 G. Blisnianskaja, Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Lungen, Dissert., Zürich, 1904. 3 R. Boeckh, Morph. Jahrb., 48, H. 3 (1914). 4 I. Broman, Die Entwicklung des Menschen vor der Geburt, 1927. 5 O. Grosser, Manual of Human Embryology, 2, 1912. 6 I. M. Flint, Anat. Anz., 29 (1906). 7 R. Heiss, *ibid.*, 56 (1923). 8 G. Hjelmman, Morph. Jahrb., 84, H. 4 (1940). 9 A. Vitums, Acta Universitatis Latviensis Veterinarmedicines Facultates, 1, 3 (1936). 10 O. Zietzschmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere, 1924.

\* Приведенные Броманом (4) рисунки этой дольки при длине 14 мм, а также вообще долей легких у человека до длины в 20 мм не точны и нуждаются в коррективах.