

УДК 591.3

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСНОВЫ ОРГАНОГЕНЕЗА ЧЕЛОВЕКА: НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МЕХАНИКИ РАЗВИТИЯ

Петренко В.М.

Санкт-Петербург, e-mail: deptanatomy@hotmail.com

В эволюции функциональная активность органов детерминирует адекватный их морфогенез и топографию, в т.ч. путем изменения роста органов, что закрепляется в онтогенезе естественным отбором. Естественный отбор – многофакторный процесс. Поэтому объем и форма разных отделов толстой кишки, например, зависят не только от «грубости» пищи, но и от степени развития мускулатуры самого органа и стенок брюшной полости, подвижности животного. Отсюда вытекает формула эволюционных основ механики органогенеза: индивидуальная структура ↔ функция ↔ филогенетическая структура / онтогенез ↔ эволюция. Переходы в цепи формулы означают преобразования организма в эволюционной цепи онтогенезов на основе сопряжения структуры и функции, через разные формы взаимодействий, корреляций и координаций. Топографические координации как форма морфогенетических корреляций играют важную роль в органогенезе: прямые механические взаимодействия органов определяют становление их дефинитивных анатомо-топографических взаимоотношений на основе неравномерного роста, в т.ч. стенок полостей тела как лимитирующего фактора емкости.

Ключевые слова: человек, органогенез, механика, эволюция

EVOLUTIONARY BASES OF HUMAN ORGANOGENESIS: SOME ASPECTS OF MECHANICS OF THE DEVELOPMENT

Petrenko V.M.

St.-Petersburg, e-mail: deptanatomy@hotmail.com

In evolution functional activity of organs determines corresponding their morphogenesis and topography, by means of changing of growth of organs too, that is fixed in ontogenesis by means of natural selection. Natural selection is polyfactor process. Thus volume and shape of different parts of large intestine, for example, depend do not only from «coarseness» of food, but from degree of development of muscles of the organ and walls of abdominal cavity, mobility of animal. Hence it follows formula of evolutionary bases of mechanics of organogenesis: individual structure ↔ function ↔ philogenetic structure / ontogenesis ↔ evolution. Transfers in chain of the formula mean transformations of organism in evolutionary line of ontogeneses on the base of conjugation of structure and function, through different forms of interactions, correlations and coordinations. Topographic coordinations as form of morphogenetic correlations play important role in organogenesis: direct mechanic interactions of organs determine formation of their definitive anatomotopographic relations on the base of uneven growth, including walls of cavity of body as limiting factor of capacity.

Keywords: man, organogenesis, mechanics, evolution

Орган занимает центральное место в анатомических исследованиях. Орган – вполне автономная часть тела индивида. Но изучать орган следует в неразрывной связи с его функцией как часть целого организма. Органогенез выделяется как важный этап онтогенеза, но также протекает в эволюции, что и неудивительно: онтогенез является частью эволюции (эволюция как цепь онтогенезов). Чаще всего проводят исследование развития одного, отдельно взятого органа, причем далеко не всегда с (полноценным) учетом его связей с окружающими органами. Между тем не только в эволюции, но и в онтогенезе меняются не отдельные органы, а целые организмы во всех своих частях. Орган в составе организма, изменяющегося адекватно изменениям окружающей среды, изменяется координировано с изменениями других органов: адаптация (непрерывное приспособление) организма к меняющейся среде сопровождается, согласно И.И. Шмальгаузену, коа-

даптация (взаимными приспособлениями) его органов [13]. Но вот вопрос: каким образом это происходит?

Механика развития: определение и значение

Развитие – процесс становления органических форм. Различают два основных его вида: 1) онтогенез – индивидуальное развитие, т.е. процесс становления отдельной особи, что является предметом исследований возрастной анатомии (морфологии развития), эмбриологии в частности; 2) филогенез – процесс становления вида, с которым имеет дело сравнительная анатомия [13].

Органическая форма не остается постоянной во времени. С одной стороны, происходит трансиндивидуальное изменение формы, т.е. эволюция, с другой стороны – закономерное изменение формы в пределах каждого онтогенеза. Причинное изучение органической формы как процесса в пределах онтогенеза называют механикой разви-

тия. Она принадлежит к морфологическим наукам, поскольку ее объектом является форма, но по методам и по подходу к форме примыкает к физиологии. Объектом исследований механики развития являются не зародыши и их физиология как таковые, но формативные процессы, или морфогенезы, в самом широком смысле, физиология формы [11].

Механика развития исследует морфогенетические корреляции, т.е. взаимодействия органов (и их зачатков в эмбриогенезе) при их непосредственном контакте путем передачи веществ (гуморальная связь), которые определяют общее устройство организма в процессе его развития [14]. Морфогенетические корреляции или соотношения органов, в т.ч. в их величине и расположении, обусловленные взаимозависимостями эмбриональных процессов, включают топографические соотношения органов в онтогенезе [13] и передачу веществ [15]. Согласно И.И. Шмальгаузену, морфогенетические корреляции есть результат реализации наследственной информации в данных конкретных условиях среды обитания (развития) организма. Изменение генофонда (путем накопления мутаций) приводит к изменению корреляционного аппарата развития организма. Консерватизм корреляционного аппарата как производного наследственной информации обеспечивает морфогенез фенотипа, адекватный существующему генотипу. Естественный отбор определяет адекватность фенотипа среде обитания и, таким образом, сохраняются организмы с (наиболее) жизнеспособными генотипами. Реализация наследственной информации происходит путем взаимодействия органов и других структур формирующегося (функционирующего) организма. Формы таких взаимодействий весьма различны – от более простых (координаций) до более сложных (корреляций). Топографические координации (положения) определяют пространственные взаимоотношения органов, в т.ч. путем механических контактов соседних органов. Морфогенетические корреляции допускают еще обмен информацией между органами путем передачи веществ (гуморальные связи, в т.ч. химические). Эргонтические корреляции так или иначе сводятся к трофическим и информационным связям (нервным, гуморальным, включая гормональные). Но именно благодаря эргонтическим корреляциям осуществляется детализация устройства организма и его частей, в т.ч. созревание в процессе их развития, в процессе реализации дефинитивных функций (функционирования дефинитивных органов) [13, 14, 17], что характерно

для фетального и, особенно, постнатального периодов онтогенеза человека, когда на первый план выходят тканевые изменения в строении органов. В эмбриональном, прежде всего, и раннем фетальном периодах онтогенеза человека более ярко проявляются формообразование и топографические изменения закладок органов на основе их неравномерного роста. Пространственные взаимоотношения органов без функциональной связи в эволюции (топографические координации), в т.ч. путем прямых механических контактов соседних органов, базируются на морфогенетических корреляциях [13]. Закладка органов начинается с индукционных взаимодействий тканевых зачатков [11], при которых, по мнению Дж. Иберта [2], «ткани остаются в тесном контакте таким способом и так долго, сколь это необходимо для обмена веществами или для их взаимодействия». Полагаю, что полное разделение корреляций и координаций как онтогенетических и эволюционных форм межорганных взаимодействий искусственно и нецелесообразно. Для понимания механики развития нужно исследовать все формы взаимодействий частей организма. Корреляции есть результат реализации наследственной информации в данных конкретных условиях обитания (развития) организма. Я предлагаю различать разные виды морфогенетических корреляций, в т.ч. топографические координации на основе неравномерного роста органов и индукционные взаимодействия с передачей вещества. Последние невозможны без прямых механических контактов (тканей), присущих топографическим координациям органов.

Эволюция животных и эволюция взглядов на ее механику

Согласно Ч. Дарвину [1], естественный отбор действует исключительно посредством накопления незначительных последовательных благоприятных изменений, поэтому не может производить значительных и внезапных превращений, а продвигается только короткими и медленными шагами. Окружающий нас мир, писал Ч. Дарвин, был создан благодаря законам, действующим и теперь – это рост и воспроизведение; наследственность, почти необходимо вытекающая из воспроизведения; изменчивость, зависящая от прямого или косвенного действия условий жизни или от упражнения и неупражнения; прогрессия размножения, столь высокая, что приводит к борьбе за жизнь и к ее последствию – естественному отбору, влекущему за собой расхождение признаков и вымирание менее совершенных

форм. Если быть кратким, естественный отбор накапливает изменения, возникшие в живом мире под влиянием окружающей среды, условий обитания, путем упражнения или неупражнения. А это повторение эволюции по Ж.Б. Ламарку, хотя, конечно, с очень важными дополнениями, уточнениями и разъяснениями. Но главное в эволюции живых существ по Ч. Дарвину – это среда обитания и ее изменения, которые вызывают изменения организмов.

Ж. Ламарк [3] рассматривал этот же процесс с «колокольни» организмов: изменяющиеся условия обитания → изменяющиеся потребности и привычки → развитие способностей путем упражнений → адекватное изменение строения → передача по наследству возникших изменений в строении. С позиций И.И. Шмальгаузена [16], у Ж. Ламарка эволюция животных происходит по типу приспособительных модификаций (морфологических адаптаций) к изменениям среды, которая осуществляет стабилизирующий естественный отбор. Ж. Ламарк описывает эволюцию организмов как результат их взаимодействия с окружающей средой путем (не)упражнения органов, что и приводит к изменениям в строении организма, которые затем передаются по наследству, а не как механизм реализации наследственных изменений (генофонда), уже возникших под влиянием изменившейся среды обитания, опуская борьбу за существование предшественников рассматриваемых животных, в т.ч. за пищу. Однако новые виды, по И.И. Шмальгаузену, возникают первоначально в результате действия дизруптивной формы естественного отбора, она затем переходит в стабилизирующую форму адекватно состоянию среды (меняющаяся → постоянная). Таким образом, вероятно, возникают и разные виды грызунов с разными типами питания и подвижностью, чему соответствуют видовые особенности строения их органов пищеварения и скелетной мускулатуры [10].

Эволюционной цепи Ж. Ламарка, думаю, недостает следующих звеньев:

1) основы для развития новых способностей,

1а) конечно, возможна морфологическая адаптация животного и его органов, но до известных пределов (генофонда),

1б) пределы нормы генетической реакции невелики и только их превышение может обеспечить адаптацию к значительным изменениям среды обитания, к которой адаптированы и фенотип, и генотип индивида;

1в) такое превышение обеспечивают не большие мутации, накопление которых соз-

дает основу морфологических адаптаций к качественно новой среде обитания. О таких мутациях как модификаторах писал И.И. Шмальгаузен [16];

2) механизма передачи по наследству возникших изменений в строении,

2а) новая генетическая информация существует в новом генофонде индивида, изменившемся благодаря выше указанным небольшим мутациям (1в). Ее реализация на этапе развития новых способностей индивида описывается как биохимическая дифференциация (→ ультраструктурные изменения) и детерминация морфологической дифференциации;

2б) изменение генофонда (путем накопления мутаций) приводит к изменению корреляционного аппарата развития организма. Консерватизм корреляционного аппарата как производного наследственной информации обеспечивает морфогенез фенотипа, адекватный существующему генотипу. Естественный отбор определяет адекватность фенотипа среде обитания, сохраняя организмы с (наиболее) жизнеспособными генотипами.

Морфологические адаптации в органогенезе

Сравнительно-морфологический метод исследования давно используется в области механики развития [3, 10, 12, 13]. Сравнительная анатомия имеет дело с филогенетическим развитием, т.е. с процессом становления вида [13]. Вне филогенетического плана не может быть понята конкретная организация всего формообразования [17]. В основе эволюции находятся рост и воспроизведение, наследственность и изменчивость, зависящая от условий жизни и упражнения или неупражнения [1]. Анализируя результаты собственных сравнительно-анатомических исследований млекопитающих, я нахожусь в положении Ж. Ламарка, наблюдавшего видимую часть айсберга эволюции. Но, в отличие от Ж. Ламарка, я провожу такой анализ со знанием механизмов эволюции по И.И. Шмальгаузену (невидимый базис айсберга, погруженный в генетику и экологию). Эволюция животных происходит по типу приспособительных модификаций (морфологических адаптаций) к изменениям окружающей среды, которая осуществляет стабилизирующий естественный отбор [16]: функциональные изменения (упражнения / неупражнения Ж. Ламарка) имеют, по мнению И.И. Шмальгаузена, руководящее значение и определяют путь эволюции. Исходя из этого, я провожу разноплановые сравнительно-морфологические исследо-

вания органогенеза (www.famous-scientists.ru/1251/ – Петренко Валерий Михайлович – перечень публикаций).

Сравнительно-анатомические (человек / грызуны: белая крыса / дегу / морская свинка) и сравнительно-эмбриологические исследования (человек / свинья / овца / белая крыса / домашняя курица) позволили мне обстоятельнее обосновать механизмы органогенеза у человека [10], которые я изучал ранее [4-7, 9, 10]. Считаю, что в основе механики развития органов лежат их неравномерный рост и топографические координации, изменения топографических координаций, их переход в иные формы корреляций. Подобное происходит уже на этапах бластогенеза и гастрюляции, а в период органогенеза – в процессе закладки и дальнего морфогенеза лимфатических мешков и узлов [5, 9, 10].

Я изучал, в частности, значение для эмбрионального органогенеза соотносительного объема соседних органов (как отражения соотношения интенсивности / темпа их роста ~ градиент морфогенетического давления), в т.ч. в аспекте видовых особенностей межоргановых взаимодействий. Выяснилось, что роль главного организатора эмбрионального органогенеза в брюшной полости играет печень в связи с ее интенсивным ростом. Печень доминирует у человека с 4-й по 9-ю нед (у свиньи и овцы ≈ 3-5-я нед, у крысы ≈ 13-17 сут) эмбриогенеза, когда ее относительные размеры наиболее значительны. Принципиальную схему механики органогенеза в брюшной полости можно представить в виде формулы: печень ↔ остальные органы. Такое положение печени в органогенезе у плацентарных млекопитающих можно связать с тем, что она служит центром кроветворения их эмбрионов. Желточный мешок у этих животных обычно мал и рано редуцируется. У птиц и еще больше у рептилий желточный мешок редуцируется гораздо позднее, что задерживает вправление физиологической пупочной грыжи в брюшную полость зародыша. С этим можно связать отсутствие у птиц и рептилий вторичных сращений брюшины. У белой крысы полностью отсутствуют дорсальные вторичные сращения брюшины, что коррелирует с замедленным уменьшением размеров печени относительно емкости брюшной полости у плода крысы (по сравнению с человеком). Особенно сильно на этот процесс влияет рост дорсальных, ретропортальных отделов печени у крысы – вплоть до «удвоения» печени. Эти ее отделы «отодвигают» желудок, двенадцатиперстную

кишку и поджелудочную железу от дорсальной брюшной стенки крысы с сохранением подвижности корня дорсальной брыжейки. Поворот первичной кишечной петли в эмбриогенезе крысы замедлен с редукцией и выпадением ряда ее этапов. У свиньи печень растет примерно как у человека, но у свиных эмбрионов более крупные и медленнее дегенерирующие мезонефросы тормозят «восхождение» в брюшную полость тазовых почек и постренального отдела задней полой вены, способствуют образованию более крупных, чем у эмбрионов человека, краниального и (особенно) каудального интерсубкардинальных венозных анастомозов. У куриного эмбриона печень относительно небольшая, поскольку у него преобладает желточное кроветворение, но мезонефросы дегенерируют медленно, а почки сохраняют тазовое положение, поэтому постренальный отдел задней полой вены вообще не формируется. Вероятно, описанные видовые и классовые особенности эмбрионов относятся к ценогенезам.

У зародышей человека и указанных животных течение органогенеза в брюшной полости определяется в первую очередь особенностями роста и меняющимся соотношением объемов печени и кишечника. У зрелых особей грызунов я обнаружил «обратные» соотношения печени и толстой кишки: всеядная и подвижная крыса – самая крупная печень, наименьшие толстая кишка в целом и слепая кишка в ее составе; малоподвижная растительноядная морская свинка – печень меньше, чем у крысы, огромная слепая кишка и множество петель ободочной кишки, восходящей (2, как у крысы, но гораздо выраженнее) и поперечной (1-5); растительноядная, но очень подвижная дегу – наименьшая печень и промежуточная по размерам слепая кишка (но гораздо ближе к морской свинке), множество петель ободочной кишки, восходящей (3) и поперечной (1, как у крысы). У морской свинки соотносительный рост (объем) правой и левой долей печени коррелирует с вариантами положения и строения (определяет морфогенез) восходящей ободочной и двенадцатиперстной кишки. Адекватные видовые особенности развития эмбрионов у грызунов относятся скорее к филэмбриогенезам, которые реализуются преимущественно по типу анаболий.

Заключение

Согласно И.И. Шмальгаузену, развитие органа невозможно понять без знания его эволюционных основ. Орган следует изучать как часть целого организма в не-

разрывной связи с функцией [13]. В эволюции, вероятно, функциональная активность органов под нагрузкой, например, пищевой и / или двигательной, точнее – их перегрузкой, детерминирует адекватные морфогенез и становление топографии органов путем изменения их роста, абсолютного и относительного, что в онтогенезе закрепляется естественным отбором путем изменения генофонда индивида. Естественный отбор – многофакторный процесс. Поэтому объем (→ форма) разных отделов толстой кишки, например, зависит не только от «грубости» пищи, но и от степени развития мускулатуры (самого органа и стенок брюшной полости), подвижности животного. Сходные преобразования претерпевают и другие внутренние органы брюшной полости [10], в т.ч. лимфоузлы [9]. Отсюда вытекает формула эволюционных основ механики органогенеза в онтогенезе: индивидуальная структура ↔ функция ↔ филогенетическая структура / онтогенез ↔ эволюция. Переходы в цепи формулы означают преобразования организма в эволюционной цепи онтогенезов на основе сопряжения структуры и функции, через разные формы взаимодействий органов (корреляций / координаций). Последние рассматриваются как движущая сила развития [2, 12, 17]. Топографические координации как особая форма морфогенетических корреляций играют важную роль в органогенезе: прямые механические взаимодействия органов определяют становление их дефинитивных анатомо-топографических взаимоотношений на основе неравномерного роста, в т.ч. стенок полостей тела (лимитирующий фактор емкости).

Список литературы

1. Дарвин Ч. Происхождение видов. Перев. с англ.яз. – М.: Гос.изд-во сельхоз.лит-ры, 1952. – 483 с.
2. Иберт Дж. Взаимодействующие системы в развитии. Перев. с англ.яз. – М.: изд-во «Мир», 1968. – 194 с.
3. Ламарк Ж.Б. Философия зоологии. Перев. с франц.яз. – М.-Л.: Биомедгиз, 1933. – Т. 1. – 330 с.
4. Петренко В.М. Эмбриональные основы возникновения врожденной непроходимости двенадцатиперстной кишки человека. – СПб: изд-во СПбГМА, 2002. – 150 с.
5. Петренко В.М. Эволюция и онтогенез лимфатической системы. Второе издание. – СПб: изд-во ДЕАН, 2003. – 336 с.
6. Петренко В.М. Физиология (механика) эмбрионального органогенеза: эпителиостромальные взаимодействия и морфогенез // *Фундамент.исслед-я.* – 2009. – № 10. – С. 33–34.
7. Петренко В.М. Общая физиология (механика) онтогенеза // *Междунар.журнал экспер. образ-я.* – 2012. – № 7. – С. 90–91.
8. Петренко В.М. Устройство организма у человека и высших животных // *Успехи соврем. естествозн-я.* – 2014. – № 2. – С. 32–35.
9. Петренко В.М. Каузальная механика морфогенеза лимфоидно-лимфатического аппарата // *Междунар.журнал приклад. и фундамент. исслед-й.* – 2014. – № 9. – Ч. 2. – С. 78–81.
10. Петренко В.М. Механика органогенеза. Сравнительный метод исследований // *Междунар. журнал приклад. и фундамент. исслед-й.* – 2015. – № 5. – Ч. 2. – С. 256–259.
11. Светлов П.Г. Физиология (механика) развития.– Л.: изд-во «Наука», 1978. – Т. 1, 279 с. – Т. 2, 264 с.
12. Филатов Д.П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1939. – 119 с.
13. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. – М.: Гос. уч.-пед.изд-во наркомпроса РСФСР, 1938. – 488 с.
14. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии (М.-Л., 1938) // *Избранные труды.* – М.: изд-во «Наука», 1982. – 383 с.
15. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. – М.: изд-во «Советская наука», 1946. – С. 326, 335.
16. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1946. – 396 с.
17. Шмальгаузен И.И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. – М.: изд-во «Наука», 1964. – С. 115.