**ЛЕКЦИЯ 15**

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ТКАНЕЙ**

*Первые теории эволюции тканей (теория гастреи Э. Геккеля, теория фагоцителлы И. И. Мечникова). Теория параллелизма А. А. Заварзина, дивергентная теория эволюции тканей Н. Г. Хлопина.*

Интенсивное развитие гистологии на научной основе началось после открытия клетки и появления клеточной теории, устанавливаю­щей и общность происхождения, и единство организации живых су­ществ. В начале становления гистология интенсивно развивалась и в рамках медицинских наук, и как часть зоологии, изучая микроскопи­ческое строение органов различных групп многоклеточных животных. К концу XIX века был накоплен большой сравнительно-гистологический материал, на основе которого была разработана новая филогенетическая систематика.

Первую попытку применить для анализа тканевого уровня орга­низации методы и подходы эволюционной морфологии,

|  |  |
| --- | --- |
| т.е. сопоставит ткани по принципу гомологии, сделал известный немецкий зоолог-эволюционист Эрнст Геккель. Он предложил, так называемую *теорию гастреи -*  теорию происхождения многоклеточных из примитивных двухслойных животных.  В онтогенезе многоклеточных животных этот этап фило­генеза находит отражение на стадии инвагинации гаструлы. Анализируя последующую дифференцировку гаструл, Э. Геккель пришел к выводу, что происходящие при этом процессы рекапитулируют дивергентную дифференцировку тканей в филогенезе многоклеточных животных. Исходя из этого положения, он создал первую | C:\Users\drozdov\AppData\Local\Microsoft\Windows\Temporary Internet Files\Content.Word\Э. Геккель.png  Эрнст Геккель  1834-1919 гг. |
| гистогенетическую систему тканей, приняв за основу своей классификации источник развития тканей в онтогенезе. Таким образом, базируясь на упрощенной трактовке биогенети­ческого закона (онтогенез повторяет филогенез), Геккель заключил, что его гистогенетическая система отражает историю происхождения тканей в филогенезе и является естественной филоге­нетической системой тканей. | |

Исследования Э. Геккеля не получили должной поддержки ни у гистологов-зоологов, ни в медицинской гистологии того времени. Специалисты-ме­дики приняли систему тканей, предложенную немецкими гистологами Ф. Лейдигом и А. Кёлликером. В основу ее были положены морфофункциональные признаки, по которым все ткани разделялись на че­тыре основных типа: эпителиальные ткани, кровь и соединительная ткань, мышечная и нервная ткани. Классификация оказалась более удобной для характеристики микроскопического строения органов че­ловека и патологических процессов в них. Тем на менее гистологи-зоологи не могли не обратить внимания на большое сходство в строении тканей у животных, далеко отстоящих в филогенетическом отношении, в частности у позвоночных и беспо­звоночных животных. Сам факт сходства, по мнению зоологов-микроскопистов начала XX в., указывал на неприменимость к тканевому уровню организации традиционных методов эволюционной морфологии.

|  |  |
| --- | --- |
| Согласно теории И. И. Мечникова первичные многоклеточные орга­низмы представляли собой колонию однокле­точных организмов с лабильной дифференцировкой на повер­хностные жгутиковые и внутренние амебоидные клетки. Дивер­гентная дифференцировка этих клеток в процессе эволюции привела к возникновению первичной по­стоянной пограничной ткани – *кинобласта*. Клетки кинобласта ста­ли обеспечивать движение, захват пищи и реакцию на внешние раздражители. Слой *фагоцитобластов*, клеток погруженных внутрь организма, стал обеспечивать внутренний обмен и стабилиза­цию условий метаболизма. | C:\Users\drozdov\AppData\Local\Microsoft\Windows\Temporary Internet Files\Content.Word\И.И. Мечников.jpg |
| И. И. Мечников  1845-1916 гг. |

Таким образом, в ходе прогрессивного развития раньше других дифференцировались пограничные (эпителиаль­ные) ткани и ткани внутренней среды. Вначале тканевые свой­ства первичных тканей были нестойкими, но постепенно зак­реплялись в процессе эволюции. Возникновение мышечной и нервной тканей филогенетически происходило в составе погра­ничной ткани; они появились позднее, в результате специализации клеток поверхностной ткани на *восприятии* различных видов энергии (кванты света, колебания окружающей жидкости, изменения температуры и др.) и движении – развивался специализиро­ванный внутриклеточный аппарат сокращения. С момента по­явления, сократимые структуры являлись эффекторной частью примитивных нервных элементов, воспринимающих раздраже­ния внешней среды.

В последствие мышечная и нервная ткань выделились из состава пограничной ткани. Особое значение при этом приобрела нервная ткань, интегрировавшая деятельность все­го организма. Постепенно, под влиянием естественного отбора происходило возрастание разнообразия тканей. Сходные тканевые структуры в процессе эволюции возникали параллель­но (теория параллелизма тканевых структур А. А. Заварзина) путем дивергентного развития (теория дивергентной эволюции тканей Н. Г. Хлопина), т. е. путем расхождения признаков, которое привело к разнообразию тканей.

Теория фагоцителлы более физиологична и более всего соответствует сравнительно-зоологическим данным. Согласно этой теории первичный способ усвоения пищи — внутриклеточное пищеварение, что весьма вероятно в том случае, если многоклеточные возникли из колоний одноклеточных организмов, у которых хорошо развиты процессы фаго- и пиноцитоза. Кроме того, Мечников считал, что некоторые признаки лабильной дифференцировки сохраняются и у современных низших многоклеточных. Теория фагоцителлы имеет принципиальное значение и для эво­люционной гистологии, поскольку она обосновывает возникновение первичных тканей с функциональной точки зрения.

Помимо теории фагоцителлы большое значение для развития срав­нительной гистологии имело учение Мечникова о фагоцитах. По сути дела, ему принадлежат первые исследования в сравнительном аспекте эволюции этих специализированных клеток. И. И. Мечниковым было показано, что исторической основой защитных фагоцитарных реакций специализированных клеток высших животных является филогенети­чески древний процесс – фагоцитоз, исходно связанный с питанием и внутриклеточным пищеварением. Такой подход к анализу специа­лизированных клеток, как будет показано при характеристике тканей внутренней среды, не только не утрачивает своего значения, но и приобретает все большую актуальность. И. И. Мечников в дальней­шем, к сожалению, не разрабатывал общие гистологические аспекты этой проблемы.

В начале XX в. интерес к эволюционным вопросам в гистологии несколько снизился. Причиной этого было преимущественное развитие гистологии на медицинских факультетах. Немногочисленные гистоло­ги-зоологи, хотя и продолжали накапливать сравнительно-гистологи­ческий материал, не могли дать ему эволюционную трактовку. Такая попытка с позиций классической эволюционной морфологии была сделана в 30-е годы A. Н. Северцовым – известным советским мор­фологом-эволюционистом – в отношении тканей позвоночных жи­вотных. А. Н. Северцов считал, что установленные им закономерности изменений органов и их систем в процессе эволюции свойственны и тканям исследуемых животных. Он привел ряд примеров рекапитуля­ции примитивных черт предков при эмбриональном гистогенезе неко­торых тканей.

Однако зоолог Северцов не занимался специально проблемой эво­люции тканей, эту задачу несколько позже пытался решить отечест­венный гистолог А. В. Румянцев. Он рассмотрел с позиции теории филэмбриогенеза Северцова преобразования в эволюции позвоночных животных хрящевых и костных тканей и пришел к выводу, что в отношении этих конкретных тканей оправдываются методы и подходы классической эволюционной морфологии, разработанные А. Н. Север­цовым. Однако для более широких сопоставлений и выяснения общих закономерностей изменения тканей в эволюции многоклеточных жи­вотных нужны, по мнению А. В. Румянцева, подходы и методы, учи­тывающие специфику тканевого уровня организации.

Дальнейшее развитие представлений об эволюции тканей связано с именами советских ученых А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина. Академик Алексей Алексеевич Заварзин сформулировал принцип параллелизма тканевых структур, который был обобщен в теорию тканевой эволюции. А. А. Заварзин сделал вывод, что все животные имеют общий принцип тканевой организации и состоят из четырех тканевых систем. Развитие каждой системы связано с тем, что всякий организм находится в определенных условиях взаимодействия с окружающей средой и выполняет четыре наиболее общих функции: *защитную, двигательную, реактивную,* и *гомеостатическую*.

|  |  |
| --- | --- |
| C:\Users\drozdov\Desktop\А.А. Заварзин.jpg | C:\Users\drozdov\AppData\Local\Microsoft\Windows\Temporary Internet Files\Content.Word\Н.Г. Хлопин.jpg |
| А. А. Заварзин  1886-1945 гг. | Н. Г. Хлопин  1987-1961 гг. |

А. А. Заварзин был учеником профессора А. С. Догеля, длитель­ное время возглавлявшего кафедру гистологии Петербургского уни­верситета. В 1913 году Заварзин проводит сопоставление исследованных им нейрональных отношений в оптических центрах насекомых с изу­ченными ранее нейрональными отношениями в оптических центрах птиц и головоногих моллюсков, которое выявило принципиальное сходство организации функционально-аналогичных структур у пред­ставителей трех далеко отстоящих друг от друга типов животного царства. В дальнейшем аналогичные сопоставления были проведены А. А. Заварзиным между нейрональными отношениями в спинном мозге позвоночных и брюшной цепочке насекомых и ряде других отделов нервной системы этих животных. Развивая исследования И. И. Мечникова, А. А. Заварзин и его сотрудники провели исследо­вания воспалительного новообразования соединительной ткани у пред­ставителей ракообразных, насекомых, моллюсков и низших позвоноч­ных. Эти работы также показали принципиальное сходство в развитии процессов воспаления и регенерации у представителей весьма отда­ленных групп животных, не связанных между собой близкородствен­ными отношениями.

Сопоставление результатов сравнительных гистологических исследований на относительно статичных тканях нервной системы и дина­мичных тканях внутренней среды у разных групп животных привело А. А. Заварзина к выводу о плодотворности предложенного им метода сравнения по принципу функциональной аналогии. При таком сопо­ставлении удалось обнаружить принципиальное структурное сходство даже у далеко отстоящих форм. Оно свидетельствовало о том, что эволюционные преобразования тканей у разных животных происходят в принципе сходно, параллельно. Иными словами, при преобладающем дивергентном развитии организмов изменения их функционально-ана­логичных тканей происходят в основном в одном, общем для всех групп животных направлении.

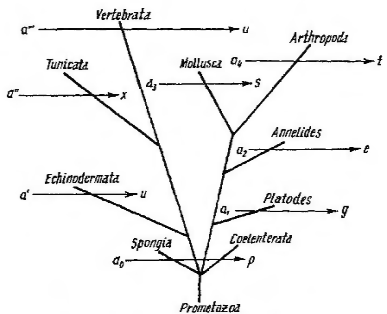


Рисунок 1 – Схема параллельных рядов тканевой эволюции по Заварзину

Основные положения теории параллельных рядов тканевой эво­люции А. А. Заварзин иллюстрирует схемой тканевой эволюции (рис. 1), в основу которой положено количество клеточных форм, составляющих тканевую систему. Чем выше ступень развития ткани, тем большим количеством форм она располагает. Эволюция тканей в разных типах животных идет параллельно, что позволяет наложить ряды (горизонтальные стрелки на схеме) на эволюционное древо и получить схему параллельных рядов тканевой эволюции. При этом длина горизонтальных линий будет отражать степень расщепленности ткани у данного типа животных, а начальные члены ряда – сходные, но не тождественные (разные значки) элементы ткани.

По Заварзину, причиной эволюционной направленности преобра­зования тканей животных является общая для данного типа тканей функциональная задача (сократимость, интегративная функция, функ­ция обеспечения постоянства внутренней среды и др.). Кроме того, направленность эволюционных преобразований функционально-анало­гичных тканей обусловливается общими закономерностями организа­ции эукариотных клеток. На основе этих общих свойств и происходит у всех животных специализация клеток в направлении реализации той или иной конкретной функции.

Закономерное преобразование тканей в сторону более совершен­ного осуществления ими специфических функций не означает, однако, что у всех организмов оно совершается абсолютно идентичными, тож­дественными путями. Поэтому основной задачей сравнительного ме­тода в гистологии является, по А. А. Заварзину, выяснение этих мо­дификаций у разных групп животных и в первую очередь у далеко отстоящих в филогенетическом отношении. Сопоставление у таких животных функционально-аналогичных тканей позволяет выявить и общие типовые признаки их структурной организации, и ее возможные варианты. Последние, по мнению А. А. Заварзина, обусловлены осо­бенностями общего плана строения организма и отражают известную пластичность живой материи в реализации общих функциональных задач. Совокупность общих признаков организации данной ткани у раз­ных животных и составляет эволюционную динамику этой ткани. Под термином «эволюционная динамика» А. А. Заварзин понимал истори­чески обусловленные свойства и потенции к совершенствованию в определенном направлении функционально-аналогичных тканей у со­временных многоклеточных животных.

Николай Григорьевич Хлопин разработал теорию дивергентной эволюции ткани. Суть этой теории состоит в том, что, как и организм в целом, так и гистологическая ткань развиваются путем дивергенции (расхождения) признаков, благодаря чему возникает многообразие форм (подтипов тканей), но эта дивергенция имеет свою генетически ограниченную специфичность, которая не позволяет выходить за пределы, свойственные своему типу. В своих работах, результаты которых нашли отражение в монографии «Экспериментальные и биологические основы гистологии» (1946), по­мимо традиционного для эволюционной морфологии анализа источников развития тканей в онтогенезе Н. Г. Хлопин широко использовал метод культивирования тканей вне организма. Он показал, что во многих случаях при определенных условиях характер роста ткани по периферии культивируемого кусочка отражает ее биологические осо­бенности и специфику происхождения из определенных эмбриональ­ных зачатков. С помощью этого метода ему удалось уточнить клас­сификацию эпителиальных и мышечных тканей. Н. Г. Хлопин выявил относительно позднее в эволюции позвоночных происхождение так называемых вторичных и третичных тканей. Примером вторичной ткани может служить целомическая мышечная ткань, возникшая из эпителиальной выстилки целома, а примером третичной – нейральные мышечные ткани, образующие у позвоночных сфинктер и дилататор зрачка. По своим морфофункциональным свойствам эти мышеч­ные ткани сходны с первичными соматическими и висцеральными мышцами, однако отличаются некоторыми специфическими особен­ностями.

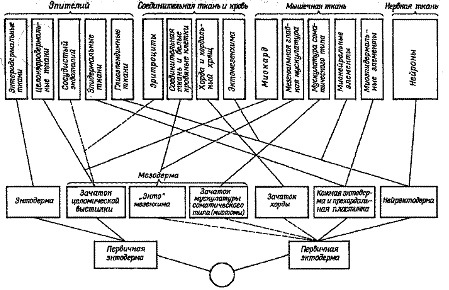


Рисунок 2 – Соотношение гистологических структур с классификацией тканей по морфофункциональному признаку (по Н. Г. Хлопину, 1946)

Н. Г. Хлопин, однако, не ограничился приведенными выше ре­зультатами. Он повторил попытку Геккеля создать естественную сис­тему тканей и выявить основные закономерности их изменений в эволюции многоклеточных животных. Гистогенетическая сис­тема Хлопина более точно, чем система Геккеля, отражает источники развития тканей у позвоночных животных. Она основана на более тщательном изучении процессов гистогенеза позвоночных животных, при ее разработке использован большой экспериментальный и гистологический материал. Однако эта система применима лишь к позвоночным животным и не может претендовать на естественную систему тканей, которая отражала бы пути становления их в филоге­незе многоклеточных животных. Кроме того, сам принцип разделения тканей на типы лишь путем анализа процессов гистогенеза по отно­сительно формальному критерию — местоположению клеток, дающих начало той или иной ткани, — чреват серьезными ошибками и про­тиворечиями. Так, эритроциты, сосудистый эндотелий и лейкоциты оказались, по Хлопину, в составе разных тканей. В патоге­нетической системе тканей Хлопина недостаточно учитывался морфо-функциональный аспект. Это не давало возможности проводить ши­рокие сравнительно-гистологические сопоставления, т. е. лишало гистологию основного метода исследования, направленного на выявление общих закономерностей изменения тканей в филогенезе.

Основной вывод Н. Г. Хлопина о том, что у многоклеточных животных в ходе эволюции увеличивается разнообразие тканей и, следовательно, основ­ной закономерностью их эволюционных преобразований является ди­вергентная дифференцировка, справедлив лишь в самой общей форме. В таком виде эта закономерность уже давно была известна гистологам и не требовала специальных доказательств. Н. Г. Хлопин лишь фор­мально учитывал в своих построениях ограниченность дивергентной дифференцировки относительно жесткими рамками четырех морфо-функциональных типов тканей. Так, развивающаяся из целомической выстилки сократимая ткань не является особой тканью и по многим важным признакам характеризуется как специфическая мышечная ткань. Она вполне аналогична мышечной ткани древнего соматичес­кого типа.

Современные генетические концепции подтверждают правоту представлений теории Н. Г. Хлопина. Она хорошо отвечает на вопрос, как и каким путем, происходило развитие тканей, но не объясняет причины и пути развития. Причинный аспект раскрывает теория параллелизмов А. А. Заварзина, поэтому обе теории дополняют друг друга, поскольку отражают разные стороны эволюции тканевых структур. *Теория дивергентной эволюции раскрывает направление развития тканей, которое связано с генетическим программированием пути развития. Теория тканевой эволюции (параллельных рядов) отражает результат и возможности адаптивных изменений тканей. В современном виде обе теории объединены в одну, согласно которой: сходные тканевые структуры возникали параллельно в ходе дивергентного развития*.

Помимо работ А. А. Заварзина, А. В. Румянцева, Н. Г. Хлопина, заложивших основы исторического подхода к анализу эволюции тканей, в первой половине XX в. в отечественной гистологии появились и работы, в которых сравни­тельный метод использовался для решения более частных гистологи­ческих проблем, имеющих прикладное значение. В качестве примера можно привести серию сравнительных исследовании эндокринных и нейросекреторных систем рыб, положенных в основу технологии ис­кусственного рыборазведения. Характерный для отечественной гисто­логии общебиологический подход к анализу тканевого уровня органи­зации приобретает особе значение в настоящее время. Появление боль­шого количество принципиально новых методов исследования позво­лило значительно углубить наши представления о структурно-хими­ческой организации тканевых элементов и их взаимодействии в соста­ве тканей. Было выявлено, что функционально-аналогичные тканевые элементы и ткани разных животных характеризуются хотя и не тож­дественными, но сходными закономерностями структурно-химической организации на молекулярном и надмолекулярном уровнях.

В связи с этим сравнительные исследования и сопоставления в гистологии и частной цитологии стали весьма актуальными не только для выяснения закономерностей эволюции, но и как метод анализа общих принципов структурно-химической организации функциональ­но-аналогичных структур. Естественно, что глубокие теоретические разработки наших пред­шественников являются основой и для обобщения большого нового сравнительного материала, и для целенаправленных сравнительно-гис­тологических работ.

**Вопросы для самоконтроля**

1. Что такое теория гастреи? Каким образом шло эволюционное развитие тканей по теории Э. Геккеля? 2. В чем суть теории И. И. Мечникова о развитие многоклеточных организмов? 3. В каком направлении, по мнению И. И. Мечникова шло развитие основных типов тканей организма многоклеточных животных? 4. Какую роль в эволюционном развитии тканей играл фагоцитоз? 5. Что такое теория параллелизма тканевых структур? Что позволяет объяснить эта теория? 6. Охарактеризуйте схему параллельных рядов тканевой эволюции, предложенную А. А. Заварзиным. 7. Что является причиной эволюции тканей по Заварзину? 8. Что такое дивергентная теория эволюции? 9. На какие группы классифицировал Н. Г. Хлопин эпителиальные ткани? Какие ткани он определил как вторичные и первичные? 10. О чем говорит современная теория эволюции тканей?