

## РАЗВИТИЕ МОРФОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ В АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

В. Г. Касьяненко

(Институт зоологии АН УССР)

Своим успешным развитием морфологические науки в дореволюционной России в значительной мере обязаны двум университетам — Киевскому и Новороссийскому (ныне Одесскому). Здесь трудились и создавали известные всему миру ценности в области морфологии животных А. О. Ковалевский, И. И. Мечников, А. Н. Северцов. Прогрессивные направления в анатомии человека в Киеве развивали ученик и последователь И. И. Пирогова А. П. Вальтер — автор первого отечественного учебника «физиологической» анатомии человека; В. А. Бец — первооткрыватель микроструктуры коры головного мозга; М. А. Тихомиров, впервые объяснивший со сравнительно-анатомических позиций варианты артериальной системы человека; Ф. А. Стефанис, положивший начало глубокому исследованию лимфатической системы человека.

После Великой Октябрьской социалистической революции ведущее место в развитии морфологии позвоночных на Украине и прежде всего в развитии ее прогрессивного эволюционного направления принадлежит трем киевским ученикам А. Н. Северцова — И. И. Шмальгаузену, М. М. Воскобойникову, Б. А. Домбровскому. Эти морфологи-эволюционисты, сохраняя традиции северцовской школы, создали собственные оригинальные научные направления и вместе со своими учениками внесли весомый вклад в развитие эволюционной и экспериментальной морфологии.

Особое место в развитии не только морфологических наук, но и биологии в целом в Украинской Академии наук занимает И. И. Шмальгаузен — первый академик-секретарь Биологического отделения АН УССР, организатор Института зоологии и биологии АН УССР (ныне Институт зоологии АН УССР) и бессменный директор его до 1941 г. Первым центром развития экспериментальной зоологии и морфологии не только на Украине, но и в СССР в целом явилась Кафедра экспериментальной зоологии\*, созданная в АН УССР в 1922 г. и руководимая И. И. Шмальгаузенем. В то время, по предложению И. И. Шмальгаузена, институтом в целом была запланирована разработка единой проблемы — изучение закономерностей развития животного организма.

Киевский период деятельности И. И. Шмальгаузена богат научными открытиями и блестящими теоретическими обобщениями. В этот период в центре внимания И. И. Шмальгаузена и его учеников (Б. И. Балинский, В. В. Брунст, Г. И. Шпет, Н. Н. Драгомиров, Н. П. Бордзиловская и др.) — организм как целое в его индивидуальном развитии. Вопреки сложившемуся мнению, будто задачей морфолога является проблема дифференцировки, а физиолога — проблема интеграции, И. И. Шмальгаузен убедительно показал, что одной из

\* Со временем лаборатория механики развития.

важнейших задач морфологии является разработка проблемы целостности организма и изучение интегрирующих факторов его развития в онто- и филогенезе. На глубокий анализ факторов, связывающих во едино формообразование органов в эмбриогенезе наземных позвоночных, и были направлены усилия лаборатории механики развития.

В процессе сравнительно-эмбриологических и экспериментальных исследований особое внимание было обращено на координацию тканей и органов при онто- и филогенетических преобразованиях, т. е. на решение проблемы, представляющей огромное теоретическое и практическое значение. Идеалистическим концепциям (витализму, холизму и др.) и просто мистическим представлениям о целостности организма (А. Неф, К. Беурлен, Г. Дриш и др.), а также «метабиологии» А. Майера, которую И. И. Шмальгаузен обоснованно расценивал как «скверную фашистскую разновидность метафизики», И. И. Шмальгаузен и его ученики противопоставили строгий научный анализ интегрирующих факторов в эмбриогенезе и определили их роль в развитии организма как целого.

По ходу этих исследований было не только подтверждено положение о тесной взаимозависимости клеток и тканей на всех стадиях развития, но и установлено, что вмешательством экспериментатора может быть произвольно вызвана определенная формообразовательная реакция. Так, в опытах Б. И. Балинского была вызвана индукция сверхкомплектных конечностей в боковой области зародыша тритона после пересадки туда слухового пузырька или обонятельного мешка, что является блестящим экспериментальным подтверждением теории боковой складки происхождения парных конечностей позвоночных. Было установлено также, что при всей кажущейся автономии зачатка сверхкомплектной конечности он развивается автономно лишь как целое. Однако даже строго детермированные зачатки зависят от окружающих его элементов зародыша, что убедительно показал в своих опытах по пересадке хрусталика глаза Н. Н. Драгомиров. Вместе с тем выявлена провизорность формообразовательного значения таких внешних связей, так как усложнение органа в дальнейшем определяется взаимодействием частей внутри самого зачатка, развивающегося уже автономно. В результате опытов И. И. Шмальгаузена и В. В. Брунста по регенерации показано координирующее влияние трофической функции нервной системы на развитие и деятельность отдельных органов. Н. Н. Драгомиров своими опытами установил, что не только из частей глазного пузыря, но даже из изолированной части пигментного листка глазного бокала развивается, пусть небольшой, но все же целый глазной бокал с сетчаткой, зрачковым краем и пигментным листком. Выяснено также, что нормальное развитие зачатка того или иного органа происходит лишь в обычном окружении; это подтвердили и опыты Б. М. Балинского по выяснению взаимодействия между мезодермальной закладкой конечности и энтодермальным эпителием.

Ярким примером морфогенетической корреляции является установленная И. И. Шмальгаузенем (1935) зависимость между гидроцефалией и деформацией черепа, имеющего недоразвитую крышу, у хохлатых кур. Из опытов Н. Н. Драгомирова следует, что уменьшение массы закладки органа может привести к замедлению дифференцировки и к ее неполноте.

Особую ценность представляют исследования И. И. Шмальгаузена и его сотрудников (Г. И. Шпет, Н. П. Бордзиловская и др.) по проблеме роста животных. В результате разработки этой проблемы

И. И. Шмальгаузен был установлен получивший широкое признание «Закон параболлического роста», освещающий одну из важнейших закономерностей индивидуального развития и роста как позвоночных, так и беспозвоночных животных. В основе закона Шмальгаузена лежит представление об экспоненциальном росте и об обратных соотношениях между ростом и дифференцировкой. Согласно этой теории удельная скорость роста как выражение прогрессивной дифференцировки уменьшается обратно пропорционально времени, прошедшему от начала закладки. Этот теоретически и практически важный универсальный закон роста дает возможность произвести (посредством учета скорости роста и вычисления его общей интенсивности—«констант роста») количественную оценку индивидуального роста органов и целых организмов. Изучая факторы роста, определяющие размеры тела птиц, И. И. Шмальгаузен пришел к заключению об особом значении фактора массы в их эмбриогенезе. При этом было установлено различие в темпе и продолжительности процесса роста между величиной тела как признаком пола (или расы) и величиной тела как видовым или родовым признаком.

В 1930 г. И. И. Шмальгаузен организовал и провел в Киеве IV Всесоюзный съезд зоологов, анатомов, гистологов и эмбриологов.

В первые годы после Великой Отечественной войны лаборатория, которой руководил И. И. Шмальгаузен, была переименована в отдел биологии индивидуального развития; его возглавил Б. Г. Новиков. Основным направлением работы сотрудников этого отдела было изучение развития и роста птиц с позиций единства внешних и внутренних факторов, определяющих эти процессы. Особое внимание сотрудники отдела уделили выяснению роли отдельных компонентов внешней среды в развитии ряда видовых и породных особенностей.

В результате этих исследований (Б. Г. Новиков, Г. И. Благодатская, Е. А. Мошков, Л. А. Фаворова и др.) была обоснована периодизация роста и развития птиц в эмбриональном и постэмбриональном периодах; выяснено, что при изменении светового режима содержания птиц сроки их размножения и связанных с ним формообразовательных процессов могут быть значительно смещены. В частности, изменение светового режима на определенной стадии постнатального онтогенеза у водоплавающих птиц (гуси, утки) изменяло и темп их полового развития, и яйценосность, что дало возможность отделу разработать наиболее рациональную систему круглогодичного выращивания гусей и уток и повышения их плодовитости. По ходу этих опытов выявлено также изменение пропорций скелета и соотносительной массы внутренних органов; показано, что функциональная активность гонад, щитовидной и паращитовидных желез и тиреотропная функция гипофиза у птиц зависят от светового режима. Получены ценные сведения о характере сезонных и возрастных изменений функции щитовидной железы, тимуса и гипофиза. Гистохимически установлено, что циклические изменения функции гонад всегда сопровождаются характерным изменением цитоструктуры передней доли гипофиза и поступлением в кровь гонадотропного гормона.

Здесь же начала, а в отделе эволюционной морфологии закончила детальное изучение эмбрионального развития водоплавающих птиц (гуси, утки) ученица И. И. Шмальгаузена Н. П. Бордзиловская. В результате ее исследований было установлено, что эмбриональные различия в развитии птиц связаны главным образом с неодинаковой скоростью общего развития и дифференцировки отдельных органов у эмбрионов птиц не только различных систематических групп, но и раз-

личных пород. При этом показано, что сдвиги (во времени) в появлении тех или иных признаков в эмбриогенезе являются одним из важнейших механизмов, посредством которого осуществляется дальнейшее специфическое развитие этих признаков. Работами Н. П. Бродзиловской выяснено, что именно гетерохронии, изменяющие темп развития органов, обуславливают возникновение как видовых, так породных признаков. Другой же тип гетерохронии — изменение срока закладки органа или системы встречается гораздо реже.

Значительным вкладом в отечественную морфологию позвоночных, способствовавшим дальнейшему развитию функционального направления сравнительной анатомии круглоротых, хрящевых ганоидов и костистых рыб, явились труды М. М. Воскобойникова и его учеников (П. П. Балабай, К. И. Татарко, С. П. Черный и др.).

М. М. Воскобойников сменил своего учителя А. Н. Северцова на посту заведующего кафедрой зоологии позвоночных Киевского университета в начале нынешнего века, но особенно плодотворно протекала его научно-исследовательская деятельность после Великой Октябрьской социалистической революции, когда он, продолжая работать в Киевском университете, возглавил созданный им отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР.

В сравнительной анатомии М. М. Воскобойников энергично развивал функциональное направление. Он был убежден, что сравнительный анализ структур должно проводить в масштабе органа и аппарата и завершать функциональным синтезом («синтетическая морфология»). В центре внимания М. М. Воскобойникова и его сотрудников было изучение строения, функции и исторического становления висцерального аппарата круглоротых, хрящевых ганоидов и костистых рыб как аппарата жаберного дыхания\*. По собственному определению М. М. Воскобойникова, задача исследований его и сотрудников было «...оживить методом функционального анализа структуры аппарата в ряду генетически связанных между собой форм, чтобы получить конкретное представление об эволюции живых функционирующих форм». С этой целью наряду со сравнительно-анатомическим анализом органов жаберного аппарата и визуальными наблюдениями над живыми организмами были проведены опыты в лабораториях Киевского университета и Академии наук Украинской ССР, в зоологической лаборатории Естественнонаучного института им. П. Ф. Лесгафта в Ленинграде и на Севастопольской биологической станции. Опыты заключались в измерении давления в околожаберной и ротово-жаберной полостях (при прохождении воды во время дыхания) с помощью специально сконструированного для этой цели манометра, а также в выборочном возбуждении током отдельных висцеральных мышц, ведающих дыхательными движениями, и в резекции отдельных мышц и частей висцерального скелета.

В результате этих исследований впервые наиболее полно были изучены структура и функциональное значение жаберного аппарата и получено полное представление о функции его частей. Установлено, что собственно органом внешнего дыхания рыб является жаберная решетка, состоящая из сложносочетанных жаберных лепестков и обеспечивающая размещение в малом пространстве обширной площади респираторного эпителия (М. М. Воскобойников); что в жабрах как в респираторном аппарате имеется два типа приспособлений, обеспечивающих проталкивание воды сквозь жабры. Одни из этих приспособле-

\* Несколько позже — и как аппарата захватывания пищи.

ний действуют по принципу нагнетающего насоса, другие — по принципу всасывающего насоса \*. Поэтому вода активно проталкивается сквозь жаберную решетку, обеспечивая при своем прохождении из ротово-жаберной полости в околожаберную газообмен в крови. Выяснено было также, что филогенетически более древними являются приспособления нагнетающего действия, а более молодыми — приспособления всасывающего действия.

В результате сравнительно-анатомических сопоставлений и опытов было создано новое представление о сочетанном действии челюстного и подъязычного аппаратов, о функции жаберной крышки (К. И. Тартарко). Выяснен также важный вопрос об исходном типе строения висцерального аппарата. Особенно много в этом направлении сделал П. П. Балабай в последние годы жизни. Его обширные исследования висцерального аппарата Cyclostomata привели к ценным выводам о строении висцерального аппарата у гипотетических Protocraniata и о путях и способах дальнейшей эволюции этого аппарата у Cyclostomata и Gnathostomata.

После Великой Отечественной войны автору настоящей статьи было поручено восстановить морфологический центр в Академии наук Украинской ССР как отдел эволюционной морфологии Института зоологии и способствовать его дальнейшему росту. Развивая идеи А. Н. Северцова, Б. А. Домбровского, коллектив отдела сосредоточил внимание на изучении аппарата движения наземных позвоночных, прежде всего млекопитающих, на основе строения, функций, индивидуального и эволюционного развития органов и их кровоснабжения. В этом направлении сравнительно-анатомическому и функциональному анализу были подвергнуты суставы конечностей как сложные звенья локомоторного аппарата, обеспечивающие перемещение тела в пространстве, защитные и другие движения. Для успешного решения поставленных задач при отделе наряду с созданием сравнительно-анатомических фондов и обеспечением его анатомическим инструментарием и оптикой была организована экспериментальная лаборатория с вольерами, рентгенкабинетом, третбаном, физиологической аппаратурой, механической мастерской и пр. Все это обеспечило возможность проверки строения и функций интересующих нас органов и тканей в их динамике на живых объектах, в их адаптивных преобразованиях в острых и хронических опытах, а также при различных механических нагрузках. Исследования проводились на представителях различных отрядов млекопитающих как в пределах близкородственных, так и генетически отдаленных групп с учетом их эколого-этологической характеристики.

Глубокой ревизии в процессе исследований были подвергнуты прежние представления о структуре и функции органов локомоторного аппарата и об особенностях их питания. Системы и органы аппарата изучались на основе выяснения морфологических закономерностей их эволюции — принципов фиксации фаз, смены и усиления функций и др. По ходу опытов применяли воздействие дозированных механических нагрузок на развитие и формирование адаптивных изменений в строении и функции скелета, мышц и их кровеносной системы.

В итоге установлена специфическая зависимость между каждым из трех основных типов опоры (характером наступания и пассивной опоры), с одной стороны, и деталями суставного рельефа, строением и

\* По мнению П. П. Балабая, именно по принципу нагнетающего насоса висцеральный аппарат рыб действует также и при захватывании пищи. Однако наиболее полное исследование строения, функций и эволюции органов захватывания и препрождения пищи у позвоночных вообще было завершено со временем Г. А. Гиммельрейхом.

функцией компонентов суставов — с другой (В. Г. Касьяненко, С. Ф. Манзий, Р. Г. Радилловская, Е. И. Данилова и др.). В том же направлении несколько ранее были завершены исследования тазобедренного (П. А. Осинский) и коленного суставов (Г. С. Абельянц) в Киевском ветеринарном институте (ныне Украинская с.-х. академия). Не менее специфическая зависимость установлена между каждым из трех основных типов опоры конечностей и особенностями их кровеносных магистралей (П. М. Мажуга, М. Ф. Мезенцев).

Глубокий функциональный и исторический анализ был дан внутрисуставным движениям (направляющим и тормозным) в предплюсневом (В. Г. Касьяненко) и в запястном (С. Ф. Манзий) суставах. Развито учение о синовии как о жидком мениске, вызывающем при перемещении организма смену внутрисуставного давления в различных отделах этих сложных суставов (те же исследователи). В противовес укоренившемуся в литературе представлению об отрицательном давлении в суставных полостях установлено и экспериментально подтверждено существование колебания внутрисуставного давления от отрицательного до положительного в различных фазах флексорно-экстенсорных движений (С. Ф. Манзий) \*.

Вопреки укоренившемуся в ветеринарной анатомии поверхностному представлению о движениях в суставах конечностей копытных как «маятникообразных» глубоким анализом установлено, что эти движения слагаются из сложнокомбинированных встречных (винтовых и пр.) движений смежных звеньев конечностей, обеспечивающих у копытных направленное разнообразие движений в их весьма специализированных суставах (В. Г. Касьяненко) \*\*.

Экспериментально показан характер специфического влияния дозированной механической нагрузки на рост и развитие костей конечностей в раннем постнатальном остеогенезе млекопитающих и выявлено беспериостальное восстановление длинных и коротких костей конечностей (С. Ф. Манзий).

Ценные сведения получены Е. И. Даниловой о связи строения и функции кисти приматов с выраженностью ее манипуляционных движений (сочетание сравнительно-анатомического исследования с наблюдениями за «работой кисти» обезьян в Сухумском питомнике).

Р. Г. Радилловская в своих опытах на щенках наблюдала изменения конечных прикреплений и функции мышц кисти, а также компенсаторное изменение направления роста лучей кисти в онтогенезе. Эти изменения очень напоминают эволюционные преобразования дистальных звеньев конечностей в филогенезе копытных, сопровождающиеся редукцией боковых лучей и перемещением окончаний мышц этих лучей на функционирующие срединные. Она же дала анализ путей развития коротких мышц кисти и стопы у различных млекопитающих в свете эволюции этих мышц у наземных позвоночных.

Получены новые данные о ранних этапах остео- и хондрогенеза, о росте и питании эпифизарных и суставных хрящей. Проведена гомологизация кровеносных магистралей грудных конечностей млекопитающих и дан анализ взаимоотношений между кровеносными сосудами и вакуляризируемыми ими органами (П. М. Мажуга). Изучена реактивная перестройка синовиальной мембраны суставной капсулы (ворсин и их питания) у животных в эксперименте, а также в срав-

\* Со временем такая смена внутрисуставного давления обнаружена в мандибулярном суставе человека (Findlay, 1964).

\*\* Позже такого рода движения были выявлены В. И. Табиным при анализе работы суставов грудной конечности.

нительном и возрастном аспектах у человека и животных (А. Н. Щегольков).

В результате совместной работы на экспериментальной базе «Феофания» сотрудника отдела эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР Э. Г. Черняева и сотрудников кафедры зоологии Ленинградского сельскохозяйственного института В. Н. Галанцева и И. Л. Туманова (руководитель — проф. И. Д. Стрельников) впервые комплексному (сравнительно-анатомическому и экспериментальному) анализу подверглись приспособления венозной системы полуводных, а также зимующих в глубоких норах млекопитающих — представителей различных отрядов.

При этом сравнительно-анатомические исследования сопровождались наблюдениями за поведением животных и снятием необходимых физиологических показателей. В результате внесены существенные коррективы в современное представление о механизме депонирования крови в венозных синусах и сплетениях у полуводных (В. Н. Галанцев) и норных (И. Л. Туманов) грызунов, а также у насекомых (Э. Г. Черняев). Общебиологический интерес вызывает обнаруженное сходство приспособлений венозной системы у полуводных и норных грызунов, а также происходящий у выхухоли при выходе ее из воды на поверхность выброс крови с помощью пульсирующей брюшной аорты из заключенной в нее нижней полый вены\* в легочный круг.

Начало новому этапу в работе отдела эволюционной морфологии было положено в 1963 г., когда в его составе по решению Президиума Академии наук была создана неструктурная лаборатория бионики (зав. лабораторией С. Ф. Манзий)\*\*. Хотя основным объектом исследований сотрудников отдела остался аппарат движения, однако появилась новая задача — изучение принципов его строения и функции с целью моделирования их в технике. В связи с этим технические приемы и методика исследования структуры органов локомоторного аппарата благодаря сочетанию методики современной макро- и микроморфологии с физико-механическими, математическими и химическими методами изучения объектов исследования поднялись на более высокую ступень точности и достоверности. С первых дней организации лаборатории бионики было налажено творческое содружество отдела с кафедрой теории машин и механизмов Киевского института гражданской авиации (зав. кафедрой С. Н. Кожевников). Первые результаты совместной работы показали плодотворность такого содружества. Получен ряд оригинальных данных о механических свойствах трубчатых костей, в частности, о пределе прочности их на сжатие; о модуле упругости (К. П. Мельник, Н. Ф. Воронкин, В. И. Клыков); об усталостной прочности и ударной вязкости костей (И. М. Пряхин). Исследование гистоструктуры компактного вещества трубчатых костей по длиннику и площади поперечников показало зависимость между характером строения, удельным весом костной ткани и механическими свойствами этих костей, что подтверждено также рентгенологическим анализом степени их минерализации. Выводы об анизотропности компактного вещества, обеспечивающей его прочность при малой массе, определили направление поисков путей моделирования принципов строения скелета в технике и в то же время углубили существующее представление о структуре кости и ее механических свойствах как ткани и органа.

\* Это приспособление не может быть объяснено иначе, чем процессом задержки развития в эмбриогенезе задних кардиальных вен. В связи с этим в пересмотре нуждается вопрос о происхождении *V. cava caudalis s. inferior* у млекопитающих.

\*\* Сконца 1963 г. С. Ф. Манзий возглавил отдел эволюционной морфологии.

Новые сведения, представляющие биологический и технический интерес, получены также о значительном диапазоне колебаний внутрисуставного давления (С. Ф. Манзий, А. Г. Березкин) и внутрисуставной температуры (А. Г. Березкин) при различных рабочих состояниях суставов. Эти сведения дали возможность охарактеризовать сустав не только как узел подвижности, но и как демпфирующее устройство, поглощающее большую часть кинетической энергии, развивающейся при локомоции и других движениях. В бионическом направлении ведутся также исследования кровоснабжения и иннервации органов движения. Особый интерес представляет функциональный анализ мышц и вызываемых ими движений путем электромиографии на бегущем животном с синхронной записью работы мышц-антагонистов и изменения суставных углов. Первые результаты этих исследований вносят существенные коррективы в современное учение о частной физиологии органов движения млекопитающих. Таким образом, лаборатория отдела эволюционной морфологии Института зоологии АН УССР стала в СССР, как это признано на Всесоюзной конференции по бионике в 1965 г., одним из пионеров приложения сил морфологов к решению насущных проблем бионики.

Существенные коррективы в современное представление о строении и функции сердца и сосудов малого круга кровообращения у наземных позвоночных внесены сравнительно-морфологическими и экспериментальными исследованиями сотрудника отдела эволюционной морфологии Ю. П. Антипчука (1967). Вопреки установившемуся в литературе взгляду, будто «холоднокровность» пресмыкающихся объясняется трехкамерностью сердца, в общем желудочке которого венозная кровь смешивается с артериальной, автор доказал полное разделение токов артериальной и венозной крови в этом единственном, но функционально оказавшемся чуть ли не трехкамерным желудочке сердца рептилий.

Анатомия и сравнительная гистология низших позвоночных своими успехами на Украине в значительной мере обязана акад. АН УССР Д. К. Третьякову. Развивая лучшие традиции своего учителя А. С. Догеля, Д. К. Третьяков внес много нового в современные представления о структуре и функциях кожи и ее производных и особенно органов чувств позвоночных. Значительное внимание он уделил изучению развития, микроструктуры и функции органов зрения и боковой линии (сейсмоденситометрическому аппарату). Третьяков впервые инъецировал и описал сейсмоденситометрическую сетчатую систему канальцев на голове сельдевых рыб, у которых на туловище органов боковой линии нет. Полемицируя с рядом гистологов, он выступил против недооценки ими значения сравнительного анализа гомологичных микроструктур для выяснения родственных связей между животными. Именно с этой целью Д. К. Третьяков сопоставил аккомодационный аппарат глаза ряда хищных млекопитающих (лев, тигр, барс, рысь, домашняя кошка). Противопоставив льва как обитателя степей рыси, тигра как лесного обитателя льву, он установил не только родовые, но и видовые особенности микроструктуры органов упомянутого аппарата. Различия в строении касаются камерального остова глаза и развития системы венозного оттока крови от глаза. Этому исследованию предшествовал глубокий анализ структуры и функции органа зрения у медведей, причем Д. К. Третьяков впервые характеризует не только органы аккомодационного аппарата, но и, что особенно ценно, сосудистый аппарат глаза (взаимоотношения между циркулярным склеральным венозным синусом и венами Шлеммова синуса и ресничного тела); объясняет механизм регулирования внутриглазного давления; обоснованно высказывает сомнение в совершен-



стве наших представлений об этом и других механизмах органа зрения млекопитающих и позвоночных вообще.

Особое место в работах Д. К. Третьякова уделено изучению соединительной ткани, в частности базофильной студенистой.

Конечной целью исследований Д. К. Третьякова как биолога широкого профиля было стремление подвергнуть ревизии существующие представления о происхождении, родственных связях и путях развития позвоночных (1930, 1944, 1947).

Значительный вклад в развитие нейроморфологии на Украине внес акад. АН УССР А. В. Леонтович, который удачно сочетал в себе качества морфолога (гистолога) и физиолога, ему принадлежит честь установления двойной иннервации кожи и разработка новой более совершенной методики окраски и фиксации нервных образований. Применяв именно эту окраску, А. В. Леонтович получил новые данные об иннервации кровеносных сосудов. Он же является автором теории о наличии особого универсального нервного сплетения эмбрионального типа в теле человека и животных, имеющего сетевидное строение (*Plexus nervosus autonomicus periphericus*). Эта теория А. В. Леонтовича подтверждена исследованиями других ученых, обнаруживших сетевидное сплетение в ряде органов. Пользуясь своим методом окрашивания, А. В. Леонтович выявил тончайшую структуру перицеллюляров.

Перу ученицы А. В. Леонтовича и Д. К. Третьякова Н. В. Бодровой принадлежит ряд оригинальных трудов по сравнительной и экспериментальной морфологии нервного аппарата сердца низших позвоночных — рыб, земноводных и пресмыкающихся. Н. В. Бодрова установила, что у низших позвоночных миокард богат амиэлиновыми волокнами и что периферические нервные ганглии и клетки у них имеют как в мио-, так и в эндокарде. Особенно важны полученные ею новые данные об источниках иннервации сердца земноводных, значительно исправляющие и дополняющие существующие схемы иннервации организма этих позвоночных.

При сопоставлении иннервационных аппаратов костистых рыб и пресмыкающихся она выявила, что у черепах наряду с типичными для рыб мио- и эндокардиальной системами имеется третья — эпикардиальная нервная система. Исследуя иннервацию вентральной аорты ланцетника, Н. В. Бодрова обнаружила в спинальных нервах особые нервные клетки, являющиеся, по весьма подкупающему предположению автора, гомологами спинальных ганглиев позвоночных. Сочетание сравнительно-гистологического и экспериментального методов в исследованиях Н. В. Бодровой в значительной мере способствовало успешному их завершению, и убедительность оригинальных выводов исследователя не подлежит сомнению.

Изучением гистогенеза органов животных на тканевом и клеточном уровнях занят созданный в 1963 г. в Институте зоологии АН УССР отдел цитологии и гистогенеза (зав. отделом П. М. Мажуга). На ближайшие годы отделом запланировано изучение закономерностей гистогенеза производных мезенхимы. Тематика отдела: перихондральный и энхондральный остеогенез; онтогенез эпифизарного и суставного хрящей; гисто- и цитоструктура периоста, капсулы сустава, хрящевых закладок кости; цито- и гистохимия миэлоидного гистогенеза; развитие лимфоцитов в лимфатических узлах (в организме и в культурах); дифференцировка мышечных клеток миокарда; гистогенез кровеносных сосудов.

В течение первых трех лет существования отдела его сотрудники освоили основные современные методы цитологического анализа (ци-

тофотометрия, цито- и гистохимия, автордиография, люминесцентная микроскопия), что дало возможность наряду с другими данными получить первые обнадеживающие результаты о структуре и генезе изучаемых производных мезанхимы. В частности установлены характерные взаимозависимости между дифференцирующимися клеточными элементами костной ткани в процессе ее развития (П. М. Мажуга); выявлены некоторые специфические закономерности остеогенеза у рыб и земноводных (В. П. Пегета); установлены особенности развития и дифференцировки хрящевых клеток суставного и росткового хрящей у млекопитающих (Л. Н. Харчук); получены новые данные об особенностях формирования и обмена межклеточного вещества стенок сосудов в процессе их развития (В. И. Малюк).

В лаборатории морфологии нервной системы Института физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, созданной в 1950 г. (зав. лабораторией И. В. Торская), проводятся экспериментально-морфологические исследования вегетативной нервной системы с целью выяснения регуляции функций тканей и определения реактивности нервных элементов центральной нервной системы. Начиная с 1958 г. (совместно с группой реанимации того же института) в лаборатории изучают головной мозг животных, оживленных после смерти. Получены ценные сведения о восстановлении нервных элементов головного мозга и происходящих в нем регенеративных процессах.

В 1966 г. И. В. Торская закончила экспериментально-морфологическое исследование нервной регуляции функции жировой ткани. Получен ряд весьма ценных выводов об особенностях структуры и функции жировой ткани в онто- и филогенезе; выяснена роль симпатической эффекации жировой ткани в прямой регуляции накопления жира; высказано обоснованное предположение о значении жировой ткани в общей энергетике организма в восполнении при голодании энергетической траты органов и тканей за счет расходования депонированных (и выведенных в кровь в виде жирных кислот) триглицеридов. И. В. Торской намечены первые вехи в эволюции жировой ткани и дан анализ становления структуры и функции жировых клеток в процессе их специализации в онто- и филогенезе.

Особого внимания заслуживает заключение И. В. Торской о возможности дедифференцировки жировой ткани с инволюцией ее к синцитиальному строению и к гемопоэтической функции, присущим мезенхимальным закладкам жировых органов. Исследовательница нашла способы дедифференцировки и экстрамедулярного гемопоэза жировой ткани в трансплантатах и разработала метод использования таких трансплантатов как временных (дополнительных) очагов кроветворения.

В лаборатории цитоморфологии и электронной микроскопии Института физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР (зав. лабораторией В. Я. Карупу) с 1959 г. исследуются нейротканевые взаимоотношения и внутриорганные нервные окончания в печени. Получены ценные сведения по экспериментальной морфологии нервных структур печени, касающиеся как дегенерации, так и регенерации нервов печени при раневом процессе; изучены изменения нервов печени при наложении портакавального анастомоза; прослежено вовлечение нервной системы печени в патологический процесс при повреждении желудка и других органов брюшной полости.

Исследуя влияние некоторых физических факторов (ионизирующее излучение, ультразвук и др.) на вегетативную нервную систему, В. Я. Карупу и его помощники (В. Я. Ткаченко, В. М. Андрианов, Н. Е. Думрова и др.) установили, что наряду с разрушительными в

этой системе протекают и компенсаторные восстановительные процессы, в частности, возникают типичные колбы роста и дополнительные отростки нервных клеток; восстанавливаются ультраструктурная организация эндоплазматического ретикулула и гребешковая система митохондрий (восстановление синтеза белка и ферментативных процессов в клетке). Новые сведения получены также В. Я. Карупу об иннервации печени и почек.

Широкое признание со стороны морфологов и клиницистов получили результаты исследований по макро-микроанатомии вегетативной нервной системы, выполненные харьковскими учеными — акад. АН УССР В. П. Воробьевым и его последователями. Используя бинокулярную оптику, гистологическую, гистохимическую и физическую методики исследования (избирательную окраску и фиксацию тканей, просветление и просвечивание, капельную методику и др.), В. П. Воробьев и его ученики (Н. С. Кондратьев, Р. Д. Синельников, Ф. А. Волинский, А. Я. Шабаш, А. Н. Журавлев и др.) создали пространственное (трехмерное) представление о внутренней макро-микроструктуре ткани и органа как целого. Если раньше анатомам были хорошо известны главным образом нервы, подходящие к органу, а представление о строении нервной системы самого органа они пытались получить лишь путем гипотетической его реконструкции по разрозненным гистологическим срезам, то В. П. Воробьев с учениками, разработав и применив новую методику, впервые открыл орган как целостную систему (по его структуре и иннервации). Стремясь выяснить специфику проводников нервных импульсов, В. П. Воробьев один из первых применил вшитые электроды при изучении периферической нервной системы в хроническом опыте. Он был мастером «макро-микроскопического видения» и воспитал немало таких же, как сам, экспериментаторов. В результате макро-микроскопического исследования иннервации сердца человека и других млекопитающих (Ф. А. Волинский, А. Н. Журавлев и др.), птиц (Р. Д. Синельников), земноводных (В. Ануфриев) В. П. Воробьев и его ученики впервые описали нервноузловые сплетения в различных отделах сердца и особенности нервных сплетений и нервных узлов в ряде других органов. Им удалось, исследуя нервную систему сердца человека и других млекопитающих, а также низших позвоночных, не только выявить подходы к сердцу симпатических и парасимпатических нервов, анастомозы между ними и экстраорганные нервные сплетения, но окрасить и дифференцировать в сердце человека шесть внутриорганных (интрамуральных) субэпикардальных нервных сплетений, открыть сплетения нервных узлов в ганглиозных полях сердца и показать детали его проводящей системы. Новые данные были получены также о деталях иннервации мочеполовой системы и лимфоидной ткани кишечника человека и животных. Каждое из частных исследований В. П. Воробьева и его учеников, каждое их обобщение документировалось технически блестяще выполненными анатомическими препаратами и препаратами-диапозитивами.

В. П. Воробьев создал первое отечественное руководство и положил начало первому отечественному многотомному атласу по анатомии человека. В этом фундаментальном руководстве строение органов и систем человека изложено в связи с функцией, индивидуальным и историческим развитием, с широким использованием данных сравнительной анатомии позвоночных. Отличительной чертой и руководства, и атласа является не только широкое биологическое, но отчасти и клиническое освещение макро-микроструктур тела человека.

В. П. Воробьев значительно усовершенствовал искусство бальзамирования тела человека, давшее ему возможность увековечить для человечества образ Великого Ленина. Идеи и методы В. П. Воробьева получили свое дальнейшее развитие на Украине в исследованиях его учеников и последователей, прежде всего в трудах Н. С. Кондратьева (чл.-корр. АН УССР), Ф. А. Волынского и Р. Д. Синельникова.

Н. С. Кондратьев разработал методику элективной окраски вегетативной нервной системы метиленовой синью и нейтральротом, в результате чего он и его ученики (Н. Д. Довгялло, А. П. Лаврентьев и др.) получили новые данные об иннервации кровеносных сосудов органов грудной, брюшной и тазовой полостей и особенно об иннервации сердца у различных наземных позвоночных (основные и переходные формы узловых сплетений). Были открыты дополнительные (коллатеральные) симпатические стволы и установлены связи этих образований с нервными сплетениями смежных органов и заднего средостения. Детально изучены брюшные и тазовые хромафинные включения в параганглиях и их нервные связи со сплетениями смежных органов и заднего средостения. Детально изучены также брюшные и тазовые хромафинные включения в параганглиях и их нервные связи со сплетениями надпочечников и тазовых органов. Таким образом, установлено наличие нервных связей между внутренними органами посредством обширного промежуточного нервного сплетения. Что касается местных рефлекторных связей, то они, по концепции Н. С. Кондратьева, представлены короткими нервными путями, координирующими работу органов и побуждающие их к пластическим перестройкам в онто- и филогенезе.

Окидывая мысленным взором путь, пройденный отечественной морфологией после Великой Октябрьской социалистической революции, невольно поражаешься тому размаху, тем несопоставимым масштабам, которыми характеризуется деятельность современных очагов развития морфологических наук на Украине.

Если в дореволюционный период на Украине было всего три университета, где могли развиваться такие науки, как анатомия, гистология и эмбриология человека и сравнительная анатомия позвоночных, то после Великой Октябрьской социалистической революции свыше тридцати высших учебных заведений Советской Украины (университеты, мединституты, институты физической культуры и сельскохозяйственные) имеют свои весьма продуктивно работающие учебно-научные и морфологические центры. Ведущая роль в развитии теоретической морфологии и биологии вообще в нашей республике принадлежит Академии наук Украинской ССР, являющейся подлинным детищем Великого Октября.

Совершенствуя и обогащая методику и технику исследований, направляя свои усилия на решение важнейших теоретических задач современной морфологии и на практическое применение ее достижений в биологии, медицине, бионике, животноводстве, морфологи Украины смогут внести неоценимый вклад в отечественную и мировую науку. Для достижения этой цели они располагают всеми возможностями.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антипчук Ю. П. 1967. О факторах, определяющих структуру и функцию сосудов малого круга кровообращения у ряда наземных позвоночных. Вестн. зоол., 3.  
Балабай П. П. Морфология и филогенетическое развитие группы бесчелюстных. К.

- Бодрова Н. В. і Краюхін Б. В. 1949. Наукова спадщина О. В. Леонтовича та її значення для розвитку науки. Вісн. АН УРСР, 4.
- Воробьев В. П. 1958. Избранные труды. Л.
- Данилова Е. И. 1965. Эволюция руки в связи с вопросами антропогенеза. К. Збірник, присвячений пам'яті О. В. Леонтовича (1869—1943). К., 1948.
- Карупу В. Я. 1963. Нервы печени и их изменения в различных экспериментальных условиях. Автореф. докт. дисс. К.
- Касьяненко В. Г. 1961а. Научное наследие А. Н. Северцова и вопросы современной эволюционной морфологии. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 41, 11.
- Его же. 1961б. Принципы филогенетического изменения органов и их значение для выяснения физиологических преобразований органов и систем. Зоол. журн., 49, 12.
- Его же. 1967. Значение киевского периода научной деятельности А. Н. Северцова и его киевской школы в развитии эволюционной морфологии. Вестн. зоол., 1.
- К биологии развития сельскохозяйственных птиц. Тр. Ин-та зоол., 1953, 10; 1955, 12.
- Мажуга П. М. 1966. Функциональная морфология кровеносных сосудов конечностей человека и животных. К.
- Манзий С. Ф. 1957. Приспособительная перестройка запястья млекопитающих в процессе эволюции. Зоол. журн., 36, 1.
- Его же. О рессорно-тормозных приспособлениях запястья млекопитающих. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 10.
- Морфологія вегетативної нервової системи в класах і групах хребетних (збірник). К., 1940.
- Третьяков Д. К. 1930. Походження хордових тварин. Зап. фіз.-мат. відділу АН УРСР, 5.
- Его же. 1933. Аккомодационный аппарат глаза медведя. Арх. анат., гистол. и эмбриол., 12, 1.
- Его же. 1935. Видовые отличия аккомодационного аппарата в глазах крупных хищников. Арх., анат., гистол. и эмбриол., 14, 2.
- Его же. 1944. Очерки по филогении рыб. Изд-во АН УССР
- Его же. 1947. Визначник круглоротих і риб УРСР. К.
- Его же. 1951 (1950). Сравнительно-морфологический анализ сейсмочувствительных органов сельдевых. Тр. Ин-та зоол. АН УССР, 5. (Тр. отд. сравнит. морфол.).
- Шмальгаузен И. И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л.
- Его же. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л.
- Dombrowski V. Ein Versuch der Klassifikation der Brust und Bauchmuskeln der Amnioten. Anat. Anz., 70.
- Findley J. A. 1964. Mandibular Joint Pressure. J. Dent Res., 45 (1).
- Woskoboinkoff M. M. 1932. Der Apparat der Kiemenatmung bei Fischen. Zool. Jahrb., 55.

Поступила 18.III 1967 г.