

УДК 611.367.013.019

В. Н. Круцяк, М. Д. Лютик

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ВНЕПЕЧЕНОЧНЫХ ЖЕЛЧНЫХ ПУТЕЙ У НЕКОТОРЫХ ГРЫЗУНОВ (RODENTIA)

У позвоночных животных желчный пузырь является филогенетически очень древним образованием. Уже у некоторых круглоротых (максины, личинки миног) он хорошо развит. Однако у ряда представителей, даже высших позвоночных, этот орган во взрослом состоянии отсутствует (из птиц — у голубиных, попугаев, страусовых, из млекопитающих — у непарнокопытных, даманов, слонов, верблюдов, некоторых грызунов — хомяков, леммингов, крыс). Существует мнение, что отсутствие желчного пузыря у некоторых позвоночных явление вторичное, желчный пузырь у них закладывается в эмбриональном периоде, и ранние стадии его развития протекают так же, как и у других позвоночных (Frankenberger, 1952).

В настоящей работе мы ставили перед собой задачу выяснить — действительно ли у названных выше животных в эмбриональном периоде развития имеет место редукция желчного пузыря. Для этого был исследован эмбриогенез внепеченочных желчных путей белой крысы (*Rattus norvegicus*), у которой, по данным литературы, в постнатальном периоде желчный пузырь отсутствует (Шимкевич, 1912; Карпова, 1960; Лебединец, 1962).

Полагая, что сравнение развития редуцированного органа с развитием гомологичного передуредуцированного органа близкого вида позволит уточнить время и тип редукции, а также выявить изменение органогенеза, являющееся причиной последней, мы исследовали развитие внепеченочных желчных путей у трех близких видов животных, представителей отряда грызунов — белой мыши (*Mus musculus* L.), кролика (*Oryctolagus cuniculus* L.) и морской свинки (*Cavia porcellus* L.).

Работ по эмбриогенезу внепеченочных желчных путей у животных, в частности у грызунов, в литературе мы не встретили. Материалом для исследования послужили зародыши, предплоды, плоды и новорожденные крысы (37), белой мыши (12), кролика (57), морской свинки (76). 114 объектов подвержены гистологическому исследованию, а остальные — препаровке. Серии гистологических срезов изготовляли из парафиновых блоков и окрашивали борным кармином или гематоксилин-эозином. Всех новорожденных и плоды вскрывали, и комплекс внутренних органов фиксировали 10%-ным раствором формалина. После фиксации изучали желчный пузырь и внепеченочные желчные протоки с помощью бинокулярной лупы или микроскопа МБС-1.

Результаты исследования

У всех исследованных животных закладка желчного пузыря представляет собой каудальную часть закладки печени. Последняя появляется весьма рано. Уже у зародышей кролика длиной 3,0 мм на вентральной поверхности кишечной трубки появляется небольшое углубление (рис. 1, а), вдающееся в прилежащую мезенхиму. В дальнейшем (зародыш длиной 4,5 мм) эпителий стенки в области этого углубления быстро

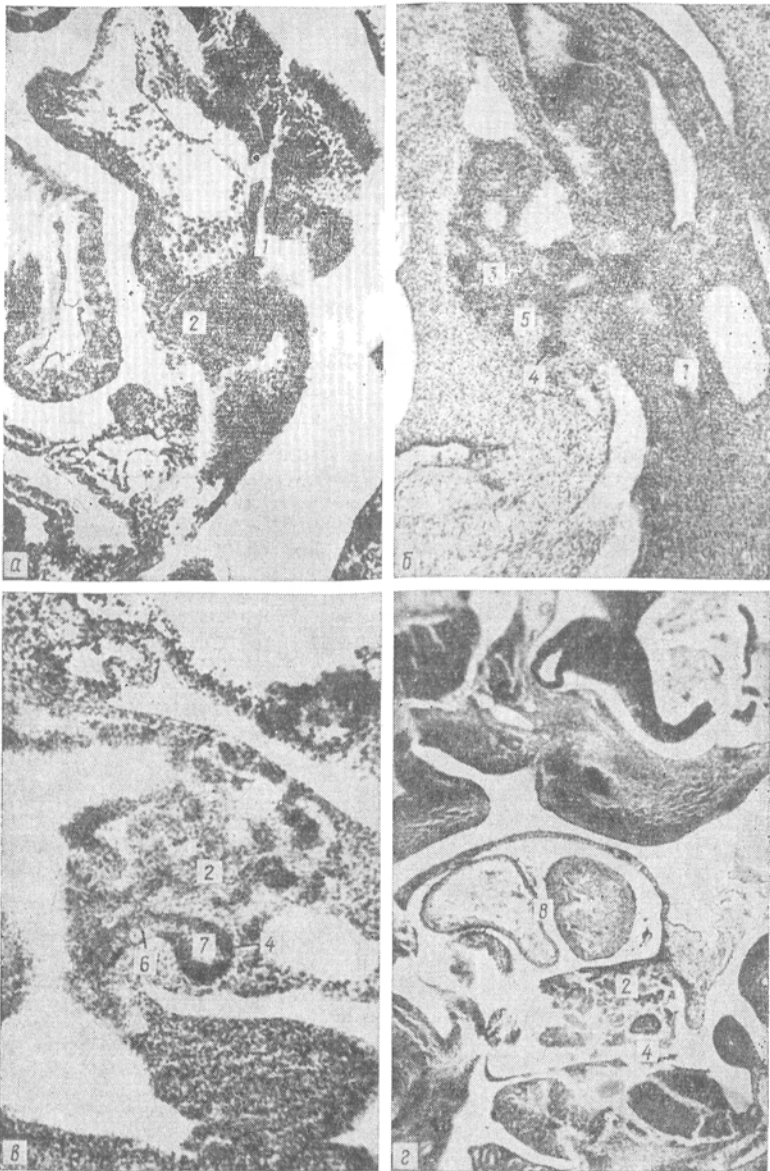


Рис. 1. Сагиттальный срез зародыша кролика:

а — длиной 3,5 мм (об.8, ок.7); б — длиной 7,0 мм (об.8, ок.10); в — длиной 8,5 мм (об.8, ок.10); г — длиной 10,5 мм (об.3, ок.7); 1 — кишечная трубка; 2 — закладка печени; 3 — эпителиальные тяжи закладки печени; 4 — закладка желчного пузыря; 5 — мезенхима; 6 — закладка пузырного протока; 7 — полость желчного пузыря; 8 — закладка сердца.

разрастается, образуя скопление (конгломерат) эпителиальных тяжей, отделенных друг от друга прослойками мезенхимы. В каудальном отделе конгломерата у зародышей кролика длиной 7,0 мм, морской свинки — 7,1—7,5 мм, белой мыши — 6,5 мм, крысы — 6,0 мм намечается несколько эпителиальных тяжей, растущих в вентро-каудальном направлении и отграниченных от соседних тяжей довольно большой прослойкой мезенхимы.

Описанное разрастание эпителиальных клеток, преобразующееся в конгломерат эпителиальных тяжей, представляет собой закладку печени, а каудальная его часть, отделенная прослойкой мезенхимы, — закладку желчного пузыря (рис. 1, б). Закладка желчного пузыря на этой стадии развития у всех исследованных животных состоит из таких же клеток, как и закладка печени, однако клетки, расположенные по

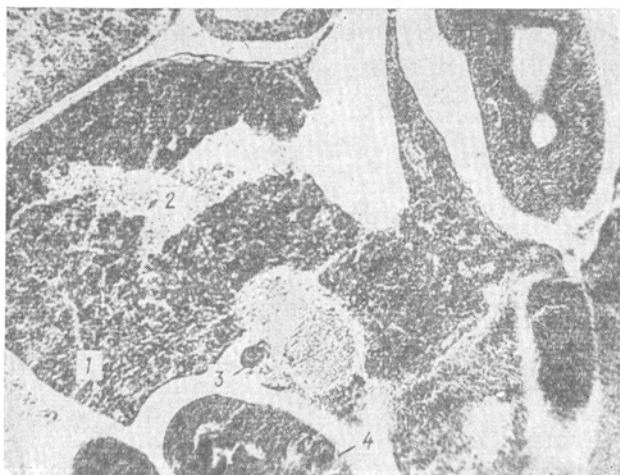


Рис. 2. Сагиттальный срез зародыша белой крысы длиной 9,5 мм (об.8, ок.7):

1 — ткань печени; 2 — венозные полости; 3 — закладка желчного пузыря; 4 — двенадцатиперстная кишка.

периферии зачатка, приобретают определенную ориентированность — ядра их имеют удлинненную форму и расположены в виде частокола — это начало формирования слизистой оболочки.

В дальнейшем, наряду с увеличением размеров печени происходит увеличение и заметные изменения в строении закладки желчного пузыря. У зародышей кролика длиной в 8,5 мм и морской свинки — 7,5 мм в последней появляется ясно выраженная полость (рис. 1, в), которая вскоре уменьшается, а затем совсем исчезает (зародыш кролика длиной 10,5 мм, морской свинки — 10 мм). Уменьшение и исчезновение полости происходит в результате гиперплазии эпителия слизистой оболочки и образования «эпителиальной пробки» (рис. 1, г). У зародышей белой мыши и крысы формирование первичной полости в закладке желчного пузыря нами не отмечено.

Дальнейшее развитие желчного пузыря у изученных животных протекает по-разному. В то время, как у зародышей кролика, морской свинки и белой мыши увеличиваются размеры закладки желчного пузыря, в дорсо-каудальном отделе ее, в месте соединения с закладкой печени, появляется заметное сужение — формируется пузырный проток, у зародышей крысы закладка желчного пузыря перестает увеличиваться (рис. 2), а к концу зародышевого периода (зародыши длиной 11,0—12,0 мм) — полностью исчезает. Начиная с этого периода и до рождения, внепеченочные желчные пути у крысы представлены только общим желчным протоком и внепеченочными отделами основных долевого протоков.

Закладка общего желчного протока у крысы появляется у зародышей длиной 7,0 мм. На этой стадии развития она представляет собой эпителиальный тяж, состоящий из клеток полигональной формы и окруженный слоем мезенхимы. Уже у зародыша длиной 9,5 мм в закладке общего желчного протока появляется полость. Стенка протока состоит из одного ряда эпителиальных клеток кубической формы и слоя мезен-

химы. Проток имеет дугообразный ход и входит в двенадцатиперстную кишку с дорсальной стороны. Внепеченочные отделы основных долевых протоков становятся хорошо различимыми в начале предплодного периода. У предплодов длиной 15,0—16,0 мм они представляют собой эпителиальные тяжи и лишь в верхнем отделе имеют полость, выстланную двухрядным цилиндрическим эпителием. Начиная с предплодов длиной

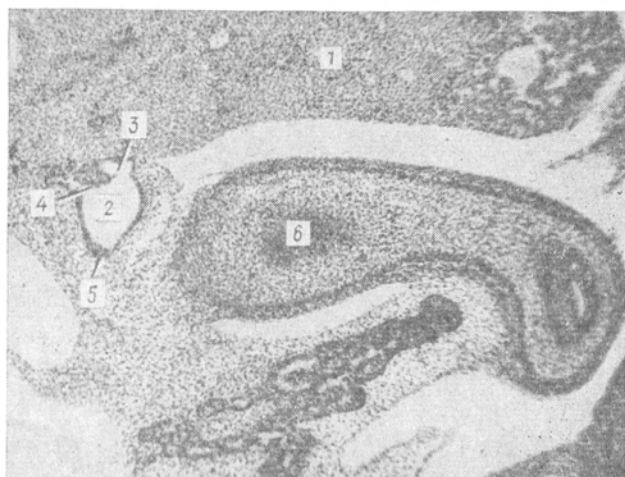


Рис. 3. Сагиттальный срез предплода белой крысы длиной 22,0 мм (об.8):

1 — ткань печени; 2 — цистерна; 3 — общий проток обеих левых, квадратной и правой медиальной долей; 4 — проток хвостатой доли печени; 5 — общий желчный проток; 6 — двенадцатиперстная кишка.

17,0 мм, в долевых протоках на всем протяжении имеется гладкостенный канал. Стенка его состоит из одного ряда эпителиальных клеток цилиндрической формы и слоя мезенхимы.

К концу предплодного периода у крысы заметно расширяются внепеченочные желчные протоки. Место их соединения приобретает вид цистерны (рис. 3), стенка которой имеет такое же строение, как и основные протоки. В этот же период появляются мышечные элементы в стенке общего желчного протока. У плодов и новорожденных крысят внепеченочные желчные пути представлены общим протоком обеих левых долей, протоком квадратной и правой медиальной долей и общим протоком правой латеральной и хвостатой долей печени. Место их слияния, как и в предплодном периоде, представляет собой цистерну, размеры которой значительно увеличились. Из цистерны начинается общий желчный проток. В нем можно выделить наддвенадцатиперстную, позадидвенадцатиперстную, панкреатическую и внутрисстеночную части. Последняя окружена мышечным сфинктером. Цистерна и желчные протоки имеют одинаковое строение. Стенка их состоит из слизистой, представленной однорядным цилиндрическим эпителием, мышечной и наружной оболочек.

Аналогичные расширения (цистерны) в области слияния долевых протоков у половозрелых животных, не имеющих желчного пузыря (крыса, лошадь), описывают З. С. Хлыстова (1947), Н. Г. Лебединец (1962). По данным З. С. Хлыстовой, микроскопическое строение стенки этой цистерны одинаково с таковым желчного пузыря, физиологически в ней, как и в желчном пузыре, происходит сгущение желчи.

У остальных исследованных животных дальнейшее развитие желчных путей протекает как и у других млекопитающих. У кролика, начиная с зародышей длиной 17,4 мм, морской свинки — 14,5 мм, белой мыши — 9,0 мм происходит формирование вторичной полости желчного пузыря и желчных протоков. В «эпителиальной пробке» в этот период во многих местах одновременно появляются множественные, различные

по размерам, полости (на срезах — просветы), отделенные друг от друга эпителиальными мостиками (участками нерастворенной «пробки»), а у морской свинки — и небольшими прослойками мезенхимы (рис. 4). Полости выстланы двухрядным (в некоторых местах — трехрядным) эпителием, высота клеток которого неодинакова и колеблется в пределах от 20 до 30 мкм. Слияние всех этих множественных полостей и образова-

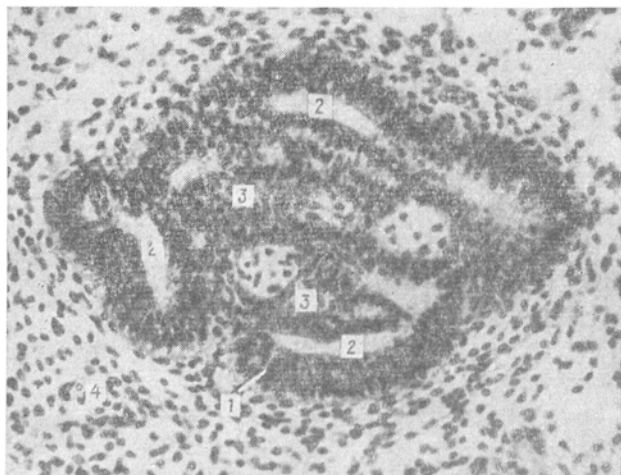


Рис. 4. Фронтальный срез желчного пузыря зародыша морской свинки длиной 16,0 мм (об.8, ок.10):

1 — слизистая оболочка желчного пузыря; 2 — просветы желчного пузыря; 3 — прослойки мезенхимы; 4 — мезенхимная оболочка.

ние единой вторичной полости у морской свинки и белой мыши заканчивается к концу зародышевого периода, у кролика — к концу предплодного периода. С этого периода и до рождения эпителий слизистой оболочки пузыря однорядный цилиндрический. Мышечная оболочка желчного пузыря развивается из внутреннего слоя мезенхимы и хорошо различима у плодов кролика длиной 46 мм, морской свинки — 40 мм, белой мыши — 18 мм. На всем протяжении внутриутробного развития у этих животных слизистая оболочка желчного пузыря складок не образует, поверхность ее гладкая. У плодов морской свинки длиной 40,0 мм появляются единичные железы слизистой оболочки желчного пузыря в виде впячиваний эпителия в подлежащую мезенхиму. Они имеют шаровидную или колбовидную форму и локализуются преимущественно в области тела и шейки пузыря. Стенка последнего в области расположения желез значительно утолщена.

На ранних стадиях развития закладка желчного пузыря у всех изученных животных расположена на висцеральной поверхности печени. С ростом зародыша эта закладка постепенно окружается быстро разрастающейся тканью печени и, начиная с зародышей кролика длиной 14,0 мм, морской свинки — 17,4 мм, белой мыши — 13,0 мм, находится в глубокой борозде печени между правой и левой внутренними долями, у морской свинки — между квадратной и правой внутренней долями. У кролика квадратная доля появляется у зародышей длиной 25,0 мм.

Дно желчного пузыря достигает вентральной поверхности печени у зародышей морской свинки длиной в 17,4 мм, у белой мыши оно выходит на диафрагмальную поверхность у плодов длиной 18,0—20,0 мм, а у кролика — не доходит до последней даже к моменту рождения. У плодов и новорожденных белой мыши желчный пузырь и его проток непосредственно с тканью печени не соприкасаются, а покрыты со всех сторон серозной оболочкой и имеют короткую брыжейку, фиксированную в глубине ложа пузыря.

На ранних стадиях развития (у кролика длиной до 20,0 мм, морской свинки — до 16,0 мм, белой мыши — до 13,0 мм) желчный пузырь имеет цилиндрическую форму, затем у кролика и белой мыши приобретает эллипсоидную, а у морской свинки — колбообразную форму. Пузырный проток развивается из суженной части закладки желчного пузыря (зародыши кролика длиной 8,5 мм, морской свинки — 9,0 мм, белой мыши — 6,5 мм). На всем протяжении утробного развития он является прямым продолжением шейки пузыря и изгибов не образует.

Общий желчный проток у плодов и новорожденных кроликов формируется из слияния пузырного протока с 4 желчными протоками — основным протоком правой медиальной доли, левым печеночным протоком, основным протоком сосцевидного отростка и общим протоком правой латеральной доли и хвостового отростка. Общего печеночного и правого протоков у плодов и новорожденных нет. У плодов и новорожденных морской свинки и белой мыши общий желчный проток формируется из слияния пузырного протока, общего протока левых внутренней и наружной и общего протока правой наружной, внутренней и каудальной долей печени.

Заключение

У грызунов, как и у других млекопитающих, закладка желчного пузыря появляется на весьма ранних стадиях развития и происходит из каудального отдела закладки печени (Масловский, 1866; Герке, 1957; Кнорре, 1959; Круцяк, 1964). Первые стадии развития внепеченочных желчных путей у всех изученных нами животных протекают одинаково. Однако уже в конце зародышевого периода у крысы, в отличие от других животных, происходят резкие изменения эмбриогенеза желчных путей — закладка желчного пузыря перестает увеличиваться, а вскоре и совсем исчезает, в месте слияния долевых протоков происходит заметное расширение — формируется цистерна.

Проведенные исследования подтверждают предположение Франкенбергера о том, что отсутствие желчного пузыря у некоторых животных — явление вторичное. Анализируя процесс развития желчного пузыря у крысы, мы пришли к заключению, что в данном случае имеет место явление редукции по типу афанизии (терминология А. Н. Северцова, 1931).

ЛИТЕРАТУРА

- Герке П. Я. Частная эмбриология человека. Рига, Изд-во АН ЛатвССР, 1957, с. 248.
 Карпова П. В. Анатомия желчевыводящей системы позвоночных животных. В кн.: Строение, кровоснабжение и иннервация внутренних органов. Сталинград, 1960, ч. I, с. 445.
 Кнорре А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека с элементами общей, сравнительной и экспериментальной эмбриологии. Л., Медгиз, 1959, с. 223.
 Круцяк В. Н. Внутривутробное развитие желчного пузыря у человека. Автореф. канд. дис. Рига, 1964, с. 19.
 Лебединец Н. Г. Внутривутробные желчные протоки человека и некоторых животных. Автореф. канд. дис. Харьков, 1962, с. 15.
 Масловский А. Курс истории развития животных. Харьков, 1866, с. 93.
 Северцов А. Н. Этюды по редукции органов позвоночных животных. Собрание сочинений, т. III, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1931, с. 453.
 Хлыстова З. С. Желчевыводящие пути лошади.— Труды Чкалов. сельскохоз. ин-та, 1947, т. III, вып. 2, с. 233.
 Шимкевич В. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. СПб.— М., 1912, с. 464.
 Frankenberger Z. Embryologie. Praga, 1952, s. 146.