

62. *Tang D. G.* Understanding cancer stem cell heterogeneity and plasticity. *Cell Res.* 2012; 22(3): 457–472. DOI: 10.1038/cr.2012.13
63. *Rehman S. K., Haynes J., Collignon E., et al.* Colorectal Cancer Cells Enter a Diapause-like DTP State to Survive Chemotherapy. *Cell.* 2021; 184(1): 226–242. e21. DOI: 10.1016/j.cell.2020.11.018
64. *Шевлюк Н. Н., Стадников А. А.* Взаимодействие про- и эукариот и проблемы биологии тканей // *Морфология.* 2015. Т. 148. № 5. С. 7–13.
65. *Белоусов Л. В., Логвенков С. А., Штейн А. А.* Математическая модель активной биологической сплошной среды с учетом деформаций и переупаковки клеток // *Известия Российской академии наук. Механика жидкости и газа.* 2015. № 1. С. 3–14.
66. *Белоусов Л. В.* О работах лаборатории биофизики развития кафедры эмбриологии МГУ // *Онтогенез.* 2017. Т. 48. № 1. С. 4–7.

УДК 611.013

*Данилов Р. К., Комарова А. С., Жеглова М. Ю., Одинцова И. А.*

## **К ВОПРОСУ О ТКАНЕВЫХ ПРОИЗВОДНЫХ КЛОАКИ ПОЗВОНОЧНЫХ**

*Военно-медицинская академия имени С. М. Кирова, Санкт-Петербург,  
Российская Федерация*

---

*Аннотация.* Целью работы является рассмотрение общетеоретических вопросов формирования эпителиальных производных клоаки у некоторых позвоночных и человека.

Методика работы заключается в гистологическом анализе выстилки клоаки у лягушек, эмбрионов кур; изучении серийных срезов зародышей крыс, а также плодов человека.

Основные результаты работы показали, что у клоакальных позвоночных в составе клоаки находятся стволовые клетки эпидермальной природы, которые входят в состав эпителия мочевого области клоаки. У высших позвоночных эпителий, характерный для мочевого части клоаки низших позвоночных, относится к образованию с провизорной (временной) дифференцировкой. Последний участвует в формировании межэпителиальных границ дефинитивных эпителиев кожного, кишечного и целомического типов в качестве связующего образования. Критические периоды развития во время сосуществования провизорного и дефинитивных эпителиев могут служить причиной аноректальных, аноуретральных, ановагинальных аномалий развития, источником развития выстилки параректальных свищей, а также единичных базальных (резервных) клеток эпителия шейки матки в постнатальном развитии человека.

*Ключевые слова:* клоака, энтодерма, эктодерма, провизорная и дефинитивная дифференцировка эпителия.

*Danilov R. K., Komarova A. S., Zheglova M. Y., Odintsova I. A*

## ON THE QUESTION OF TISSUE DERIVATIVES OF THE VERTEBRATE CLOACAE

*S. M. Kirov Military Medical Academy, St. Petersburg, Russian Federation*

*Abstract.* The aim of the work is to demonstrate the general theoretical issues of the formation of epithelial derivatives of the cloacae in some vertebrates and human.

The methodology of the work consists in the histological analysis of the cloaca lining in frogs, chicken embryos; the study of serial sections of rat embryos, as well as human fetuses.

The main results of the work showed that cloacal vertebrates contain epidermal stem cells in the cloacae, which are part of the epithelium of the urinary region of the cloacae. In higher vertebrates, the epithelium characteristic of the urinary part of the cloacae of lower vertebrates refers to a formation with provisory (temporary) differentiation. The latter participates in the formation of the interepithelial boundaries of the definitive epithelium of the cutaneous, intestinal and coelomic types as a binding formation. Critical periods of development during the coexistence of the provisory and definitive epithelium can cause anorectal, anourethral, anovaginal developmental anomalies, a source of development of the lining of pararectal fistulas, as well as single basal (reserve) cells of the cervical epithelium in postnatal human development.

*Keywords:* cloacae, endoderm, ectoderm, transient and definitive differentiation of the epithelium.

### ВВЕДЕНИЕ

Вопросы развития каудальной части позвоночных и человека не вполне ясны в связи с эволюционным усложнением строения и преобразования клоаки, что лежит в основе формирования пороков развития [1–5]. Сложность раскрытия механизмов формирования пороков аноректального и маточно-влагалищного каналов связано с тем, что у высших позвоночных и человека клоака формируется на ранних стадиях развития и подвергается сегментации на анально-прямокишечную, мочевую (уретра и мочевой пузырь), и влагалищную (в развитии женского полового тракта) части. Механизмы этой сегментации разными авторами объясняются по-разному [6]. Меньше внимания уделяется сравнительно-гистологическому анализу выстилки, возникающей при сегментации клоаки, у низших и высших позвоночных. Эволюционные изменения строения каудальной части позвоночных протекают в следующей последовательности: формирование клоаки — общей эпителиально-мышечной трубки для кишечного содержимого, мочи и выделения яиц во внешнюю среду организма; разделение клоаки для выделения содержимого кишечника, развитию путей транспорта мочи, формированию маточно-влагалищного канала (в женской половой системе). Наиболее сложным и, на наш взгляд, эволюционно не полностью завершенным, является временной период, когда происходит разделение общей клоаки, что в дальнейшем обуславливает разнообразные аномалий, встречающиеся в хирургической практике [7, 8]. Основанием для высказанного выше суждения послужил ряд экс-

периментальных гистологических исследований, проведенный авторами, учитывающий эволюционное изменение строения каудального отдела у земноводных, птиц, млекопитающих и человека по материалам собственных и кафедральных эмбриологических коллекций.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В ходе работы были изучены генетически различные эпителии аноректального канала в эмбриональном гистогенезе у животных с разной степенью эволюционного развития (амфибии — лягушка травяная (*Rana temporaria*), взрослые особи; птицы — домашняя курица (*Gallus domesticus* L.) порода русская белоснежная, зародыши разных сроков развития; млекопитающие — крыса лабораторная белая (*Ratus Ratus* L.), зародыши разных сроков развития). В экспериментальной работе были использованы эмбрионы человека (парафиновые блоки для приготовления гистологических препаратов), полученные из архива кафедры гистологии с курсом эмбриологии. Исследовалась каудальная часть конечной кишки и клоака. Все препараты изготавливались по стандартной гистологической методике и окрашивались гематоксилином и эозином, гистохимическими методами (по Массону, по Шабадашу). Срезы изучали под световым микроскопом Zeiss Scope A 1 с использованием камеры Axioscam ERc 5s и программы ZEN 2.3.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отправной точкой для гистологического анализа выстилки клоаки послужили данные о строении клоаки у лягушек, завершивших метаморфоз. Так, дистальная часть кишечной трубки условно разделена (в орально-каудальном направлении) на три гистотопографические части: кишечная (конечная кишка) часть толстой кишки, мочева и кожная. Мочевая часть, или уродеум, выстилается двухслойной (многорядной) эпителиоидной структурой, которая отличается по ряду морфометрических параметров клеток как от однослойного столбчатого кишечного эпителия, так и многослойного плоского кожного эпителия. Клетки выстилки мочевой части клоаки характеризуются гетероморфией, базофильной окраской ядер, в которых ядрышки практически не определяются, а цитоплазма окрашивается интенсивнее по сравнению с цитоплазмой кератиноцитов и энтероцитов (*рис. 1, а*).

При этом четко определяются линии разграничения между выстилкой уродеума и разными типами (энтеродермальным и эпидермальным) эпителиями. Всё это указывает на различные гистогенетические источники, которые принимают участие в развитии выстилки клоаки амфибий.

У высших клоакальных позвоночных (на примере развития эмбрионов кур) прослежена выстилка клоаки, которая также включает три участка, охарактеризованные выше. У 13-суточных зародышей наблюдаются структуры, характерные для вполне дифференцированного состояния клоаки. Анальный канал выслан многослойным эпителием кожного типа. Мочевая часть клоаки (уродеум) выстилается двухслойной эпителиоидной структурой, и далее в оральном направлении кишечная часть клоаки (копродеум) выстилается эпителием кишечного типа. В участках формирования границ между кишечной и мочевой частью, а также между мочевой и кожной выявляются линии

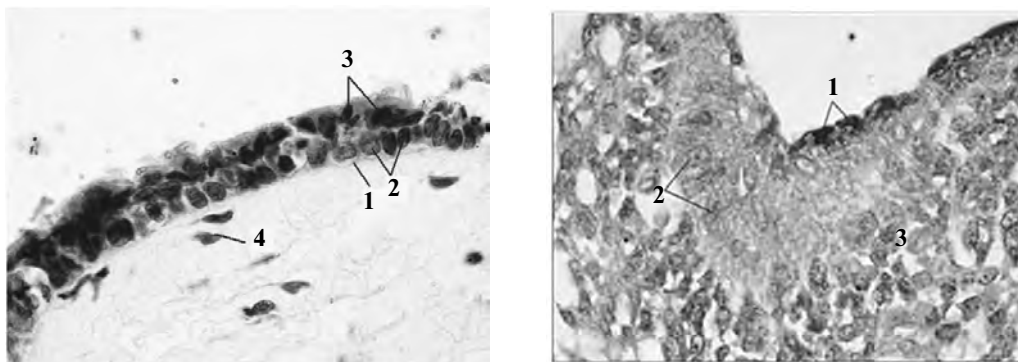
разграничения между различными видами эпителиев. Выстилка мочевого части (уродеума) клоаки представлена двумя слоями, а в некоторых местах двумя рядами гетероморфных базофильных клеток. При малых увеличениях микроскопа это проявляется в виде базофильной полоски, расположенной между двумя общепризнанными типами эпителиев и играет роль связующей (переходной) гистологической структуры. Базофильная полоска состоит из базально- и поверхностно расположенных клеток с гиперхромными ядрами. По сравнению с ядрами эпителиоцитов кожного и кишечного типов вышеупомянутые ядра имеют различную форму: овальную, округлую, столбчатую. Преимущественно ядра клеток поверхностного слоя, расположенные ближе к просвету, имеют вытянутую форму (палочковидную), а ядра клеток, расположенные ближе к базальной мембране, имеют разнообразную форму: округлую, веретеновидную, столбчатую. У 18-суточных куриных зародышей выстилка уродеума несколько изменяется. Базальный слой представлен клетками с крупными округлыми светлыми ядрами, в которых нередко встречаются митозы. Также среди базальных клеток встречаются и апоптотически измененные ядра. Поверхностно расположенные клетки содержат гиперхромные ядра овальной формы с хорошо выраженным ядрышком. Все эти признаки указывают на структурные изменения клеток в составе базофильной полоски. Можно отнести их к адаптивным или предположить о разных источниках развития клеток, формирующих поверхностный и базальный слой.

Таким образом, выстилка мочевого части клоаки у эмбрионов птиц представлена гетероморфными клетками, сходными по строению с таковыми у половозрелой лягушки, но претерпевающие адаптивные перестройки перед вылуплением. По характеру своего строения базофильная полоска ближе к эпителиальным тканям. Но типовая принадлежность этого эпителия является предметом дискуссии. Важно подчеркнуть, что при этом сохраняются линии разграничения между общепризнанными типами эпителиев и базофильной (связующей) полоской. Это свидетельствует в пользу различных генетических источников развития трех составных частей выстилки клоаки.

У млекопитающих эволюционно произошли наиболее существенные гисто- и органогенетические изменения в строении каудального отдела. В частности, разделение путей выделения содержимого кишечника, продуктов секреции почек, зачатия, вынашивания и рождения плодов. Сложно трактуются механизмы разделения ранней клоаки на ректальную, маточно-влагалищную и уретральную части. Ни одна из гипотез удовлетворительно не объясняет, как это происходит и каковы источники развития пограничных тканей, участвующих в формировании упомянутых выше частей ранней клоаки [6, 8].

Последовательное изучение серийных срезов зародышей крыс, а также плодов человека позволяет сделать заключение о существовании нескольких временных этапов, приводящих к разделению путей эвакуации кишечного содержимого, мочевых продуктов и формирования маточно-влагалищного канала.

Так, у 9-суточных зародышей крысы в каудальной части тела формируется малозаметная инвагинация эктодермального покрова в подлежащую мезенхиму, что свидетельствует о появлении клоакальной перепонки (*рис. 1, б*).



*Рис. 1: а* — эпителиальная выстилка вентральной стенки мочевоы (переходной) части клоаки лягушки: 1 — базальная мембрана; 2 — базальные эпителиоциты; 3 — парабазальные эпителиоциты; 4 — клетки фибробластического дифферона. Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 1000; *б* — клоакальная перепонка 9—10-суточного зародыша крысы: 1 — темные вытянутые клетки перидермы; 2 — ядра столбчатых клеток, окружающие клоакальную перегородку; 3 — клетки мезенхимы. Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 1000

Последняя в области инвагинации представлена высокой концентрацией мезенхиоцитов, длинная ось ядер которых имеет направленный в сторону инвагинации вектор. Клеточный материал инвагинации включает гетероморфные клетки в виде плоских клеток с гиперхромными ядрами, лежащими на поверхности покрова и расположенными под ними клетками с округлыми ядрами с неупорядоченной локализацией длинной и короткой осей ядер. Окраска ядер также не является монотонной. В целом два слоя клеток сходны по строению с клетками покрова зародыша в области, отдаленной от инвагинации, за исключением поверхностно расположенных клеток с гиперхромными ядрами, сходными с некротически или апоптотически измененными клетками. При этом определяется базальная мембрана, что свидетельствует о том, что в области инвагинации протекает гистогенез эпителия кожи, включающий более дифференцированные уплощенные и упорядоченно расположенные клетки перидермы и базально расположенные, но гетероморфные округлые клетки — производные эктодермы. В окраске по Массону здесь различаются гомогенно темные ядра и ядра со светлой кариоплазмой с сетевидно распределенным хроматином. Область формирующейся клоакальной перепонки хорошо кровоснабжается, по направлению к эпителиальной инвагинации распространяются пучки безмиелиновых нервных волокон. Вблизи инвагинации (клоакальной перепонки) базальную мембрану эпителия покрова подстилает клиновидный базофильно окрашенный тяж овальных и круглых клеток, среди которых располагаются многочисленные кровеносные капилляры (параклоакальная пластинка). Эти данные и топография пластинки предполагает участие аллантаоиса в формировании параклоакальной пластинки в области инвагинации. В последней различаются вентральная и дорсальная части. Особенностью клеточного состава области инвагинации в ее дорсальной части является то, что со стороны мезенхимы инвагинация клоакальной перепонки окружается светлыми ядрами столбчатого эпителия, которые с большой вероятностью следует отнести к сечению формирующейся (начальной стадии) ректальной зоны задней кишки.

Об этом свидетельствует и поперечное сечение задней кишки, расположенное на некотором отдалении от инвагинации. Таким образом, по составу гистологических элементов в области дистальной части инвагинации (клоакальной перепонки) различаются клетки как эктодермального, так и энтеродермального происхождения, а также мезенхимы.

При сечении ближе к вентральной области зародыша в мезенхиме обнаруживается сечение трубчатого образования с расширенным просветом (рис. 2). Здесь обнаруживаются более развитые гистологические и хорошо диагностируемые элементы, в частности, мезонефральный проток. Это указывает на то, что данное трубчатое сечение представляет собой мочевую часть клоаки, или мочеполовой синус (МПС). Опережающее развитие МПС (по сравнению с аноректальной частью) связано с развитием первичной почки, ее протока и экскрецией метаболитов, которые обнаруживаются в полости МПС. Важно отметить, что между многорядной (многослойной) эпителиоидной выстилкой МПС и однослойным эпителием протока мезонефроса формируется линия разграничения.

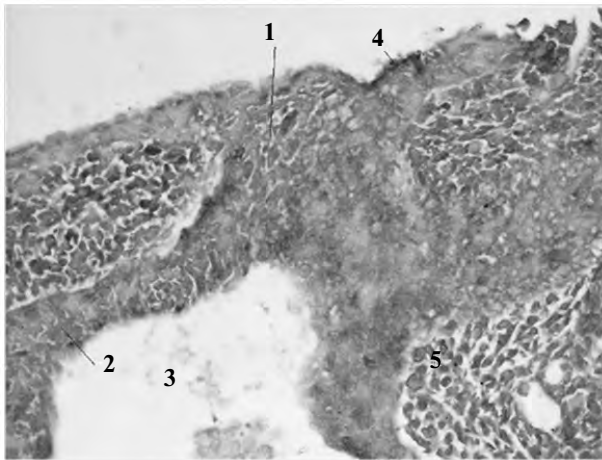


Рис. 2. Область формирования мочеполового синуса/клоаки 9-суточного зародыша крысы:

1 — светлые, рыхло расположенные клетки; 2 — плотно расположенные клетки выстилки МПС; 3 — полость МПС; 4 — темные ядра перидермы; 5 — мезенхима.

Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 400

Это свидетельствует о разных источниках развития как клеток МПС, так и эпителия протока мезонефроса, а также подтверждает вывод об участии функционирующего мезонефроса в опережающем формировании клоаки в ее мочевой части. Двухслойная (многорядная) эпителиоидная выстилка МПС характеризуется гетероморфией плотно прилежащих друг к другу клеток без видимых специализированных контактов. Среди клеток различаются единичные плоские поверхностные клетки, содержащие гиперхромные ядра; ряд столбчатых клеток (по форме строения ядра), расположенный на базальной мембране, ряд клеток с овоидными и круглыми ядрами, расположенный над столбчатыми клетками базального слоя. При окраске по Массону ядра клеток различаются по степени гиперхроматизации (от умеренной до сильной).

Анализ клеточного строения выстилки МПС не позволяет однозначно утверждать об ее энтеродермальной природе. Можно предположить, что, согласно данным о кранио-каудальном градиенте дифференцировки тканей организма, в каудальной части покрова зародыша располагаются прогениторные клетки в состоянии незавершенной тканевой дифференцировки [9, 10]. Иными словами, клеточная выстилка МПС относится к малодифференцированному образованию. Описанная выше гетероморфия клеток выстилки допускает участие в ее формировании клеток различного генеза. Однако общий план строения выстилки МПС больше характеризует ее как производную эктодермы с промежуточными морфофункциональными характеристиками, что характерно для лабильной стадии тканевой дифференцировки. Это лежит в основе гипотезы о временной (провизорной) дифференцировке эпителиоидной выстилки МПС, не прошедшей полностью ступенчатые фазы тканевой дифференцировки. В эмбриогенезе существование малодифференцированного эпителиоидного образования как промежуточного (провизорного) необходимо для формирования связей между двумя гистогенетически детерминированными типами эпителиев (экто- и энтеродермальными).

У зародышей поздних стадий развития активно протекает стадия формирования кожно-кишечного контакта. Наблюдаются булавовидные выпячивания многослойного эпителия в сторону кишечного эпителия, единичные клеточные скопления базофильных клеток (производных клоаки) в области контакта кожного и кишечного типов эпителиев. Это свидетельствует о постепенном исчезновении провизорного эпителия в качестве связующего и переходе к стадии формирования эпидермально-энтеродермального соединения. В области контакта традиционных эпителиев возникает реакция со стороны системы крови в виде скоплений нейтрофильных и эозинофильных гранулоцитов. Участие энтодермы не оспаривается в отношении эпителия каудальной кишки до места контакта с клоакальной перепонкой. Аллантаис как часть стенки каудальной кишки тесно взаимодействует с клоакальной перепонкой в области ее инвагинации в мезенхиму. Это может лежать в основе интерференции детерминации двух источников (эктодермы и энтодермы), что допускается гистологами отечественных школ [4]. Следует также учитывать микроокружение, создаваемое в каудальной части зародыша за счет сосудов и иннервации [5]. По материалам исследования предполагается, что в процессе эволюции у клоакальных позвоночных произошло изменение хода развития клоаки и ее тканевые элементы у высших позвоночных и человека приобрели характер провизорных (временных), которые сохранились в виде временных структур в составе эпителиальной выстилки урогенитальной и аноректальной частей. Основная роль данного эпителия — обеспечить контакт традиционных производных кишечной и кожной частей выстилки соответствующих путей, после чего следует исчезновение данной структуры. При этом не исключается сохранение клеток названных провизорных частей клоаки и в дефинитивном состоянии организма, что является источником развития патологического гистогенеза. Гипотеза о провизорном характере выстилки МПС подтверждается обнаружением гистологических элементов МПС в составе выстилки как аноректального, так и маточно-влагалищного трактов в эмбриогенезе человека. Во втором триместре особенностью формирования аноректального тракта человека является наличие многочисленных углублений и ветвлений эпителия

промежуточной (переходной) зоны, которые закладывают будущую архитектуру ректальных синусов (рис. 3, а).

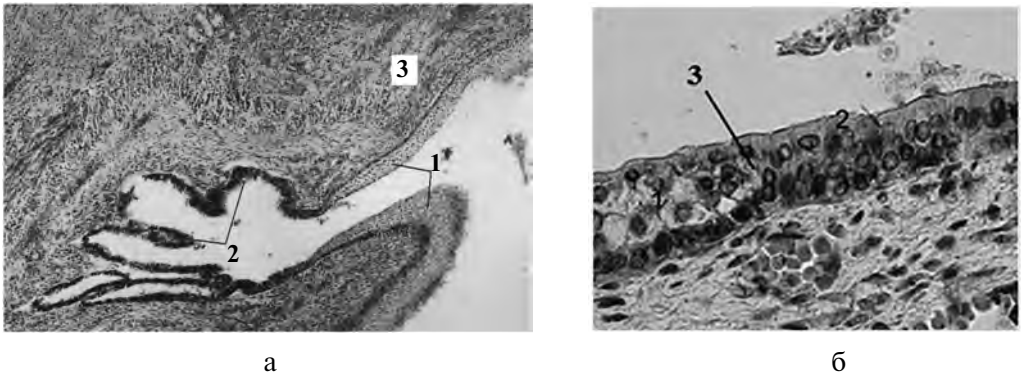


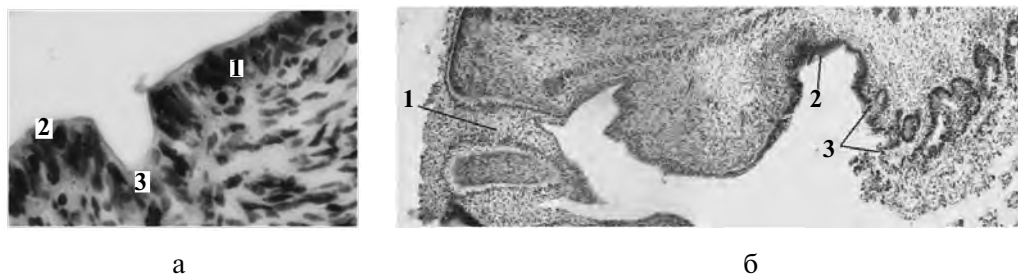
Рис. 3: а — ректальные синусы аноректального тракта плода человека 17—18 недель развития: 1 — кожная часть; 2 — эпителий ректальных синусов; 3 — соединительная ткань и область развития анального сфинктера. Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 100; б — зона контакта эпителия кожного типа и эпителия промежуточной (переходной) зоны аноректального тракта 17-недельного плода человека: 1 — эпителий кожной части; 2 — эпителий переходной части; 3 — зона соприкосновения эпителиев (стрелка). Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 1000

При обработке по Шабдашу обнаруживается резкое преобладание окраски поверхностного слоя кожного эпителия в воронкообразном углублении. Однако в переходной части, которая выстлана двухслойным (многорядным) эпителием, и в части кишечного эпителия интенсивность окраски эпителиоцитов снижается, как и в эпителиальной выстилке ректальных синусов. Строение эпителиев в области контактов разных видов эпителия дополняет общую картину формирования аноректального тракта человека. Так, на стыке многослойного кожного эпителия и эпителия промежуточной (переходной) части тракта существует зона контакта эпителиев без признаков плавного перехода одного вида эпителия в другой. При этом четко заметна разница как в строении эпителиев, так и в окраске цитоплазмы эпителиоцитов. Утолщенный эпителий воронкообразной части ануса постепенно формирует тонкий клиновидный «язычок», по толщине сопоставимый с толщиной эпителия переходной зоны (рис. 3, б).

В оральном направлении формировалась следующая зона контакта — между эпителием переходной зоны и эпителием прямокишечной части аноректального тракта (рис. 4, а, б). Здесь также не наблюдались плавные переходы, а формировался стык двух эпителиев.

Таким образом, формирование аноректального тракта у человека является результатом следующих гистогенетических явлений. Формирование инвагинации эпителиев кожного типа, который взаимодействует с эпителием переходной зоны тракта, отличающегося по строению, тинкториальным свойствам клеток, протяженностью от типичного эпителия кожного типа. Отсутствием признаков плавного перехода между эпителиями разных зон (кожной, переходной, кишечной). Это предполагает, что эпителий переходной зоны является частью эволюционно сформированного механизма, который наблюдается у клоачных земноводных и





*Рис. 4:* *а* — контакт эпителия промежуточной (переходной) зоны и зоны кишечного эпителия 17-недельного плода человека: 1 — двухслойный (многорядный) эпителий промежуточной (переходной) части; 2 — кишечный эпителий с формирующимися криптами; 3 — зона контакта эпителиев. Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 1000;  
*б* — строение прямой кишки 17-недельного плода человека: 1 — эпителий кожной части; 2 — эпителий переходной части; 3 — эпителий кишечной части; микрофотопанорама. Окраска: гематоксилин и эозин. Ув. 100

птиц и разделяет аноректальный тракт на три зоны — копродеальную, уродеальную и проктодеальную части. По мере адаптивных изменений протяженность переходной зоны уменьшается вплоть до исчезновения, а в зоне контакта присутствуют только производные экто- и энтодермы. Это свидетельствует о провизорном (временном) характере эпителия переходной зоны в эмбриогенезе.

В основе развития маточно-влагалищного тракта у млекопитающих и человека также лежат закономерные процессы взаимодействия генетически разных типов эпителиев — эпидермального и целомического. В эмбриогенезе у человека при формировании маточно-влагалищного тракта связующим звеном между эпителиями кожного и целомического типов является многослойная гетероморфная эпителиоидная выстилка (переходная зона), производная клеток мочеполювого синуса (МПС). В дальнейшем протяженность этой выстилки уменьшается вплоть до исчезновения, и у плодов 25–30 недель развития определяется стык между кожным и целомическим эпителиями в области шейки матки [11, 12]. Однако на границе двух эпителиев сохраняются отдельные клетки в виде дисперсной клеточной системы. Последние в клинической литературе принято называть «резервными» клетками, которые при неблагоприятных условиях могут стать источником развития патологических процессов [11].

Следовательно, эпителиоидная выстилка переходной зоны как в маточно-влагалищном, так и аноректальном трактах является производным выстилки мочеполювого синуса. Это подтверждает концепцию об участии последнего в формировании связей матки и каудальной кишки с внешней средой в качестве провизорной.

Концепция о провизорных образованиях в эмбриогенезе позвоночных, высказанная Н. Г. Хлопиным [13], плодотворно развивается сибирскими гистологами на примере развития органов мочевой системы и возведена в принцип развития не только органов, но и тканей [14]. Однако трактовка принципа провизорности требует дальнейшей проработки на примере развития различных тканевых систем. На основе собственных данных, проведенных в сравнитель-

но-эволюционном аспекте, авторы склоняются в пользу гипотезы о том, что значительные эволюционно обусловленные преобразования клоаки высших позвоночных и человека остаются незавершенными. Это лежит в основе пороков развития рассмотренных систем организма. В то же время концепция о существовании провизорных образований, формирующих связи внутренних органов с внешней средой, позволяет по-новому оценить гипотезы о метаризисе и метаплазии как механизмах развития некоторых производных клоаки и дифференцировки производных МПС в постнатальном гистогенезе [12, 15].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Методы эволюционно-гистологического анализа гисто- и органогенеза, разработанные отечественными исследователями А. А. Заварзиным и Н. Г. Хлопиным [13, 16, 17], являются основой для дальнейшего расширения объема методических приемов, которые позволят выявить генетические предпосылки перестройки клоаки в ряду позвоночных, помогут в поиске диагностических маркеров для раннего обнаружения врожденных пороков развития мочеполовой и аноректальной областей у человека.

### ЛИТЕРАТУРА

1. *Пэттен Б. М.* Эмбриология человека. М.: Мир, 1959. 468 с.
2. *Кнорре А. Г.* Краткий очерк эмбриологии человека. Л.: Медгиз, 1967. 222 с.
3. *Кнорре А. Г.* Эмбриональный гистогенез. Л.: Медицина, 1971. 432 с.
4. *Борисов И. Н., Дунаев П. В., Бажанов А. Н.* Филогенетические основы тканевой организации. Новосибирск: Наука, 1986. 242 с.
5. *Волкова О. В., Боровая Т. Г.* Морфогенетические основы развития функций яичников. М.: Момент, 1999. 253 с.
6. *Kruerunga N., Hiksloops J. P., Mekonen H. K., Mommen G. M., Meemon K. et al.* The development of the cloaca in the human embryo. *J Anat.* 2018; 233: 724–739.
7. *Bischoff A., Levitt M. A., Breech L., Loudon E., Peña A.* Hydrocolpos in cloacal malformations. *J Pediatr Surg.* 2010; 45: 1241–1245.
8. *Thomas D. F.* The embryology of persistent cloaca and urogenital sinus malformations. *Asian J Androl.* 2020; 22(2):124–128.
9. *Щелкунов С. И.* Цитологический и гистологический анализ развития нормальных и малигнизированных структур. Л.: Медицина, 1971. 400 с.
10. *Клишов А. А.* Гистогенез и регенерация тканей. Л.: Медицина, 1984. 232 с.
11. *Данилов Р. К., Жеглова М. Ю.* Формирование гетерогенности эпителиальной выстилки маточно-вагинального тракта в пренатальном развитии у человека // Актуальные проблемы морфологии: эмбриональный и репаративный гистогенез, филогистогенез. СПб.: Изд-во СПбГПМУ, 2014. С. 59–62.
12. *Жеглова М. Ю.* Морфофункциональная характеристика эпителия шейки матки в эмбриональном гистогенезе и при эктропионе у человека: автореф. дис. ... канд. мед. наук. СПб., 2015. 21 с.
13. *Хлопин Н. Г.* Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 492 с.

14. *Соловьев Г.С., Янин В.Л., Пантелеев С. М., Вихарева Л. В.* и др. Проблемы морфогенеза, презумпция провизорности // Вопросы морфологии XXI века. Вып. 6. СПб.: Издательство ДЕАН, 2021. С. 62–74.
15. *Федорова Н. Н.* Развитие производных парамезонефральных каналов: автореф. дис. ... д-ра мед. наук. М., 1995. 31 с.
16. *Заварзин А. А.* Эволюционная теория учения о тканях и теоретическая медицина // Современные проблемы теоретической медицины. Л., 1936. Т. 1. С. 5–28.
17. *Заварзин А. А.* Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.; Л.: Медгиз, 1947. 273 с.

УДК 611.81.019

<sup>1</sup>Обухов Д. К., <sup>2</sup>Пущина Е. В., <sup>3</sup>Цехмистренко Т. А.

## ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ЦНС ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

<sup>1</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация*

<sup>2</sup>*Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация*

<sup>3</sup>*Московский университет дружбы народов, Москва, Российская Федерация*

---

*Аннотация.* Целью работы является обзор существующих в настоящее время теорий эволюционного развития центральной нервной системы (ЦНС) позвоночных животных и человека. Рассматриваются теории энцефализации, критических этапов развития ЦНС, теория парцелляции и ряд других. Проводится критический анализ различных подходов при описании процессов эволюции нервной системы.

Методика работы заключается в анализе данных литературы о теориях эволюционного развития ЦНС.

Основные результаты работы показали, что на сегодняшний день не существует единой теории эволюции ЦНС позвоночных животных. В каждой из существующих теорий есть рациональные зерна, которые, возможно, послужат основой для формулирования новой теории.

*Ключевые слова:* эволюция нервной системы, позвоночные животные, теории эволюции ЦНС.