

## НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ХРЯЩЕВОЙ И КОСТНОЙ ТКАНЕЙ

П. М. Мажуга

(Институт зоологии АН УССР)

Эта проблема имеет две стороны, которые могут рассматриваться как самостоятельные проблемы: а) развитие скелетных тканей в филогенезе животных, или филогистогенезы; б) механизмы формирования хрящевой и костной тканей в индивидуальном развитии, или онтогистогенезы.

Среди производных мезенхимы костная и хрящевая ткани распространены весьма широко, образуя скелетную основу тела, в том числе и основу эктосоматических органов. Являясь генетически родственными, хрящевая и костная ткани в то же время известны как своего рода биологические «конкуренты», сменяющие друг друга на различных стадиях онто- и филогенеза и требующие для своего развития неидентичных условий.

До сих пор среди биологов ведется спор о том, развились ли хрящевая и костная ткани в процессе эволюции животных независимо и параллельно или возникновение одной из них предшествовало развитию другой. По этому поводу в литературе высказывались противоречивые, хотя в равной мере аргументированные мнения. Необходимость внести ясность в толкование этих вопросов послужила причиной многих исследований. Разумеется, побуждением сделать это была не простая любознательность, а желание более полно понять закономерности развития хрящевой и костной тканей и их взаимоотношения в онтогенезе.

Если исходить из сущности биогенетического закона, то последовательность появления хрящевой и костной тканей в филогенезе можно определить просто. Поскольку в онтогенезе современных высших позвоночных формированию костного скелета закономерно предшествует развитие хрящевого скелета, то и в филогенезе хрящевая ткань появилась раньше костной. Гегенбаур (Gegenbaug, 1874) и принимал хрящевую ткань за более древнюю дифференцировку. Однако в действительности положение оказывается значительно сложнее. Прежде всего вспомним, что развитию кости в онтогенезе высших позвоночных не всегда предшествует хрящевая закладка — известны и другие возможности возникновения нормальной кости.

На основании особенностей развития кости принято различать несколько типов остеогенеза: десмальный, перихондральный, энхондральный и ангиогенный. Последний выделен Кромпехером (Krompacher, 1934, 1962) и не представляет фактически самостоятельного типа. С известной оговоркой название «ангиогенный остеогенез» можно применить лишь для обозначения своеобразного механизма, который может встречаться в любом из трех предыдущих типов.

Но сложность ситуации этим не исчерпывается. Дело в том, что костная ткань обнаружена начиная с нижнего силура уже у ископаемых панцирников—*Ostracodermi*, затем у панцирных рыб—*Placodermi*, живших в период среднего и верхнего девона (Stensio, 1927, 1934; Об-

ручев, 1941). В то же время у ряда ныне живущих более высокоорганизованных форм (*Cyclostomata*, *Selachii*) скелет полностью хрящевой. У всех круглоротых при переходе их к активному питанию даже зубы развиваются как эпидермальные роговые образования. Кроме того, сейчас хорошо известно, что как хрящевая, так и костная ткани у низших позвоночных представлены различными дифференцировками, распространение которых у отдельных животных не укладывается в рамки их систематического положения. Из современных рыб кость у многих высокоорганизованных *Teleostei* полностью лишена остеоцитов (Moss, 1960) и представлена своеобразной бесклеточной формацией. У других рыб (*Dipnoi*, *Chondrostei*, *Holostei* и некоторые *Teleostei*) скелет состоит из грубоволокнистой\* клеточной кости. У некоторых видов рыб в скелете встречаются одновременно обе эти тканевые формации. Среди *Teleostei*, например, у *Albula vulpes*, часть костей черепа представлена клеточной костью, остальной скелет — бесклеточной (Moss, 1960). Наличие в скелете клеточных или бесклеточных костей дало основание Келликеру (Kölliker, 1859), изучавшему строение скелета у 289 видов рыб, разделить их на две группы. Работами Стенше (Stensiö, 1934), Гросса (Gross, 1935), Быстрова (1935, 1940) и Орвига (Orwig, 1951) доказано, что оба типа кости имелись у представителей самых древних отрядов позвоночных.

С другой стороны, у земноводных и амниот имеются только формации клеточной кости, хотя и различной структуры. У взрослых форм земноводных и эмбрионов всех амниот костный скелет представлен в основном грубоволокнистой костью, а у взрослых форм амниот — пластинчатой костью. Дентин как разновидность костной ткани встречается в виде различных дифференцировок почти у всех позвоночных.

Третьяков и Хинкус (Tretjakoff u. Chinkus, 1927), исследуя гистоструктуру кости, а Угаров (Ugaroff, 1931) — гистогенез бесклеточной кости у рыб, пришли к выводу, что бесклеточная костная ткань в гистологическом отношении отличается от клеточной только отсутствием остеоцитов. Более того, по наблюдениям Угарова, бесклеточная кость является продуктом деятельности остеобластов. Мосс (Moss, 1960, 1962) подтвердил данные Угарова и одновременно доказал регенерационную способность бесклеточной кости. Однако, касаясь тонкой структуры обоих типов рыбьей кости, Мосс находит в них и несомненные различия. Основное вещество кости обоих типов состоит из коллагенового фибриллярного матрикса со связанными мукопротеинами и обызвествлено солями гидроксиапатита. По сравнению с клеточной костью бесклеточная кость содержит кристаллы минерального компонента меньших размеров и относительно большее количество органической массы, возможно коллагена (Moss a. Posner, 1961). По данным Румянцева (1958), бесклеточная кость никогда не содержит кровеносных сосудов, поэтому бесклеточные костные ткани тонки и рыхлы.

Заслуживает внимания механизм развития клеточной и бесклеточной кости, который изучал на рыбах Мосс. Автор описывает два вида остеогенеза у рыб: периостальный и хондроидный, по которым может развиваться как клеточная, так и бесклеточная кость. Периостальный тип остеогенеза у рыб идентичен наблюдаемому у высших позвоночных с тем возможным отклонением, что при формировании бесклеточной кости периост с остеобластическими элементами постоянно отодвигается от линии остеопоза. Хондроидный остеогенез, по данным Мосса, разворачивается на основе особого вида хрящеподобной ткани — хон-

\* По номенклатуре Вейденрейха (Weidenreich, 1923).



дроида путем непосредственного превращения хондроидной ткани в костную. Так же, как и в первом случае, при хондроидном типе остеогенеза может развиваться и клеточная, и бесклеточная кость. При образовании бесклеточной кости происходит пикноз клеток хондроида и их разрушение процессами внутриклеточной кальцификации. У высших позвоночных, как известно, хондроидной ткани в нормальных условиях не находим, однако она всегда возникает в процессе регенерации кости после ее повреждения. При этом хондроидный регенерат, по нашим наблюдениям, способен превращаться в костную ткань, т. е. в определенных условиях у млекопитающих проявляются как бы признаки тканевой рекапитуляции, на основе которой остеогенез происходит не путем субституции, а путем метаморфоза, что при восстановлении поврежденного органа чрезвычайно важно.

Уже из сказанного выше следует, что у низших позвоночных не только костная, но и хрящевая ткань может быть представлена различными типами: собственно хрящом и хондроидом, включающими несколько разновидностей. И тот, и другой типы хрящевой ткани морфологически отличаются от хрящевой ткани теплокровных, главным образом, по форме, размерам и характеру расположения хондроцитов. Особенность же хондроида состоит прежде всего в содержании ограниченного количества основного вещества при наличии больших, притом неодинаковых размеров пузырьчатых клеток, как бы наполненных жидким содержимым. От собственно хряща кроме уже упомянутых признаков хондроид отличается также тинкториально. Он не способен окрашиваться муцикармином и тионином, а также не может адсорбировать метиленовый синий при рН ниже 4,66. Здесь нет необходимости останавливаться на детальном описании хондроидных тканей низших позвоночных. Подробные сведения о них можно найти в работах Студнички (Studnicka, 1903), Любоша (Lubosch, 1910), Петерсена (Petersen, 1914), Кашкарова (1916) и Шаффера (Shaffer, 1930).

При всем структурном многообразии скелетных тканей объединяющим их началом является единый источник развития. Все виды хрящевой и костной тканей развиваются из мезенхимы, в которой до начала формирования blastem не выявляются какие-либо внутренние или внешние различия.

На основании уже известного о хрящевой и костной тканях можно сделать следующие обобщения.

Как хрящевая, так и костная ткань встречаются в скелете всех групп позвоночных, начиная от ископаемых бесчелюстных и кончая современными млекопитающими.

Скелет гомологичных звеньев у представителей различных групп позвоночных может быть представлен различными дифференцировками хрящевой и костной ткани.

В онтогенезе позвоночных всех классов обе ткани развиваются из единого мезенхимного начала, но представлены различными дифференцировками: эмбриональный хрящ, дефинитивный хрящ, хондроид, грубоволокнистая бесклеточная кость, грубоволокнистая клеточная кость, пластинчатая, или тонковолокнистая (как правило, клеточная), кость.

Развитие костной ткани в онтогенезе позвоночных может происходить тремя путями: на основе соединительной ткани, на основе хондроида и на основе гиалинового хряща. Все три пути остеогенеза у различных позвоночных могут приводить к формированию грубоволокнистой и пластинчатой, клеточной и бесклеточной кости; последняя встречается только у низших позвоночных (ископаемых и современных). При

этом развитие кости на основе соединительной ткани и хондроиды носит характер метаморфоза или метаплазии, тогда как появление кости на основе гиалинового хряща всегда происходит по принципу субституции. Следовательно, кость в онтогенезе может появляться как дифференцировка соединительной ткани и хондроиды либо как самостоятельная гистологическая формация, развивающаяся на базе хрящевого предшественника.

И клеточная, и бесклеточная костные ткани являются продуктами деятельности остеобластов, которые, следовательно, при большом функциональном сходстве могут иметь в пределах цитодифференцировок мезенхимы различные источники происхождения. Кости обоих типов имеют сходную микроструктуру. Основное их вещество состоит из коллагеновых фибрилл, связанных мукопротеинами, и обязательно включает минеральный компонент. Отличаются они друг от друга в основном наличием или отсутствием остецитов. Кроме того, бесклеточная кость не содержит кровеносных сосудов и имеет относительно меньшую прочность.

Все виды хрящевой и костной тканей, включая клеточную и бесклеточную кость, способны регенерировать при повреждениях, хотя потенции репаративной реакции у них неодинаковы. У высших позвоночных, в том числе у человека, в ходе репаративного остеогенеза может развиваться хондронидная ткань, которая в нормальных условиях встречается только у *Apatnia*.

Изложенные факты не позволяют рассматривать различные состояния скелетных тканей как звенья единой эволюционной цепи хрящевого и костного гистогенеза. По-видимому, хрящевой и костный гистогенезы эволюционно не связаны в той мере, как это считают авторы, пытавшиеся построить тканевые эволюционные ряды. Однако нет оснований считать их вполне независимыми процессами, так как в каждом случае они не только дополняют друг друга, но и имеют прямую генетическую взаимосвязь.

Различные дифференцировки хрящевой и костной тканей возникают и возникают в скелете позвоночных, по-видимому, как результат конкретных условий развития и функционирования. Поэтому, если касаться эволюционной стороны вопроса, то в данном случае следовало бы говорить об эволюции функций и адаптации структуры. Среда неизбежно порождает разнообразие условий функционирования, на что структура отвечает соответствующими дифференцировками. Но чтобы разобраться в вопросе, какие конкретно условия и функция порождают то или иное состояние скелетных тканей, необходимо прежде всего хорошо представлять механизмы нормального остеогенеза.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Быстров А. П. 1935. Некоторые данные о скульптуре и росте накладных костей черепа стегоцефалов. *Арх. ант., гистол. и эмбриол.* 14, 4.
- Его же. 1940. Микроструктура панцирных элементов *Kotlassia prima* Augal. *Изв. АН СССР, сер. биол.*, 1.
- Кашкаров Д. И. 1916. Исследование о пузырьчатой (везикулезной) ткани у костистых рыб. *Уч. зап. Моск. ун-та, отд. естеств.—ист.*, 38.
- Обручев Д. В. 1941. Материалы по девонским рыбам СССР. *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, 8.
- Румянцев А. В. 1958. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей. М.
- Gegenbaur C. 1874. *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. Leipzig.
- Gross W. 1935. *Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische*. *Palaeontographica A*, 83, 1—2.



- Kölliker A. 1859. On the different types in the microscopic structure of the skeleton of osseous fish. Roy. Soc. Lond. Proc., 9.
- Krompecher St. 1934. Die Entwicklung der Knochenzellen und die Bildung der Knochensubstanz bei der knorpelig und Bindegewebig vorgebildeten sowie der primären reinen Knochenbildung. Verh. Anat. Ges. Würzburg.
- Еро же. 1962. Über den primär angiogenen Kallus. Morph. Jb. 102.
- Lubosch W. 1910. Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. G. Fischer Verl. Jena.
- Moss M. 1960. Osteogenesis and repair of acellular Teleost bone. Anat. Res., 136.
- Еро же. 1962. Studies of the acellular bone of Teleost Fish. 2. Response to fracture under normal and acalcemic conditions. Acta Anat., 48, 1—2.
- Moss M. a. Posner A. 1961. X-ray diffraction study of acellular Teleost bone. Nature, 188.
- Orwig T. 1951. Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs. Ark. Zool., 2.
- Petersen H. 1914. Studien zur vergleichenden und allgemeinen mechanik des Tierkörpers. I. Das Kiefergelenk des Kabeljan Gadus morhau. Arch. Entwickl. Mech., 39.
- Schaffer J. 1930. Die Stützgewebe. In: Handbuch Mikr. Anat. Mensch., 2.
- Stensiö E. 1927. The Devonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Part 1. Family cephalospidae. Norske Tidenssk. Ak. Skrift om Svalsbard. of Nordishavet, 12. Oslo.
- Еро же. 1934. On the placodermi of the upper devonian of East Greenland. Med. Gronland, 97, 1.
- Studnicka F. K. 1903. Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-Vorknorpel- und Chondrogewebe. Anat. Hefte, 21.
- Tretjakoff D. u. Chinkus F. 1927. Das Knochengewebe der Fische. Z. Anat. u. Entwickl., 83, 1.
- Ugaroff A. A. 1931. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des zellfreien Knochengewebes. Z. Mikr.-Anat. Forschung., 26.
- Weidenreich F. 1923. Knochenstudien. 1. Teil. Über Aufbau und Entwicklung des Knochens und den Charakter des Knochengewebes. Z. Anat., 69.

Поступила 30.I 1967 г.

## SOME REGULARITIES IN THE DEVELOPMENT OF CARTILAGE AND BONE TISSUES

P. M. Mazhuga

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

### *S u m m a r y*

On the basis of the data of special literature and on the author's observations, the question of interrelation between the cartilage and bone tissues in philo- and ontogenesis is considered. The facts presented here do not allow to regard various conditions of skeletal tissues as stages of a single evolutionary process of cartilage and bone histogenesis. The various differentiations of cartilage and bone tissues originated and originate in the skeleton of vertebrates, apparently, as a result of concrete conditions of their development and functioning.