

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Обзорная статья

УДК 611.013;591.3;591.4

doi:10.18499/2225-7357-2024-13-4-90-100

1.5.22 – клеточная биология



Развитие представлений о природе прехордальной пластинки в работах отечественных исследователей XX века. Факты и дискуссионные аспекты

Н. Н. Шевлюк✉

Оренбургский государственный медицинский университет, Оренбург, Россия

Аннотация. Целью обзора явился анализ результатов отечественных исследований XX века по вопросам формирования и дифференцировки прехордальной пластинки в эмбриогенезе позвоночных. Прехордальная пластинка – своеобразный эмбриональный зачаток, в ходе гастрুলации перешедший из наружного зародышевого листка через средний во внутренний. С момента своего обнаружения у амфибий прехордальная пластинка остается предметом дискуссий. Основными вопросами дискуссий являются источники возникновения прехордальной пластинки и дифференцировка ее производных. Значительная часть отечественных исследователей разделяет взгляд на эктодерму как источник формирования прехордальной пластинки. В качестве источника формирования прехордальной пластинки ряд авторов называет энтодерму. Присутствует также и точка зрения, согласно которой ни эктодерма, ни энтодерма не являются источником формирования прехордальной пластинки. Прехордальная пластинка представляет собой зачаток со сложными потенциями развития. Так, латеральные ее части не входят в состав кишечной трубки, а идут на образование первых двух пар мезодермальных сомитов, дающих начало ряду структур лица и черепа, например, наружным глазным мышцам. Медиальный участок, разрастаясь, образует эпителиальную выстилку переднего отдела кишечной трубки. Наиболее детально исследована характеристика эпителия, развивающихся из прехордальной пластинки. Эпителий, образующийся из материала прехордальной пластинки, в противоположность кишечному эпителию является многослойным плоским и относится к эпителиям кожного типа. Окончательного объяснения того, почему из выстилки головной кишки позвоночных возникают ткани эпидермального типа, еще не дано.

Ключевые слова: прехордальная пластинка; головная кишка; гистогенез; дифференцировка; эктодерма; энтодерма; мезодерма; эпителии

Конфликт интересов: автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Шевлюк Н.Н. Развитие представлений о природе прехордальной пластинки в работах отечественных исследователей XX века. Факты и дискуссионные аспекты // Журнал анатомии и гистопатологии. 2024. Т. 13, №4. С. 90–100. <https://doi.org/10.18499/2225-7357-2024-13-4-90-100>

REVIEW ARTICLES

Review article

Development of Ideas About the Nature of the Prechordal Plate in the Research of Russian Scientists of the XX century. Facts and Discussion Aspects

N. N. Shevlyuk✉

Orenburg State Medical University, Orenburg, Russia

The purpose of the review was to analyze the results of domestic research of the twentieth century on the formation and differentiation of the prechordal plate in vertebrate embryogenesis. The prechordal plate is a kind of embryonic germ that passed from the outer germ leaf through the middle to the inner one during gastrulation. Since its discovery in amphibians, the prechordal plate has been a subject of debate. The main issues of discussion are the sources of the prechordal plate and the differentiation of its derivatives. A significant part of Russian researchers share the view of ectoderm as a source of formation of the prechordal plate. A number of authors name the endoderm as the source of the formation of the prechordal plate. There is also a point of view according to which neither the ectoderm nor the endoderm are the source of the formation of the prechordal plate. The prechordal plate is a rudiment with complex developmental potentials. Thus, its lateral parts are not part of the intestinal tube, but go to the formation of the first two pairs of mesodermal somites, giving rise to a number of structures of the face and skull, for example, the external eye muscles. The medial area, growing, forms the epithelial lining of the anterior part of the intestinal tube. The characteristics of the epithelium developing their prechordal plate have been studied in the most detail. The epithelium formed from the material of the prechordal

Keywords: prechordal plate; cephalic intestine; histogenesis; differentiation; ectoderm; endoderm; mesoderm; epithelium

Conflict of interests: the author declares no conflict of interests.

For citation: Shevlyuk N.N. Development of ideas about the nature of the prechordal plate in the research of Russian scientists of the XX century. Facts and discussion aspects. *Journal of Anatomy and Histopathology. 2024. V. 13, №4. P. 90–100.* <https://doi.org/10.18499/2225-7357-2024-13-4-90-100>

Введение

Сформированная российскими учеными (К.Ф. Вольфом, Х.Г. Пандером, К.Э. Бэрм, А.О. Ковалевским, И.И. Мечниковым) теория зародышевых листков как фундаментальное эмбриологическое обобщение по своему значению для биологии и медицины сравнима с такими основополагающими теориями биологии как клеточная теория или концепция построения ДНК. В ходе дифференцировки из зародышевых листков развиваются ткани [29, 30, 31, 33, 35, 40, 46, 58, 61, 62]. Наиболее сложные процессы дифференцировки в ходе раннего эмбриогенеза наблюдаются в наружном зародышевом листке. Среди эмбриональных зачатков, образующихся в ходе дифференцировки материала наружного зародышевого листка, важное место занимает прехордальная пластинка [4, 7, 10, 32, 28, 42, 63].

Прехордальная пластинка впервые была описана Вальтером Фогтом (1888–1941) [65] при анализе эмбриогенеза амфибий. С использованием разработанного им экспериментального метода маркировки на стадиях бластулы и ранней гаструлы у амфибий был обнаружен эмбриональный зачаток, расположенный между материалом будущей энтодермы и хордальной пластинкой, названный прехордальной пластинкой. В начале гаструляции этот материал первым подворачивается через дорзальную губу бластопора, продвигается при формировании кишки вперед относительно хорды и энтодермы и входит в состав кишечной трубки зародыша [5, 6, 32, 53]. В дальнейшем прехордальная пластинка была описана в эмбриогенезе и других позвоночных.

Прехордальная пластинка (от латинского *prae* – перед, прежде и греческого *chorde* – струна, хорда, то есть, находящийся перед хордой, прехордальный) – своеобразный эмбриональный зачаток, в ходе гаструляции перешедший из наружного зародышевого листка через средний во внутренний. С момента своего обнаружения у амфибий прехордальная пластинка остается предметом дискуссий. Основными вопросами дискуссий являются вопросы источников возникновения прехордальной пластинки и вопросы дифференцировки ее производных [3, 4, 8, 32, 33, 34, 37, 53, 54, 55]. Так, одни авторы считают, что она возникает из эктодермы и ее производные – эпителиальные ткани – обладают свойствами кожного эпителия [2, 9, 10, 32, 33, 34, 35, 36, 39, 40, 41, 43, 53, 54], другие авторы считают

источником формирования прехордальной пластинки энтодерму, исходя из этого ее производные должны обладать признаками кишечного эпителия [4, 7, 15, 38, 44]. Была и третья точка зрения, согласно которой прехордальная пластинка по своим потенциям отличается и от эктодермы и от энтодермы [1, 42, 45, 47].

Целью данного обзора явился анализ результатов отечественных исследований XX века по вопросам формирования и дифференцировки прехордальной пластинки в эмбриогенезе позвоночных

О терминах и определениях

А.Г. Кнорре [32] определял прехордальную пластинку как «погрузившийся внутрь зародыша участок наружного зародышевого листка – эктодермы, оказывающийся в составе внутреннего зародышевого листка». А.А. Браун [9] указывал, что материал прехордальной пластинки представляет собой кишечный участок эктодермы. По мнению Э.И. Вальковича [13], прехордальная пластинка – это «эмбриональный зачаток, выявляющийся в ходе гаструляции у птиц и млекопитающих в передней части хордального отростка». Согласно Н.В. Ямщикову и В.А. Кудровой [60], прехордальная пластинка – эмбриональный зачаток, выявляющийся в ходе гаструляции у птиц и млекопитающих перед хордальным отростком. По мнению И.Н. Борисова [7], под прехордальной пластинкой понимается краниальный отдел энтодермы, который у позвоночных дает начало некоторому количеству мезодермальных сегментов, бранхиогенным эндокринным железам и дыхательной системе, после чего превращается в эпителий глотки и пищевода. Б.П. Токин [53] более кратко дает характеристику этому термину: «область прехордальной пластинки (от лат. *prae* – перед, прехордальный, находящийся перед хордой)». По мнению В.Д. Новикова и соавт. [43], «Прехордальная пластинка – участок эктодермы, погрузившийся внутрь зародыша и расположенный впереди от головного конца хорды». По мнению А.А. Стадникова и соавт. [49], «прехордальная закладка образована участком материала наружного зародышевого листка, погрузившегося в ходе гаструляции через дорзальную губу бластопора». М.Я. Субботин в учебнике по гистологии [50] не очень четко характеризовал прехордальную пластинку, по существу, не отличая ее от хорды:

«хорда (здесь это еще прехордальная пластинка) находится в составе внутреннего листка».

Л.В. Белоусов использовал вместо термина «прехордальная пластинка» термин «так называемая прехордальная пластинка». Характеризуя дифференцировку материала прехордальной пластинки, он писал [5]: «зачаток так называемой прехордальной пластинки (прехорды), из которой по завершении гастрюляции развивается главным образом выстилка ротовой полости».

Ряд авторов для обозначения располагающегося прехордально клеточного материала зародышей различных амниот использует термин «энтобласт». При этом материал энтобласта гомологичен прехордальной пластинке амфибий [5].

Таким образом, анализ научной литературы по вопросам ранней эмбриональной дифференцировки у зародышей позвоночных, а также анализ учебной литературы показали, что однозначного определения термина «прехордальная пластинка» до настоящего времени нет.

Источники формирования прехордальной пластинки

По мнению Н.Г. Хлопина [54], источником прехордальной пластинки является эктодерма, то есть прехордальная пластинка изначально имеет эктодермальную детерминацию. Характеризуя эпителиальные ткани эпидермального типа, он писал: «Исходя из излагаемых ниже экспериментальных данных и гистологических особенностей соответствующих нормальных эпителиев, мы относим у позвоночных к единому типу эпидермальных тканей, кроме собственно кожного эпителия с его производными, также выстилку переднего отдела пищеварительной трубки, многорядную у некоторых низших позвоночных или многослойную у высших, эпителии всех развивающихся из нее желез и эндокринных органов, дыхательного аппарата и среднего уха».

Представление об эктодермальной природе прехордальной пластинки поддерживал и А.А. Браун [9], указывая, что прехордальная пластинка является кишечным участком эктодермы, который при гастрюляции погружается внутрь зародыша и, формируя передний отдел его кишки, объединяется в одно целое с основной, большей частью кишечной трубки, развивающейся из кишечной энтодермы. Оба конца кишечной трубки первоначально слепые.

На эктодермальный характер прехордальной пластинки указывал В.П. Михайлов [40]. Рассматривая в историческом аспекте эволюцию взглядов на характер эпителия головной кишки он писал: «Сравнительные анатомы неоднократно обращали внимание на эпидермальный характер эпителиальной

выстилки пищевода, а у некоторых животных и переднего отдела желудка. В.М. Шимкевич (1908) и А.Н. Северцов (1939) сделали даже предположение о происходящем в филогенезе вытеснении энтодермального эпителия переднего конца кишечной трубки эпидермальным. Есть все основания считать, что эпителий головной кишки детерминируется по эпидермальному типу еще в составе прехордальной пластинки, откуда он перемещается во внутренний зародышевый листок во второй фазе гастрюляции (А.Г. Кнорре и В.П. Михайлов, 1961). Ранняя эпидермальная детерминированность эпителия зачатка пищевода доказывается опытами с его культивированием».

А.Г. Кнорре писал, что «прехордальную пластинку (по крайней мере, частично) можно рассматривать как погружившийся внутрь зародыша участок наружного зародышевого листка – эктодермы, оказывающийся в составе внутреннего зародышевого листка. Это погружение у позвоночных животных и человека совершается на очень ранних стадиях развития, еще в ходе гастрюляции: прехордальная пластинка первой, еще раньше хордальной пластинки, инвагинирует через дорзальную губу бластопора» [32, 34]. По мнению А.Г. Кнорре, ряд данных последних десятилетий свидетельствуют в пользу возникновения прехордальной пластинки не из энтодермы, а из особого зачатка головной кишки, родственного эктодерме и имеющего эпидермальную детерминацию [35].

Ф.М. Лазаренко [37] указывал, что утверждение о том, что прехордальная пластинка является участком эктодермы нуждается в дополнительной аргументации.

Ряд исследователей полагали, что источником возникновения прехордальной пластинки является энтодерма [4, 7, 8, 15, 38, 44, 46, 59]. Так, И.Н. Борисов в дискуссионной статье [7] указывал: «В энтодерме *Acrania* и *Craniota* ясно и постоянно различаются два подраздела: прехордальная пластинка и кишечная энтодерма». Он полагал, что, поскольку термин «прехордальная пластинка» двуслажен, под этим термином понимается краниальный отдел энтодермы, который у позвоночных дает начало некоторому количеству мезодермальных сегментов, бранхиогенным эндокринным железам и дыхательной системе, после чего превращается в эпителий глотки и пищевода. Сходная точка зрения содержалась и в написанной им в соавторстве с П.В. Дунаевым и А.Н. Бажановым монографии «Филогенетические основы тканевой организации животных» [8].

По мнению П.Г. Светлова [46], прехордальная пластинка есть «арх-архэнтерон», «самый энтодермальный пункт гастрюлы», соответствующий телу анцестральной личинки, то есть, материал, явившийся источником прехордальной пластинки, был у предков

хордовых несомненным и единственным энтодермальным зачатком; прехордальная пластинка – древняя часть энтодермы хордовых. Если согласиться с этой точкой зрения, то неясным остается возникновение из энтодермы головной кишки эпителиев эпидермального типа (например, в глотке, пищеводе).

И.Н. Борисов [7] писал: «прехордальная пластинка и возникающие из нее зачатки вначале ведут себя как «хорошая» энтодерма, а затем эти изначальные свойства оказываются перекрытыми новыми свойствами, эктодермального характера. Вопрос, сохраняются ли у зрелых «прехордальных» эпителиев отчетливые следы изначальных энтодермальных потенций, нельзя считать ясным». По его мнению, окончательного объяснения того, почему из головной энтодермы позвоночных возникают ткани эпидермального типа, еще не дано.

На энтодермальное происхождение эпителия производных головной кишки указывали также О.В. Волкова и соавт. [15]; Б. Карлсон [31]; И.В. Борисов [7]; В.И. Ноздрин и соавт. [44]; И.В. Мильто [38]. На энтодерму как источник происхождения эпителия одного из производных головной кишки – пищевода – указывала в первом издании учебника «Гистология» Н.А. Юрина [59]. В одном из последних изданий этого учебника (в седьмом издании) [23] (к сожалению, автор главы о пищеварительной системе в этом учебнике не указан), приводится уже другая точка зрения: «Эпителий пищевода образован из прехордальной пластинки, элементы которой располагаются в составе выстилки эпителия передней кишки».

Представляет интерес эволюция взглядов А.Н. Бажанова на природу прехордальной пластинки. В первой половине 60-х годов XX века А.Н. Бажанов [3] придерживался следующих представлений о природе прехордальной пластинки: прехордальная пластинка является особой эмбриональной закладкой, по своим свойствам отличающейся от эктодермы и энтодермы.

Этой же точки зрения он придерживался и в совместной с З.С. Хлыстовой работе [55], где авторы указывали, что прехордальная пластинка (источник эпителия головной кишки), является особой эмбриональной закладкой, образующейся в эмбриогенезе ряда позвоночных, которая отличается от эктодермы и энтодермы.

На недостаточную обоснованность этой точки зрения указывал А.Г. Кнорре в своей рецензии на книгу «Морфология эпителия переднего отдела пищеварительной и дыхательной систем» (под ред. проф. З.С. Хлыстовой. М.: Медицина. 1971. 116 с.) [34]. По мнению А.Г. Кнорре, такой подход является односторонним, он не учитывает структурного разнообразия производных эктодермы. Он писал: «Если же в полной мере учесть это

многообразие, то все производные прехордальной пластинки по своим свойствам вполне укладываются в рамки эпидермального тканевого типа». В этой же рецензии А.Г. Кнорре выражает несогласие с утверждением авторов о том, что теория меторизиса В.М. Шимкевича не может считаться доказанной. Он пишет: «Авторы совершенно правы, подчеркивая происхождение выстилки головной кишки из особого зачатка – прехордальной пластинки, но это несколько не противоречит ни тому, что прехордальная пластинка есть сместившаяся часть эктодермы (Н.Г. Хлопин, А.Н. Северцов), ни тому, что в основе этого смещения лежит один из усовершенствованных механизмов меторизиса (В.М. Шимкевич)».

В дальнейшем на основе собственных сравнительных и экспериментальных данных А.Н. Бажанов изменил свою прежнюю точку зрения на природу прехордальной пластинки. Он писал [4], что его экспериментально-гистологические и сравнительно-эмбриологические данные однозначно свидетельствуют об энтодермальной природе материала прехордальной пластинки и исключают его трактовку как производную эктодермы. По его мнению, особенности локализации прехордальной пластинки, структура и объем ее дериватов дают основание предполагать, что к гистогенезу выстилки глотки, пищевода, дыхательных путей и бранхиогенных желез материал прехордальной пластинки, по видимому, не имеет никакого отношения. Он также считал, что общепринятое отождествление пищеводного эпителия с кожным или кишечным эпителием лишено всяких оснований. Согласно развиваемой им концепции, многослойный эпителий пищевода обнаруживает существенные различия в своей функции и структуре как с кожным, так и с кишечным эпителием. Если же эти различия сопоставить с историей развития пищеводного покрова, то станет очевидной его глубокая гистогенетическая разнородность с кожным эпидермисом, несмотря на черты их конвергентного подобия и дивергентная несхожесть с эпителием кишечного типа, несмотря на их единую зачатковую основу.

С взглядами А.Н. Бажанова были солидарны ряд исследователей, изучавших эпителий органов, производных головной кишки (надгортанник, глотка, голосовые связки) [1, 45, 47]. На основе анализа эпителия исследованных органов в онтогенезе и эксперименте, они указывали, что совокупность свойств этих эпителиев, выявленная в онтогенезе и в эксперименте, не является характерной для эпителиев экто- или энтодермального происхождения. Исходя из этого, они полагали, что эпителий органов, производных головной кишки, происходит из особой закладки, очевидно, – прехордальной пластинки. То есть вышеперечисленные исследователи отрицали

экто- или энтодермальную природу прехордальной пластинки, выделяя ее в особую эмбриональную закладку. Выступая с критикой подобных взглядов, А.Г. Кнорре [34] указывал, что вышеизложенная точка зрения вступает в противоречие с представлениями о специфичности тканей.

Отражение представлений о прехордальной пластинке и вопросов происхождения выстилки головной кишки в учебной литературе по гистологии и эмбриологии

Так, в первом издании учебника по гистологии под редакцией профессора В.Г. Елисеева для студентов медицинских вузов [19] термин «прехордальная пластинка» присутствует. Однако смысл термина туманный. Касательно прехордальной пластинки написано следующее: «хорда (здесь это еще прехордальная пластинка) находится в составе внутреннего листка». Во втором издании этого учебника [20] термин «прехордальная пластинка» отсутствует. В третьем – пятом изданиях [21, 22, 23] прехордальная пластинка упоминается как результат дифференцировки эктодермы, показано, что из нее формируется эпителий ротовой полости, пищевода, трахеи, бронхов и легких. В седьмом издании учебника [24] взгляд на прехордальную пластинку меняется. Указывается, что механизм детерминации прехордальной пластинки до сих пор вызывает дискуссии, поэтому на схеме она отмечена как особая ветвь, возникающая при дифференцировке эпибласта, но не входящая в какой-либо определенный зародышевый листок. Отмечено, что из эпибласта выделяются клетки прехордальной пластинки, которая включается в состав головного отдела кишечной трубки. Из материала прехордальной пластинки развивается в дальнейшем многослойный эпителий переднего отдела пищеварительной трубки и ее производных. Кроме того, из прехордальной пластинки образуется эпителий трахеи, легких и бронхов, а также эпителиальная выстилка глотки и пищевода, производных жаберного кармана – тимуса и др. Здесь же приведено мнение А.Н. Бажанова, полагающего, что источником образования выстилки пищевода и дыхательных путей служит энтодерма головной кишки.

В других современных учебных изданиях по гистологии и эмбриологии вопросы дифференцировки эпителия головной кишки также трактуются неоднозначно. Например, В.И. Ноздрин и соавт. [44] пишут, что из энтодермы головной кишки образуются: эпителий щитовидной и парашитовидной желез; ретикулоэпителиальные клетки тимуса; эпителий воздухоносных путей и его производные (железы гортани, трахеи, бронхов, респираторный эпителий; эпителий глотки и пищевода). По мнению И.В. Мильто [38], «Кишечная энтодерма дает начало эпителию кишечной трубки, эпителию желез пищеварительной системы (печени, поджелудочной железе

и больших слюнных желез) и эпителию некоторых желез, не относящихся к пищеварительной системе (железы бранхиогенной группы, аденогипофиз)».

Следует также указать, что термин «прехордальная пластинка» во многих современных учебниках по эмбриологии и гистологии отсутствует, например [29, 38, 44, 64].

Характеристика материала прехордальной пластинки

Прехордальная пластинка представляет собой зачаток со сложными потенциями развития. Так, латеральные ее части не входят в состав кишечной трубки, а идут на образование первых двух пар (ларвальных) мезодермальных сомитов, дающих начало ряду структур лица и черепа, в том числе, наружным глазным мышцам типа [13, 32]. Медиальный участок, разрастаясь, образует эпителиальную выстилку переднего отдела кишечной трубки. Эпителий, образующийся из материала прехордальной пластинки, в противоположность кишечному эпителию является многослойным плоским и относится к эпителиям кожного типа [13, 32]. Особый взгляд на природу прехордальной пластинки высказывал И.Н. Борисов [7], он считал, что прехордальная пластинка является краниальным отделом энтодермы, который, в свою очередь, у позвоночных является источником мезодермальных сегментов, бранхиогенных эндокринных желез, дыхательной системы, эпителия глотки и пищевода.

Все эти возможные варианты гистогенетической дифференцировки материала прехордальной пластинки отмечены в действующей эмбриологической терминологии. Так, в Terminologia Embryologica [51] термин «прехордальная пластинка» присутствует в разделах: «Имплантированная бластоциста», «Ворсинчатый зародыш; Зародыш с ворсинчатым хорионом», «Зародыш на стадии формирования осевых органов», «Череп», «Мышцы; Мышечная система», «Пищеварительная система».

Дифференцировка эпителиальной выстилки головной кишки

Большинство работ, по вопросам дифференцировки материала прехордальной пластинки, посвящены дифференцировке ее эпителиальных производных. В период формирования комплекса осевых органов основной материал прехордальной пластинки входит в состав головного конца эмбриональной кишечной трубки [32, 53]. Прехордальная пластинка служит источником формирования ряда эпителиальных тканей. Так, из прехордальной пластинки развивается многослойный плоский неороговевающий эпителий пищевода, многорядный мерцательный

эпителий воздухоносных путей, однослойный альвеолярный эпителий легких, эпителий щитовидной, околощитовидной, вилочковой желез и передней доли гипофиза [25, 32, 53, 55].

Описывая формирование пищеварительного канала А.Г. Кнорре [32] указывал, что: «В месте соприкосновения переднего, слепого конца кишечной трубки с кожной эктодермой переднего конца тела утолщенная эктодерма образует впячивание – ротовую бухту. Ее дно вместе с эпителием переднего конца кишечной трубки представляет первичную глоточную перепонку. Позднее, когда происходит прорыв глоточной перепонки, эктодерма ротовой бухты и выстилка передней кишки смыкаются по краям разрыва и оказываются постепенно переходящими друг в друга, так как они являются частями единой эктодермы и, следовательно, не чужеродны друг другу. Из эктодермы ротовой бухты развивается эпителий преддверия ротовой полости, а из материала прехордальной пластинки – эпителиальная выстилка остальной, большей части ротовой полости, глотки, пищевода и дыхательных путей (от трахеи до легочных альвеол). Таким образом, граница между производными обоих зачатков проходит примерно по линии зубов. Оба эпителия эпидермальной природы, поэтому между ними возникает не стык, а постепенный переход». На эктодермальный (эпидермальный) характер эпителия переднего отдела пищеварительного канала указывали также Е.Ш. Герловин, Б.П. Токин, В.Д. Новиков и соавт. [18, 43, 53]. Наличие многослойного эпителия в переднем отделе пищеварительной системы ряд авторов связывали с явлением меторизиса, обоснованным В.М. Шимкевичем [32, 33, 36, 40].

Сложную дифференцировку проходит эпителий органов производных передней кишки в ходе эмбриогенеза. Например, эпителий пищевода сначала однослойный, в конце первого месяца становится двуслойным, к 3-му месяцу пищевода выстлан многослойным мерцательным эпителием, начиная с 6-го месяца становится многослойным плоским [4, 42, 59 и др.]. Такая перестройка эпителия пищевода высших позвоночных по общепринятым представлениям отражает филогенез этого эпителия и связана с эволюцией прехордальной пластинки.

Анализируя эпителий слизистых оболочек органов, производных переднего отдела пищеварительной трубки, Ф.М. Лазаренко [37] писал: «Общепринято слизистые оболочки, выстланные многослойным эпителием и распространяющиеся в органах вплоть до железистой части желудка у всех млекопитающих, называть слизистыми кожного типа. Хотя по эмбриологическим данным передний отдел пищеварительной трубки происходит из энтодермы, основным характерным свойст-

вом которой является однослойное строение и всасывательная или железистая функция, весь передний отдел пищеварительной трубки выстлан многослойным эпителием защитного характера, по своему строению близким к эктодермальному. Для устранения этого противоречия В. Шимкевичем была высказана теория метаризиса, сохраняющая значение до настоящего времени». Вместе с тем, Ф.М. Лазаренко считал, что концепция В. Шимкевича нуждается в дополнительных доказательствах.

В результате серии исследований с использованием гистологических, гистохимических и автордиографических методов учеными основанной Ф.М. Лазаренко Оренбургской научной гистологической школой было выяснено значение прехордальной пластинки в формировании эпителиев органов пищеварительной и дыхательной систем, а также ряда эндокринных желез, выявлены особенности гистогенеза, реактивных и адаптивных возможностей этих эпителиев [1, 3, 4, 16, 17, 26, 27, 28, 42, 45, 47, 48, 55, 57].

В.Л. Быков [12] имеющиеся взгляды на происхождение эпителия полости рта сгруппировал в три точки зрения: «По мнению одних эмбриологов, полость рта выстлана эпителием переднего отдела кишечной трубки, который образован материалом прехордальной пластинки и имеет начальную эктодермальную детерминацию, т.е., выстлан эпителием эпидермального типа (по Н.Г. Хлопину). Другие исследователи считают, что весь эпителий полости рта, будучи производным ротовой ямки, происходит из эктодермы. Наконец, высказывается мнение, что передний отдел кишки, как и остальные, выстлан эпителием энтеродермального типа». При этом В.Л. Быков не выделял ни одну из приведенных точек зрения как основную.

Касаясь характеристики эпителия переднего отдела пищеварительного тракта, В.Л. Быков [11] также указывал, что, хотя эпителий переднего отдела пищеварительного тракта во многом сходен с эпителием кожи, однако, на ранних этапах эмбриогенеза он приобрел ряд специфических свойств, существенно отличающих его от эпидермиса. Так, например, трансплантаты кожи плохо приживаются при пересадке их в ротовую полость с целью закрытия раневого дефекта.

Дифференцировка латеральных участков прехордальной пластинки

Что же касается вопросов дифференцировки латеральных участков прехордальной пластинки, вопросов дифференцировки мезодермальных и мезенхимных ее производных, то этим вопросам в доступной литературе уделено значительно меньше внимания в сравнении с вопросами дифференцировки медиальных участков прехордальной пластинки.

Так, в ряде случаев в литературе имеются примеры использования термина «прехордальная пластинка» для обозначения эмбриональных структур, формирующегося черепа. Например, Е.Ю. Шаповалова и соавт. [56], рассматривая возрастную динамику формирования челюстно-лицевого аппарата человека в раннем периоде пренатального развития, использовали термин «прехордальная пластинка» для обозначения структур формирующейся хрящевой ткани. Так, они указывали: «Раньше всего закладывается основание мозгового черепа, которое состоит из двух пар хрящевых пластинок: прехордальных и парехордальных. Прехордальные пластинки локализируются в области переднего мозгового пузыря, а парехордальные – по бокам от хорды, которая возникает у 2,5-недельного эмбриона человека в виде округлого тяжа. Мезенхимные клетки, расположенные ростральнее прехордальных пластинок, в дальнейшем образуют хрящевые носовые зачатки, замещающиеся впоследствии костями, которые формируют стенку носовой полости».

Заключение

Таким образом, как в работах XX века, так и в современной литературе, вопросы происхождения прехордальной пластинки, вопросы дифференцировки ее производных, вопросы дифференцировки эпителия головной кишки продолжают оставаться дискуссионными. Значительная часть отечественных исследований разделяет взгляд на эктодерму как источник формирования прехордальной пластинки [9, 32, 34, 36, 39, 40, 43, 53, 54]. В качестве источника формирования прехордальной пластинки ряд авторов называет энтодерму [4, 7, 15, 38, 44]. Присутствует также и точка зрения, согласно которой ни эктодерма, ни энтодерма не являются источником формирования прехордальной пластинки [1, 42, 45, 47]. Несмотря на внедрение новых современных методов исследования (радиоавтография, электронная микроскопия и иммуногистохимия) окончательного решения вопроса о происхождении прехордальной пластинки пока нет.

Развернувшаяся в 60-е – 70-е годы XX века на страницах журнала «Архив анатомии, гистологии и эмбриологии» дискуссия по вопросам происхождения прехордальной пластинки и ее гистогенетической дифференцировки [7, 10, 34, 36] в силу неизвестных причин активного продолжения не получила и сошла на нет. Выступившие в дискуссии своими аргументами оппонентов не убедили, все остались при своем мнении. И ныне представление о природе прехордальной пластинки осталось на уровне 60-х – 80-х годов XX века.

В этой связи можно вспомнить слова Р. Вирхова [14], сказанные им более полутора сотен лет назад: «До сих пор во многих отделах гистологии шаткость наших сведений еще так велика, что едва ли знаешь, какому из многочисленных мнений о данном предмете отдать предпочтение... Есть ли хотя один вопрос, на счет которого были бы все согласны. Может и действительно нет».

Следует подчеркнуть, что термин «прехордальная пластинка» отсутствует в перечне терминов в современной международной гистологической терминологии [52] (но там термины относящиеся и к другим эмбриональным зачаткам также отсутствуют). Авторам будущих модификаций Terminologia Histologica целесообразно включить в нее термины, обозначающие эмбриональные источники формирования тканей.

Активный интерес к прехордальной пластинке резко упал к концу XX века. И работы, в которых исследовались какие-то аспекты прехордальной пластинки в конце XX – начале XXI века в отечественных изданиях стали единичными. Причины такого состояния не совсем понятны. Возможно, это связано с общим повсеместным снижением интереса к фундаментальным теоретическим обобщениям, переключением на прикладные исследования, на проведение которых легче получить грантовую поддержку?

Список источников / References

1. Абдрашитова Э.Х. Эпителий надгортанника в культурах в организме. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1964;9:109–111. Abdrashitova E.H. Epitelij nadgortannika v kulturah v organizme. Byulleten eksperimentalnoj biologii i mediciny. 1964;9:109–111. (in Russ.).
2. Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А., Субботин М.Я. Глава 5. Основы эмбриологии. В кн.: Гистология. Под ред. Ю.И.Афанасьева и Н.А. Юриной. 4-е издание, переработанное и дополненное. М.: Медицина; 1989: 85 – 135. Afanasaposev Yu.I., Yurina N.A., Subbotin M.YA. Glava 5. Osnovy embriologii. V kn.: Gistologiya. Pod red. Yu.I.Afanaseva i N.A. Yurinoj. 4-th ed. pererabotannoe i dopolnennoe. M.: Medicina; 1989: 85 – 135 (in Russ.).
3. Бажанов А.Н. Гистохимическая характеристика закономерностей морфогенеза эпителия пищевода человека в онтогенезе и в экспериментальных условиях. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1965;49(9):40–45. Bazhanov A.N. Gistohimicheskaya harakteristika zakonornostej morfogeneza epiteliya pishchevoda cheloveka v ontogeneze i v eksperimentalnyh usloviyah. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1965;49(9): 40–45. (in Russ.).
4. Бажанов А.Н. Свойства и особенности пищевого эпителия. Алма-Ата: Наука; 1978. 199.

- Bazhanov A.N. Svojstva i osobennosti pishchevodnogo epiteliya. Alma-Ata: Nauka; 1978. 199. (in Russ.).
5. Белоусов Л.В. Введение в общую эмбриологию. М.: МГУ 1980. 211. Belousov L.V. Vvedenie v obshchuyu embriologiyu. M.: MGU; 1980. 211. (in Russ.).
6. Бляхер Л.Я. Глава 14. Аналитическая и экспериментальная эмбриология. В кн.: История биологии с начала XX века до наших дней. М.: Наука; 1975: 314–333. Blyaher L.Ya. Glava 14. Analiticheskaya i eksperimental'naya embriologiya. V kn.: Istoriya biologii s nachala XX veka do nashih dnei. M.: Nauka; 1975: 314–333. (in Russ.).
7. Борисов И.Н. К теории зародышевых листков: некоторые следствия гетерономии тела. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1974;66(5):105–111. Borisov I.N. K teorii zarodyshevyh listkov: nekotorye sledstviya geteronomii tela. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1974;66(5):105–111. (in Russ.).
8. Борисов И.Н., Дунаев П.В., Бажанов А.Н. Филогенетические основы тканевой организации животных. Новосибирск: Наука; 1986. 238. Borisov I.N., Dunaev P.V., Bazhanov A.N. Filogeneticheskie osnovy tkanevoj organizatsii zhivotnyh. Novosibirsk: Nauka; 1986. 238. (in Russ.).
9. Браун А.А. Частная гистология (лекции по микроскопической анатомии органов). Часть первая. Душанбе: Таджикский государственный медицинский институт имени Абуали ибн-Сино; 1970. 202. Braun A.A. Chastnaya gistologiya (lekcii po mikroskopicheskoy anatomii organov). Chast pervaya. Tadjzhikskii gosudarstvennyi meditsinskii institut imeni Abuali ibn-Sino; 1970. 202. (in Russ.).
10. Браун А.А., Субботин М.Я., Бажанов А.Н., Барышев Б.Б. К локализации и объему производных прехордальной пластинки головной кишки позвоночных животных. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1976; 71(10):76–81. Braun A.A., Subbotin M.YA., Bazhanov A.N., Baryshev B.B. K lokalizatsii i ob'em u proizvodnyh prekhordal'noy plastinki golovnoy kishki pozvonochnyh zhivotnyh. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii 1976;71(10): 76–81. (in Russ.).
11. Быков В.Л. Тканевая инженерия слизистой оболочки полости рта. Морфология. 2010;137(1):62–70. DOI: 10.17816/morph.399227. Bykov V.L. Tkanevaya inzheneriya slizistoj obolochki polosti rta. Morfologiya. 2010;137(1):62–70. (in Russ.). DOI: 10.17816/morph.399227.
12. Быков В.Л. Гистология и эмбриональное развитие органов полости рта человека. М.: ГЭОТАР-Медиа; 2014. 624. Bykov V.L. Gistologiya i embrionalnoe razvitie organov polosti rta cheloveka. M.: GEOTAR-Media; 2014. 624. (in Russ.).
13. Валькович Э.И. Общая и медицинская эмбриология. Санкт-Петербург; 2003. 316. Valkovich E.I. Obshchaya i medicinskaya embriologiya. Sankt-Peterburg; 2003. 320. (in Russ.).
14. Вирхов Р. Целлюлярная патология как учение, основанное на физиологической и патологической гистологии. Перевод с третьего, переработанного и пополненного издания И. Чацкина. М.: Типография Ф.Б. Миллера; 1865. 391. Virhov R. Cellulyarnaya patologiya kak uchenie, osnovannoe na fiziologicheskoy i patologicheskoy gistologii. Perevod s tret'ego, pererabotannogo i popolnennogo izdaniya I. Chackina. M.: Tipografiya F.B. Millera; 1865. 391. (in Russ.).
15. Волкова О.В., Пекарский М.И., Молостов О.К., Тарабрин С.Б. Эмбриональный гистогенез и постнатальное развитие органов человека : учебное пособие. М.: Второй Московский. государственный медицинский институт им. Н. И. Пирогова; 1971. 216. Volkova O.V., Pekarskij M.I., Molostov O.K., Tarabrin S.B. Embrionalnyj gistogenez i postnatalnoe razvitie organov cheloveka. M.: Vtoroi Moskovskii. gosudarstvennyi meditsinskii institut im. N. I. Pirogova ; 1971. 216. (in Russ.).
16. Володина Е.П. Опыт культивирования эпителия передней доли гипофиза в организме. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии 1962;43(9):41–45. Volodina E.P. Opyt kultivirovaniya epiteliya perednej doli gipofiza v organizme. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1962;43(9):41–45. (in Russ.).
17. Галкин Г.Н. Морфогенез железистого эпителия преддверия полости рта человека в онтогенезе. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1972; 62(5):22–26. Galkin G.N. Morfogenez zhelezistogo epiteliya preddveriya polosti rta cheloveka v ontogeneze. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1972;62(5):22–26. (in Russ.).
18. Герловин Е.Ш. Гистогенез и дифференцировка пищеварительных желез. М.: Медицина; 1978. 264. Gerlovin E.Sh. Gistogenez i differencirovka pishchevaritelnyh zhelez. M.: Medicina; 1978. 264. (in Russ.).
19. Гистология. Под ред. проф. В.Г. Елисеева. М.: Государственное издательство медицинской литературы; 1963. 672. Gistologiya. Pod red. prof. V.G. Eliseeva. M.: Gosudarstvennoe izdatel'stvo meditsinskoi literatury; 1963. 672. (in Russ.).
20. Гистология. 2-е изд., испр. и доп. Под ред. профессоров В.Г. Елисеева, Ю.И. Афанасьева, Ю.Н. Копеева, Н.А. Юриной. М.: Медицина; 1972. 616. Gistologiya. 2nd ed., ispr. i dop. Pod red. professorov V.G. Eliseeva, Yu.I. Afanas'eva, Yu.N. Kopeeva, N.A. Yurinoj. M.: Medicina; 1972. 616. (in Russ.).
21. Гистология. 3-е изд., перераб. и доп. Под ред. профессоров В.Г. Елисеева, Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. М.: Медицина; 1983. 592. Gistologiya. 3rd ed., pererab. i dop. Pod red. professorov V.G. Eliseeva, YU.I. Afanas'eva, N.A. Yurinoj. M.: Medicina; 1983. 592. (in Russ.).
22. Гистология. Под ред. Ю.И. Афанасьева и Н.А. Юриной. 4-е издание, перераб. и доп. М.: Медицина; 1989. 672. Gistologiya. Pod red. Yu.I. Afanas'eva i N.A. Yurinoj. 4Th ed., pererab. i dop. M.: Medicina; 1989. 672. (in Russ.).

23. Гистология, цитология и эмбриология. 5-е изд., перераб. и доп. Под ред. проф. Ю.И. Афанасьева и проф. Н.А. Юриной. М.: Медицина; 2002. 744.
Gistologiya, citologiya i embriologiya. 5-e ed., pererab. i dop. Pod red. prof. YU.I. Afanas'eva i prof. N.A.Yurinoj. M.: Medicina; 2002. 744. (in Russ.).
24. Гистология, эмбриология, цитология. Под ред. Ю.И. Афанасьева, Н.А. Юриной. 7-е изд., перераб. и доп. М. ГЭОТАР-Медиа; 2023. 832.
Gistologiya, embriologiya, citologiya. Pod red. YU.I. Afanas'eva, N.A. YUrinoj 7-e ed., pererab. i dop. M. GEOTAR-Media; 2023. 832. (in Russ.)
25. Данилов Р.К., Боровая Т.Г. Гистология, эмбриология, цитология. М.: ГЭОТАР-Медиа; 2018. 520.
Danilov R.K., Borovaya T.G. Gistologiya, embriologiya, citologiya. M.: GEOTAR-Media; 2018. 520. (in Russ.)
26. Дунаев П.В. Авторадиографическое исследование щитовидной железы, культивируемой по методу Ф.М. Лазаренко. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1963;45(10):40–43.
Dunaev P.V. Avtoradiograficheskoe issledovanie shchitovidnoj zhelezy, kul'tiviruemoj po metodu F.M. Lazarenko. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1963;45(10):40–43. (in Russ.).
27. Дунаев П.В. Влияние гормональных и нервных механизмов на рост и дифференцировку имплантатов щитовидной железы. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1967;53(10):58–63.
Dunaev P.V. Vliyanie gormonal'nyh i nervnyh mekhanizmov na rost i differencirovku implantatov shchitovidnoj zhelezy. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1967; 53(10):58–63. (in Russ.).
28. Дунаев П.В., Соловьев Г.С., Мкртчян О.З., Агарков В.А., Сипачева Н.И., Скорнякова Г.Н., Туровина Л.П., Гиновкер А.Г., Хаит С.Е., Янин В.Л. Экспериментальные модели органогенеза и дифференцировки тканей. Свердловск; 1976. 130.
Dunaev P.V., Solov'ev G.S., Mkrtchan O.Z., Agarkov V.A., Sipacheva N.I., Skornyakova G.N., Turovinina L.P., Ginovker A.G., Hait S.E., YAnin V.L. Eksperimental'nye modeli organogeneza i differencirovki tkanej. Sverdlovsk; 1976. 130. (in Russ.).
29. Жункейра Л.К., Карнейро Ж. Гистология : учебное пособие : атлас. Перевод с англ. под ред. проф. В.Л. Быкова. М.: ГЭОТАР-Медиа; 2009. 576.
Zhunkejra L.K., Karnejro Zh. Gistologiya : uchebnoe posobie : atlas. Perevod s angl. pod. red. prof. V.L. Bykova. M.: GEOTAR-Media; 2009. 576. (in Russ.).
30. Иванова-Казас О.М., Кнорре А.Г. Теория зародышевых листков, ее современное состояние и значение для биологии и медицины. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1966;50(3):190–192.
Ivanova-Kazas O.M., Knorre A.G. Teoriya zarodyshevyh listkov, ee sovremennoe sostoyanie i znachenie dlya biologii i mediciny. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1966; 50(3):190–192. (in Russ.).
31. Карлсон Б. Основы эмбриологии по Пэттену. В двух томах. Перевод с англ. М.; Мир; 1983. 1: 360. 2: 390.
Karlson B. Osnovy embriologii po Pettenu. V dvuh tomah. Perevod s angl. M.; Mir; 1983. 1: 360. 2: 390. (in Russ.).
32. Кнорре А.Г. Краткий очерк эмбриологии человека. С элементами сравнительной, экспериментальной и патологической эмбриологии. 2-е изд. Л.: Медицина; 1967. 268.
Knorre A.G. Kratkij ocherk embriologii cheloveka. S elementami sravnitelnoj, eksperimentalnoj i patologicheskoy embriologii. 2-nd ed. L.: Medicina; 1967. 268. (in Russ.).
33. Кнорре А.Г. Эмбриональный гистогенез (морфологические очерки). Л.: Медицина; 1971. 431.
Knorre A.G. Embrionanyj gistogenez (morfologicheskie ocherki). L.: Medicina; 1971. 431. (in Russ.).
34. Кнорре А.Г. Рецензия на книгу: Морфология эпителия переднего отдела пищеварительной и дыхательной систем. Под ред. проф. З.С. Хлыстовой. М.: Медицина; 1971. 116.
Knorre A.G. Recenziya na knigu: Morfologiya epiteliya perednego otdela pishchevaritelnoj i dyhatelnoj sistem. Pod red. prof. Z.S. Hlystovoj. M.: Medicina; 1971. 116. (in Russ.).
35. Кнорре А.Г. Теория зародышевых листков – исторические судьбы и перспективы (к 150-летию выхода книги К.М. Бэра «История развития животных. Наблюдения и размышления»). Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1978; 75(12):21–33.
Knorre A.G. Teoriya zarodyshevyh listkov – istoricheskie sud'by i perspektivy (k 150-letiyu vyhoda knigi K.M.Bera «Istoriya razvitiya zhivotnyh. Nablyudeniya i razmyshleniya»). Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1978; 75(12):21–33. (in Russ.).
36. Кнорре А.Г., Михайлов В.П. Принцип меторизиса В.М. Шимкевича и его значение для гистологии. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1961; 40(1):3–18.
Knorre A.G, Mihajlov V.P. Princip metorizisa V.M. SHimkevicha i ego znachenie dlya gistologii. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1961;40(1):3– 18. (in Russ.).
37. Лазаренко Ф.М. Закономерности роста и превращения тканей и органов в условиях культивирования (имплантации) их в организме. М.: Медгиз; 1959. 400.
Lazarenko F.M. Zakonomernosti rosta i prevrashcheniya tkanej i organov v usloviyah kultivirovaniya (implantacii) ih v organizme. M.: Medgiz; 1959. 400. (in Russ.).
38. Мильто И.В. Функциональная морфология человека. В 3-х томах. Т. 1: Висцерология. М.: Логосфера; 2022. 644.
Mil'to I.V. Funkcionalnaya morfologiya cheloveka. V 3-h tomah. T. 1: Viscerologiya. M.: Logosfera; 2022. 644. (in Russ.).
39. Михайлов В.П. Эволюционная гистология. В кн.: Бирюков Д.А., Михайлов В.П. Эволюционно-морфологические и физиологические основы развития советской медицины. 2-е изд., переработанное и дополненное. Л.: Медицина. Ленинградское отделение; 1967: 9–68.
Mihajlov V.P. Evolyucionnaya gistologiya. V kn.: Biryukov D.A., Mihajlov V.P. Evolyucionno-

- morfologicheskie i fiziologicheskie osnovy razvitiya sovetskoj mediciny. 2-nd. ed. pererabotannoe i dopolnennoe. L.:Medicina. Leningradskoe otdelenie; 1967: 9–68. (in Russ.).
40. Михайлов В.П. Классификация тканей и явления метаплазии в свете принципа тканевой детерминации. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1972;62(6):12–33. Mihajlov V.P. Klassifikaciya tkanej i yavleniya metaplazii v svete principa tkanevoj determinacii. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1972;62(6):12–33. (in Russ.).
 41. Михайлов В.П., Вахтин Ю.Б. Специфичность тканей и генетика соматических клеток. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1987;93(10):22–38. Mihajlov V.P., Vahutin YU.B. Specifichnost' tkanej i genetika somaticheskikh kletok. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1987;93(10):22–38. (in Russ.).
 42. Морфология эпителия переднего отдела пищеварительной и дыхательной систем. Под ред. проф. З.С. Хлыстовой. М.: Медицина; 1971. 116. Morfologiya epiteliya perednego otdela pishchevaritelnoj i dyhatelnoj sistem. Pod red. prof. Z.S. Hlystovoj. M.: Medicina; 1971. 116. (in Russ.).
 43. Новиков В.Д., Правоторов Г.В., Труфакин В.А. Словарь по гистологии. Новосибирск; 1998. 148. Novikov V.D., Pravotorov G.V., Trufakin V.A. Slovar' po gistologii. Novosibirsk; 1998. 148. (in Russ.).
 44. Ноздрин В.И., Белоусова Т.А., Пьявченко Г.А., Волков Ю.Т. Гистология в кратком изложении. Под ред. проф. В.И.Ноздриной и проф. Ю.Т.Волкова. М.: ЗАО «Ретиноиды»; 2019. 376. Nozdrin V.I., Belousova T.A., Pyavchenko G.A., Volkov YU.T. Gistologiya v kratkom izlozhenii. Pod red. prof. V.I.Nozdrina i prof. Yu.T.Volkova. M.: ZAO «Retinoidy»; 2019. 376. (in Russ.).
 45. Семченко Ю.П. Морфологическая и гистохимическая характеристика покровного эпителия глотки в онтогенезе и эксперименте. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1967;52(5):31–36. Semchenko Yu.P. Morfologicheskaya i gistohimicheskaya harakteristika pokrovnogo epiteliya glotki v ontogeneze i eksperimente. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1967;52(5):31–36. (in Russ.).
 46. Светлов П.Г. О значении теории зародышевых листков в современной науке (памяти А.О. Ковалевского). Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1963;44(4):7–25. Svetlov P.G. O znachenii teorii zarodyshevykh listkov v sovremennoj nauke (pamyati A.O. Kovalevskogo). Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1963; 44(4):7–25. (in Russ.).
 47. Соустин В.П. Эпителий голосовых связок в культурах в организме по Ф.М.Лазаренко. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1968;55(7):102–106. Soustin V.P. Epitelij golosovykh svyazok v kulturah v organizme po F.M.Lazarenko. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1968;55(7):102–106. (in Russ.).
 48. Стадников А.А. Гистохимическая характеристика желез языка в онтогенезе человека и в эксперименте на животных. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1973;64(4):45–49. Stadnikov A.A. Gistohimicheskaya harakteristika zhelez yazyka v ontogeneze cheloveka i v eksperimente na zhivotnyh. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1973;64(4):45–49. (in Russ.).
 49. Стадников А.А., Шевлюк Н.Н., Семченко Ю.П. Введение в эмбриологию. Под ред. проф. А.А. Стадникова и проф. Н.Н. Шевлюка. Оренбург: Издательский центр ОГАУ; 2009. 269. Stadnikov A.A., Shevlyuk N.N., Semchenko Yu.P. Vvedenie v embriologii. Pod red. prof. A.A. Stadnikova i prof. N.N. Shevlyuka. Orenburg: Izdatelskij centr OGAU; 2009. 269. (in Russ.).
 50. Субботин М.Я. Глава XXII. Основы эмбриологии человека. В кн.: Гистология. Под ред. проф. В.Г.Елисеева. М.: Гос. изд-во мед. лит-ры; 1963: 631 – 647. Subbotin M.Ya. Glava XXII. Osnovy embriologii cheloveka. V kn.: Gistologiya. Pod red. prof. V.G.Eliseeva. M.: Gos. izd-vo med. lit-ry; 1963: 631 – 647. (in Russ.).
 51. Terminologia Embryologica. Международные термины по эмбриологии человека с официальным списком русских эквивалентов. Под редакцией акад. РАН Л.Л. Колесникова, проф. Н.Н.Шевлюка, проф. Л.М.Ерофеевой. М.: ГЭОТАР-Медиа; 2014. 417. Terminologia Embryologica. Mezhdunarodnye terminy po embriologii cheloveka s oficial'nym spiskom russkikh ekvivalentov. Pod redakciej akad. RAN L.L. Kolesnikova, prof. N.N.Shevlyuka, prof. L.M.Erofeevoy. M.: GEOTAR-Media; 2014. 417. (in Russ.).
 52. Terminologia Histologica. Международные термины по цитологии и гистологии человека с официальным списком русских эквивалентов. Под редакцией чл.-корр. РАМН В.В. Банина и проф. В.Л.Быкова. М.: ГЭОТАР-Медиа; 2009. 272. Terminologia Histologica. Mezhdunarodnye terminy po citologii i gistologii cheloveka s oficianym spiskom russkikh ekvivalentov. Pod redakciej chl.-korr. RAMN V.V. Banina i prof. V.L.Bykova. M.: GEOTAR-Media; 2009. 272. (in Russ.).
 53. Токин Б.П. Общая эмбриология. М.: Высшая школа; 1987. 480. Tokin B.P. Obshchaya embriologiya. M.: Vysshaya shkola; 1987. 480. (in Russ.).
 54. Хлопин Н.Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Л.: Издательство АН СССР; 1946. 491. Hlopin N.G. Obshchebiologicheskie i eksperimentalnye osnovy gistologii. L.: Izdatestvo AN SSSR; 1946. 491. (in Russ.).
 55. Хлыстова З.С., Бажанов А.Н. Общие закономерности морфогенеза эпителия органов головной кишки человека в онтогенезе. В кн.: Морфология эпителия переднего отдела пищеварительной и дыхательной систем. Под ред. проф. З.С. Хлыстовой. М.: Медицина; 1971:5–22. Hlystova Z.S., Bazhanov A.N. Obshchie zakonomernosti morfogeneza epiteliya organov golovnoj kishki cheloveka v ontogeneze. V kn.: Morfologiya epiteliya perednego otdela pishchevaritelnoj i dyhatelnoj sistem. Pod red. prof. Z.S. Hlystovoj. M.: Medicina; 1971:5–22. (in Russ.).

- Russ.).
56. Шаповалова Е.Ю., Барсуков А.Н., Энси Г.А. Возрастная динамика формирования челюстно-лицевого аппарата человека в раннем периоде пренатального развития. *Морфология*. 2010; 137(2):77–81. DOI: 10.17816/morph.399352.
Shapovalova E.Yu., Barsukov A.N., Ensi G.A. Vozrastnaya dinamika formirovaniya chelyustno-licevogo apparata cheloveka v rannem periode prenatalnogo razvitiya. *Morfologiya*. 2010;137(2):77–81. (in Russ.). DOI: 10.17816/morph.399352.
 57. Шевлюк Н.Н. К гистохимической характеристике слюнных желез языка некоторых классов позвоночных. *Архив анатомии, гистологии и эмбриологии* 1976;70(3):58–62.
SHevlyuk N.N. K gistohimicheskoy harakteristike slyunnyh zhelez yazyka nekotoryh klassov pozvonochnyh. *Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii*. 1976; 70(3):58–62.
 58. Шевлюк Н.Н., Стадников А.А. Представления о тканях. История и современность. *Морфология*. 2014;145(2):74–78.
SHevlyuk N.N., Stadnikov A.A. Predstavleniya o tkanyah. Istoriya i sovremennost'. *Morfologiya*. 2014;145(2):74–78. (in Russ.).
 59. Юрина Н.А. Глава XVIII. Пищеварительная система. В кн.: *Гистология*. Под ред. проф. В.Г.Елисеева. М.: Гос. изд-во мед. лит-ры; 1963: 458 – 559.
 - Yurina N.A. Glava XVIII. Pishchevaritelnaya sistema. V kn.: *Gistologiya*. Pod red. prof. V.G.Eliseeva. M.: Gos. izd-vo med. lit-ry; 1963: 458 – 559. (in Russ.).
 60. Ямщиков Н.В., Кудрова В.А. Словарь гистологических и эмбриологических терминов и понятий для стоматологов. Самара: СамГМУ; 2003. 112.
Yamshchikov N.V., Kudrova V.A. Slovar' gistologicheskikh i embriologicheskikh terminov i ponyatij dlya stomatologov. Samara: SamGMU; 2003. 112. (in Russ.).
 61. Dettlaff T.A., Ginsburg A.S., Schmalhausen O.I. *Sturgeon Fishes. Developmental Biology and Aquaculture*. Springer-Verlag. 1993. 313 p. DOI: 10.1007/978-3-642-77057-9.
 62. Gilbert S.F. *Developmental Biology*. Sunderland, MA : Sinauer Associates; 2006. 187 p..
 63. Müller F, O'Rahilly R. The prechordal plate, the rostral end of the notochord and nearby median features in staged human embryos. *Cells Tissues Organs*. 2003;173(1):1-20. DOI: 10.1159/000068214.
 64. Ovalle WK, Netter FH, Nahirney PC, Al E. *Netter bases da histologia*. Rio De Janeiro: Elsevier; 2008.
 65. Vogt W. Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit Örtlicher Vitalfärbung : II. Teil. Gastrulation und Mesodermbildung bei Urodelen und Anuren. *Wilhelm Roux Arch Entwickl Mech Org*. 1929 Jun;120(1):384-706. German. DOI: 10.1007/BF02109667.

Информация об авторах

✉ Шевлюк Николай Николаевич – д-р. биол. наук, профессор, заслуженный работник высшей школы РФ, профессор кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии Оренбургского государственного медицинского университета. Ул. Советская, 6, Оренбург, 460000; k_histology@orgma.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9299-0571> SPIN 6952-0466

Information about the authors

✉ Nikolai N. Shevlyuk – Doct. Sci. (Biol.), Professor, Honored Worker of Higher Education of the Russian Federation, Professor of Histology, Cytology and Embryology department of the Orenburg State Medical University. Ul. Sovetskaya, 6, Orenburg, 460000; k_histology@orgma.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9299-0571> SPIN 6952-0466

Статья поступила в редакцию 15.05.2024; одобрена после рецензирования 22.08.2024; принята к публикации 20.12.2024.
Submitted 15.05.2024; Revised 22.08.2024; Accepted 20.12.2024.