

Лекция четвертая.

Переход одноклеточных к многоклеточным.—Беглый очерк теории Phagocytella — Protospongia.—Губки: их организация.—Три зародышевых пласта.—Питание губок.—Внутриклеточное пищеварение.—Искусственное деление.—Введение острых тел.—Утилизация посторонних тел для скелета.—Судьба организмов, проникших в тело губок.—Роль эктодермы в защите.—Сравнение с миксомицетами.—Сравнение с воспалением позвоночных.

Переходя к животному царству, мы должны прежде всего отметить тот факт, что, к сожалению, до сих пор не знают, каким образом многоклеточные животные произошли из простейших. Пропасть, лежащая между наиболее совершенными представителями этих последних и наиболее низшими многоклеточными, слишком велика и может быть пополнена только гипотезами, основанными на эмбриологическом изучении различных животных. Оставив в стороне некоторые группы паразитов, утративших многие из своих первоначальных признаков (*Dusylmidae*, *Ortonectidae*), обратимся к простейшим многоклеточным, как например, губки. Они состоят уже из целой суммы органов, образованных тремя пластами—эктодермой, мезодермой и энтодермой. Чтобы получить понятие об еще более простом состоянии животных, надо обратиться к зародышам губок и других низших животных, как например, медуз и их родичей. Здесь можно легко найти стадии, состоящие из двух зародышевых пластов. Один из них представляет наружную оболочку личинки, тогда как другой образует группу внутренних клеток, представляющих различные особенности. Эти клетки то образуют плотное скопление, род паренхимы, составленной из амебовидных элементов, то они равномерно расположены в один эпителиальный слой, выстилающий пищеварительную полость. Много спорили о том, которая из этих двух форм должна быть рассматриваема как первичная. Я думаю, что отсутствие пищеварительной полости, неправильная форма клеток и целый ряд других до-

казательств из сравнительной эмбриологии многих низших животных (о которых я не могу говорить в этом патологическом очерке) позволяют рассматривать паренхиматическую стадию как простейшую. Этой стадии я дал название *phagocytella*¹⁾, вследствие способности клеток нижнего слоя захватывать различные твердые тела и особенно вследствие того, что этот слой производит пищеварительные клетки готового организма. Сначала он производит энтодерму, выстилающую пищеварительный канал с его придатками, а затем всю мезодерму или только ее часть, в которой также заключается большое число пищеварительных клеток или фагоцитов.

Стадия *phagocytella* может легко превратиться в стадию гастрюла²⁾, состоящую из двух эпителиальных слоев, из которых один представляет стенку первоначального пищеварительного канала, открывающегося особым отверстием, или бластопором. Эта гастрюла объясняет много различных стадий других многоклеточных.

Организм этих последних в своей наиболее примитивной форме, именно в виде *phagocytella*, представляет аналогию с некоторыми колониальными формами простейших, у которых колонии составлены из двух различных видов клеток: жгутиковые индивидуумы, образующие род наружного слоя (фиг. 22), и амебовидные — внутреннюю часть колонии. Первые соответствуют эктодерме, составленной частью из жгутиковых клеток; вторые представляют как бы внутреннюю паренхиму, состоящую из амебовидных и в то же время фагоцитных клеток. В этих инфузориях, названных *Protospongia* (это название дано Савилем Кентом³⁾, который их открыл), два слоя не представляются еще ясно разграниченными, так как составляющие их индивидуумы легко могут превращаться друг в друга.

Таким образом является возможность воспроизвести связь между простейшими и многоклеточными животными через жгутиковых колониальных инфузорий, с одной стороны, и посредством организмов, похожих на *phagocytella*, с другой.

Я бы никогда не остановился на этих гипотезах в курсе сравнительной патологии воспаления, если бы изложение их не пред-

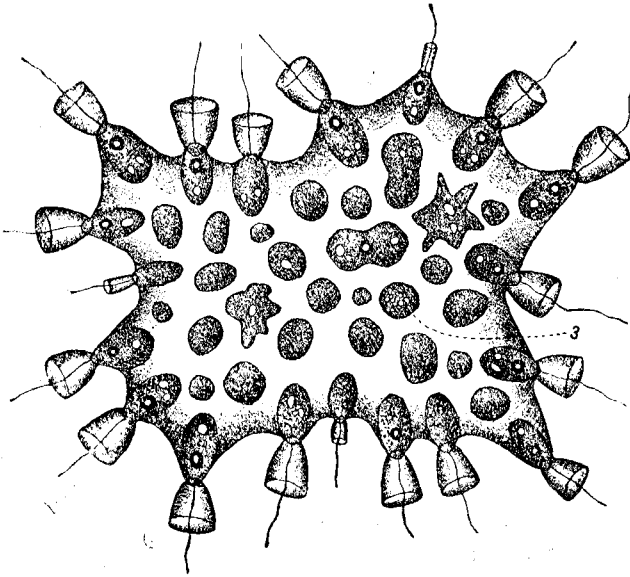
1) См. изложение теории *phagocytella* в *Embryologische Studien an Medusen*, Wien, 1886.

2) См. теорию *Gastrea*, Haeckel. *Gastrea-Theorie*. Jena, 1874.

3) *The Manual of infusoria*. 1880—1882.

стимуляло нас случая познакомиться с общим значением амебовидных клеток, способных захватывать твердые тела. Найдя их в различных классах простейших, мы вновь встречаемся с ними в самых низших формах многоклеточных. Участие амебовидных клеток в воспалении позвоночных есть общепризнанный факт громадной важности.

Начиная с самых низших Metazoa, мы будем иметь дело с этими клетками. Губки имеют настолько мало развитую организацию, что долгое время на них смотрели, как на колонии простейших, составленные, подобно *Protospongia*, из жгутиковых амebo-



Фиг. 22. *Protospongia Naeckeli* (по Савиль Кенту).

видных индивидуумов. Только позднее установили известное родство губок с полипами и с другими близкими им формами (*Coelenterata*). С тех пор вполне убедились, что губки состоят из 3 характерных слоев. Поверхностный слой, или эктодерма, покрывает все тело плоскими эпителиальными клетками. Они разграничены между собой контурами, которые становятся очень заметными после действия на них азотнокислым серебром. Сами клетки заметно сопритимы; это особенно легко наблюдается на свободных краях молодых индивидуумов, где можно заметить амебовидные удлинения эктодермических элементов.

Сократительность клеток, конечно, играет роль в замечатель-

ном явлении открывания многочисленных пор, разбросанных по поверхности всей губки между каждыми двумя или несколькими плоскими клетками. Эти поры открываются, чтобы впустить струю воды и мельчайшие тела, которые находятся в ней во взвешенном состоянии.

Жидкость проникает сначала в систему вводящих каналов, там же выстланных плоским эпителием, происхождение которого еще точно не определено. Затем она проходит в каналы или в расширения, называемые „мерцательными корзинками“. Последние покрыты цилиндрическим эпителием, клетки которого снабжены одним большим жгутиком. Эти клетки, обнаруживающие поразительное сходство с многими жгутиковыми инфузориями, принадлежат эктодерме и представляют настоящих фагоцитов. Большое количество маленьких зернышек, принесенных потоком, привлекается этими эктодермическими клетками и поглощается ими.

Но кроме жгутиковых фагоцитов эктодермического происхождения, в губках есть еще и другие, являющиеся в форме подвижных клеток. Они представляют настоящих маленьких амёб, расположенных между эктодермой и цилиндрическим эпителием, и принадлежат к мезодерме. Хотя еще недостаточно известен способ, посредством которого посторонние тела, находясь внутри губки, проникают в мезодерму, однако уже доказано, что эти тела в большом количестве поглощаются самими мезодермическими клетками. Если прибавить к воде, в которой живут губки, какое-нибудь красящее вещество, напр., кармин, индиго или сепию, то скоро можно заметить, что зерна краски поглощаются эктодермическими клетками, а также и амёбовидными фагоцитами мезодермы.

В некоторых видах губок (например, у многих известковых) мезодермические клетки немногочисленны и играют второстепенную роль в захватывании посторонних тел; у других (особенно у кремневых) мезодерма преобладает, и ее фагоциты поглощают большее количество введенных тел. Есть некоторые губки, как, напр., *Siphonochalina coriacea*, у которых исключительно мезодермические клетки захватывают посторонние тела. Цилиндрические же клетки эктодермы служат только для поддержания постоянного протекания жидкостей через организм губки.

Фагоциты обоих слоев могут выбрасывать нерастворимые вещества. Эти последние скопляются в больших выводящих каналах и выталкиваются наружу помощью крупных отверстий в форме

ров. Стенки их, по наблюдению некоторых авторов, снабжены мускульными волокнами.

Факт, интересующий нас более всего, состоит в том, что мезодермические фагоциты способны не только захватывать постороннего тела и выбрасывать их нерастворимые остатки, но также могут переваривать различные вещества, приходящие к ним из окружающей среды. Либеркюн¹⁾ уже давно наблюдал переваривание инфузорий, проникших в амебовидные клетки пресноводных губок. Он проводил аналогию этого явления с перевариванием инфузорий протоплазмой корненожек и других простейших. Этот факт был подтвержден и другими наблюдателями. Я сам мог контролировать²⁾ растворение *Oxiricha*, *Glaucoma* и *Actinophrys* среди дермических фагоцитов молодых *Spongillae*. Посторонние тела, захваченные этими простейшими, были затем также захвачены дермическими фагоцитами. Евглены, увлеченные потоком в тело *Spongillae*, таким же образом окружаются фагоцитами мезодермы. Протоплазма этих захваченных жгутиковых переваривается; паразитические же и хлорофильные зерна остаются нетронутыми неопределенно долгое время.

Мезодермические клетки молодых *Spongillae*, происшедших из мезодермы, захватывают посторонние тела даже в то время, когда эктодерма еще совсем не образовалась. Молодая губка состоит тогда только из слоя плоских эктодермических клеток и неправильной формы клеток мезодермы. Многие из последних скоро начинают впитывать иглы скелета. Зерна кармина, плавающие в воде, где живут губки, проникают внутрь этих последних и захватываются амебовидными фагоцитами мезодермы. При проникновении кармина во внутренность губок не замечается никакого видимого повреждения их стенок (фиг. 23).

Так как важная роль амебовидных клеток мезодермы у губок при захватывании и переваривании посторонних тел не может быть оспариваема, то я постарался вникнуть в условия, при которых совершаются эти явления. На основании того, что многие простейшие и миксомицеты представляют собою пример внутриклеточного пищеварения, выделяя при этом вокруг захваченных некоторое количество кислоты, я впускал в воду, где жили молодые губки, зерна синего лакмуса. Эти последние очень скоро

¹⁾ Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1857, стр. 385.

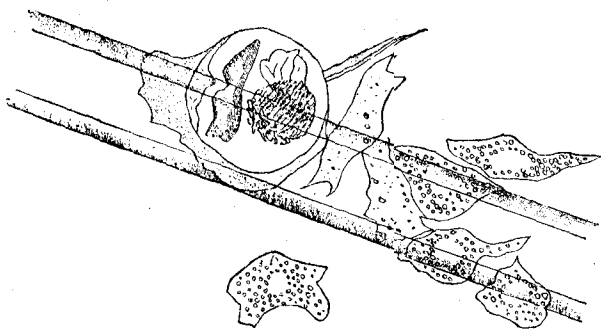
²⁾ Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1879, т. XXXII, стр. 371.

захватывались губками и особенно фагоцитами мезодермы. Но, несмотря на долгое пребывание в этих клетках, лакмус не изменял



Фиг. 23. Мезодермический фагоцит молодой *Spongilla*, окруженный несколькими эктодермическими клетками.

своего цвета, это доказывает, что пищеварение губок не совершается в кислой среде. Факт этот вполне согласуется с открытием

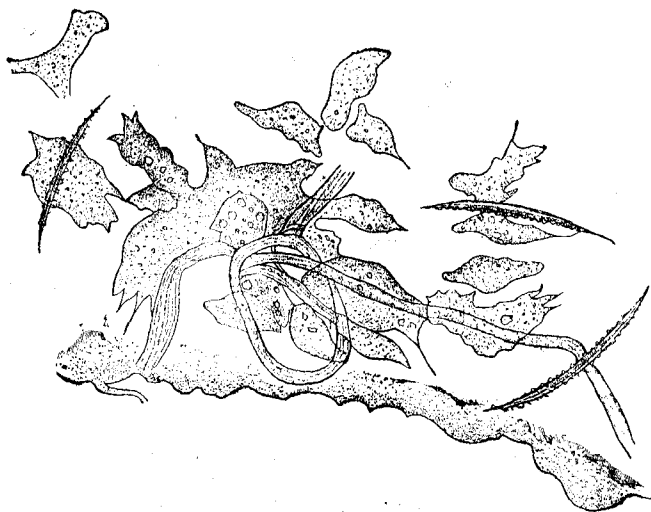


Фиг. 24. Стекло́нная трубка, окруженная мезодермическими фагоцитами *Spongilla*.

Крукенберга¹⁾, нашедшего трипсический фермент в глицериновой вытяжке многих губок.

¹⁾ Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung. Heidelberg 1882, стр. 52.

Легко наблюдать то, что происходит в организме губки, когда в нее вводят какое-нибудь острое тело, например, тоненькую стеклянную трубочку или иглу асбеста. Предмет проникает в мезодермическую массу, где и находится в соседстве с амебовидными клетками. Эти клетки окружают его вполне или только отчасти, реагируя, как будто бы это постороннее тело представляло из себя питательную массу, но больших размеров, чем обыкновенно. Иногда клетки вовсе или почти совсем не собираются вокруг введенного тела. Это показывает, что оно не возбудило достаточной реакции. Иногда же какой-нибудь незначительный предмет, например, растительная нить, привлекает значительное количество

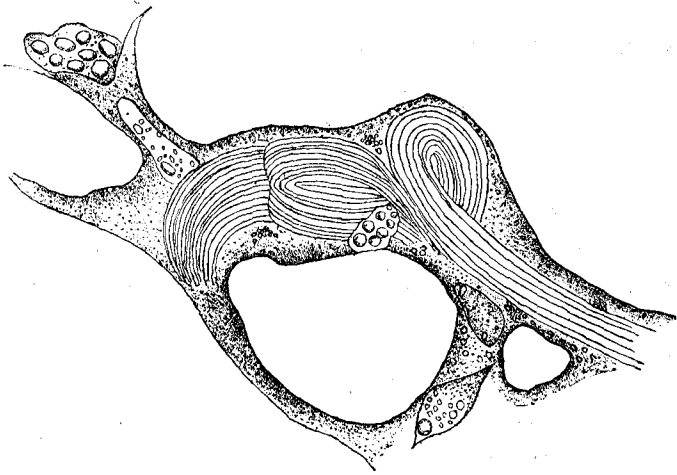


Фиг. 25. Растительная нить, окруженная фагоцитами *Spongilla*.

фагоцитов, которые ее окружают, сливаясь в маленькие плазмодии (фиг. 25). У многих губок зерна песка и другие твердые тела, попавшие в них случайно, окружаются массой спонгина, выделяемого мезодермическими клетками. В подобных случаях эти посторонние тела утилизируются губкой, увеличивая прочность ее скелета.

Как было сказано выше, мезодермические клетки могут окружить и переваривать также и живые организмы, проникшие во внутренность губки. Более прочные организмы не поддаются легкому разрушительному действию фагоцитов и могут пребывать более или менее долгое время без всякого изменения в теле губки.

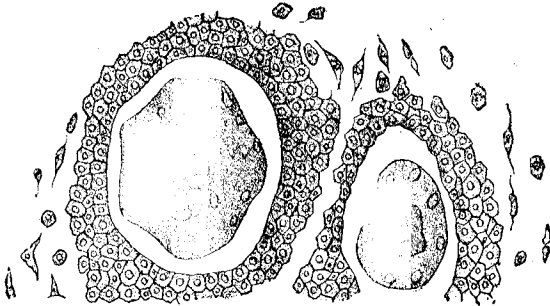
Так, я наблюдал пучки *Leptotrix* среди мезодермы молодых губок. Фагоциты, соединенные в пласмодии, окружали этих бакте-



Фиг. 26. *Leptotrix*, окруженный фагоцитами *Spongilla*.

рий, при чем последние оставались совсем неизменными (фиг. 26). Келлер нашел внутри некоторых губок (*Hircinia echinata* и *Seraoschalina gibbosa*) яйца кольчатых червей и ракообразных. Эти яйца свободно развиваются среди мезодермы: они окружены скоплением амебовидных клеток, образующих настоящую фолликулу (фиг. 27).

Из вышеизложенных фактов следует, что вообще все посторон-



Фиг. 27. Яйца ракообразного, окруженного фагоцитами *Seraospongia* (по Келлеру).

ние тела, попавшие как-нибудь в паренхиму губок, возбуждают деятельность мезодермических фагоцитов.

Эти последние захватывают тогда внутрь себя эти тела или окружают их, соединяясь или сливаясь по нескольку вместе.

Если захваченные посторонние организмы легко перевариваемы, то и подвергаются этому процессу; если же, наоборот, они непереваримы, то остаются в губке, окруженные клетками, и представляют собою род „нахлебников“.

Явление это очень распространено среди губок. Эти мягкие животные, проникновение в которых не затруднительно, становятся удобным убежищем для многих водных существ. Губки доставляют им пищу, поддерживая постоянный приток воды с различными плавающими в ней телами. Известно, например, большое число нахлебников губок, начиная с водорослей (*Zooschlorella*е, *Zooschlorella*е), живущих внутри мезодермических клеток, и кончая полипами (*Stephanoschyrus*), кольчатыми и ракообразными, населяющими каналы и паренхиму губок. До сих пор еще неизвестны настоящие паразиты губок, а вследствие этого не знают еще и их инфекционных болезней. Может быть, это зависит от энергичной деятельности их фагоцитов, которые разрушают микробов, как только они войдут внутрь губки, а может быть, вследствие недостаточности наших знаний по этому вопросу.

Губки представляют аналогию с простейшими и миксомицетами в том, что во всех этих организмах пищеварительные и выделительные функции играют роль в реакции против посторонних тел, вредных для организма.

В губке или в плазмодии эта реакция состоит только в захватывании попавшего тела и в переваривании его, если это возможно, или, в обратном случае, в его выбрасывании. У миксомицетов эта функция принадлежит всей протоплазме, тогда как у губок она сконцентрирована в мезодерме и отчасти в эктодерме. Наружная оболочка, или вообще эктодерма, служит организму защитой против всякого рода вредных для него факторов. Плоские клетки, составляющие эктодерму, сократимы и обладают чувствительностью. Они сокращаются и открывают поры, чтобы впустить окружающую жидкость внутрь губки, если только вода не содержит ничего вредного для ее организма.

Уж давно было замечено, что для того, чтобы лучше исследовать проникновение окрашенных зерен внутрь клеток губки, надо наблюдать голодных индивидуумов. Но как только губка уже достаточно насыщена маленькими зернами, принесенными водой,

поры ее более не открываются и, так сказать, не дают доступа излишку этих тел.

По наблюдениям Ленденфельда, губки держат закрытыми свои поры и мешают таким образом вхождению вредных тел не только в том случае, когда эти тела находятся в виде зерен, плавающих в воде, но и тогда, когда они в ней растворены. Из всех употребленных им тел (крахмал, кармин, молоко) только молоко проникало беспрепятственно с самого начала внутрь губки: для кармина поры сначала оставались закрытыми, но потом скоро открывались. Растворы многих ядовитых веществ, напр., морфина, вератрина или стрихнина, заставляли сжиматься поры и проникали внутрь губки только по прошествии некоторого времени.

В этих явлениях, обнаруживаемых эктодермическими клетками, которые сократимы, но не представляют из себя фагоцитов, можно установить аналогию и, с другой стороны, различие с плазмодиями миксомицетов. Аналогия состоит в чувствительности к химическому составу окружающей среды, что свойственно как эктодермическим клеткам губок, так и плазмодию. Разница сказывается в способе реагирования.

Плазмодий—подвижная колония клеток—удаляется от причины, вызвавшей в нем отрицательную чувствительность (химиотаксию, термотаксию и т. п.); губка же—организм неподвижный—избегает той же самой вредной причины, не допуская проникнуть в свое тело.

Несмотря на недостаточность наших сведений, мы все-таки имеем право утверждать, что клетки губок играют активную роль в борьбе против различных вредных влияний. Особенно же важны свойства чувствительности и сократимости эктодермы, с одной стороны, а с другой—способность клеток мезодермы и эктодермы захватывать и переваривать посторонние тела. Эти факты могут служить точкою отправления для более сложных явлений реакции, существующих у других животных.