

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

З. С. КАЦНЕЛЬСОН

**ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ ЛИТИЯ НА ХОД ГИСТОГЕНЕТИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ У ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 14 IV 1940)

Учение о гистогенезе вообще представляет собой наименее разработанную главу современной гистологии. За исключением работ, носящих случайный характер, как, например, К. Бауэр⁽¹⁾, Домс⁽²⁾, нет попыток систематически применить экспериментальную методику для изучения гистогенетических процессов *in situ* в развивающемся организме*.

Ряд предыдущих исследований автора был посвящен изучению гистогенетических процессов у хвостатых амфибий⁽³⁻⁷⁾. Они дали возможность накопить известный опыт для последующего экспериментального изучения гистогенеза. Предпринятая в лаборатории автора серия опытов представляет собой начальную попытку в этом направлении. Мы начали с изучения влияния на ход гистогенеза химических факторов, в частности, исследовали влияние различных солей на развитие тканей эмбриона.

Выбор литиевых солей для постановки первых экспериментов диктовался имеющимися в литературе многочисленными данными о морфогенетическом влиянии Li. Оно было констатировано (для личинок морского ежа) еще Гербстом⁽⁴⁾, а позднее подтверждено целым рядом новейших исследований—Рунштрем⁽¹⁰⁾, Убиш⁽¹¹⁾ и др. В последние годы действие лития на развитие амфибий было изучено Леманом⁽⁹⁾, работы которого дали исключительно интересные данные; но эти данные касаются только ранних стадий эмбриогенеза и не затрагивают периода, когда начинается тканевая дифференцировка.

Материалом для наших экспериментов служили эмбрионы аксолотля. На 4-й день** развития [после окончательного замыкания нервной трубки, соответственно, примерно, стадиям 20, 21 по Глазнеру⁽³⁾] зародыши были помещены в водопроводную воду с прибавлением 0,25 г углекислого лития на 1000 см³ воды. Опыт длился семь суток, в течение которых эмбрионы (после освобождения из оболочек) фиксировались хромово-осмиевой смесью Фоля. Значительная часть зародышей в продолжение опыта погибла, и только часть перенесла семидневное пребывание в воде с прибавлением лития. После пяти суток пребывания в литиевой воде часть зародышей была перенесена в чистую воду. Здесь зародыши вновь начали развиваться,

* Изучение гистогенеза в культурах *in vitro* дает, конечно, очень много, но идет в другом плане исследований.

** Дни всюду обозначают период времени с начала опыта.

причем изменения, вызванные действием лития, подверглись регуляции, в результате чего эмбрионы дожили до 9-го дня (с начала эксперимента). Израсходование материала вызвало прекращение опыта. Параллельно с экспериментальными эмбрионами, в те же сроки фиксировались контрольные эмбрионы, находившиеся в одинаковых с экспериментальным материалом условиях.

Фиксированный материал был залит в парафин (через гвоздичное масло). Срезы толщиной в 6 μ окрашивались гематоксилином по М. Гейденгайну (иногда с дополнительной подкраской). Реже применялась окраска сафранин+пикроиндигокармин или гематоксилин Бемера+эозин*.

Начиная с 3-го дня пребывания в литиевой воде, зародыши аксолотля начали обнаруживать отчетливые изменения как макроскопические, так и микроскопические.

Макроскопические изменения. 1. Уже на 3-й день у большинства эмбрионов в каудальной половине тела, сбоку, ближе к вентральной стороне образовался пузырь, макроскопически отчетливо заметный в виде вздутия («вентро-латеральный пузырь»).

2. Начиная с 3-го дня замечалась явственная задержка в развитии. Вначале она выражалась в меньшей длине зародышей, отставании в развитии зачатков глаз, жабер и т. д. В дальнейшем это отставание стало исключительно резким и, начиная с 4—5-го дня, развитие почти не подвинулось вперед.

3. Начиная с 4-го дня, эмбрионы приобрели характерный изгиб в дорзо-вентральном направлении, образовав угол, вершина которого была направлена к дорзальной стороне зародыша («форма бумеранга»). В результате такого изгиба при изготовлении срезов было трудно получать правильные поперечные разрезы и было совершенно невозможно изготовить фронтальные срезы через весь зародыш.

4. Хвостовая почка приостановилась в развитии и к 5-му дню приобрела характерную булавовидную форму в виде округлого придатка на каудальном конце зародыша («булавовидная хвостовая почка»).

5. До 5-го дня зародыши при извлечении из оболочек сокращались, образуя характерную для хвостатых амфибий фигуру «петли». С 5-го дня личинки при выделении из оболочек не сокращались.

Микроскопические изменения: 1. Чрезвычайно характерным оказалось влияние лития на строение ядер. Размер ядер увеличивается; в них исчезают крупные глыбки хроматина, и внутренность ядра кажется равномерно «запыленной» мельчайшими хроматиновыми зернышками. Эти изменения особенно резко проявились в ядрах эпидермиса. Менее резко, но все же заметно, они проявляются и в ядрах других тканевых закладок.

2. Изменения строения ядер сопровождаются изменениями в ходе ядерного деления. В эпидермисе, начиная с 5-го дня, совершенно прекращаются митотические деления. В этом отношении проявляется селективное влияние лития на ядра эпидермиса, так как в других частях зародыша (нервной трубке, слуховом пузырьке, желточной энтодерме, мезенхиме) митозы продолжают, хотя количество их снижается. Амитотическое деление ядер в эпидермисе продолжается и после длительного пребывания в литиевой воде**.

3. Начиная с 3-го дня, в клетках эпидермиса начинается вакуолизация. К 5-му дню эпидермальные клетки заполнены крупными вакуолями,

* Подробнее о применяемой нами технике микроскопического исследования личинок амфибий см. Кацнельсон (*).

** Об изменениях в строении и делении ядер подробнее см. Кацнельсон (*).

вследствие чего они увеличиваются в объеме, напоминая тургорные растительные клетки.

4. При сравнении экспериментальных и контрольных зародышей одного возраста, бросается в глаза отсутствие у первых отчетливо заметных остатков первичной полости тела (щелей между производными зародышевых листков). Ее пространство занято компактной массой клеток; свободные мезенхимные клетки, в норме образующие рыхлый синцитий, отсутствуют.

5. Весьма своеобразно состояние тканей в хвостовой почке. Ее центральная часть занята губчатой синцитиально-симпластической тканью, типа бластемы. Ядра в этой ткани разбросаны в беспорядке, то образуя скопления, то располагаясь изолированно. Эта вакуолизованная синцитиальная бластема имеет, по видимому, мезодермальное происхождение, но вообще в зачатке хвостовой почки у литиевых зародышей трудно разграничить отдельные закладки, так как элементы их местами сливаются и переходят друг в друга.

6. Соответственно изгибу тела (см. макроскопические измерения (3)) в хорде обнаруживается образование рубцовой ткани: в месте перегиба ткань хорды сильно сгущена, ядра частично гибнут, и образуется рубец, имеющий треугольную форму. Возникновение таких хордальных рубцов я мог проследить на ряде зародышей. Вершина рубца направлена дорзально и давит на мышечные сегменты. По сторонам от рубца (краниально и каудально) иногда в хорде обнаруживаются частичные распады.

7. В тех местах, где на мышцы давит хордальный рубец, мышечные сегменты частично разрушаются; в результате этого в миотомах образуются полости, где можно видеть различные стадии распада развивающихся примитивных мышечных волокон. В резко выраженных случаях отдельные мышечные сегменты могут почти полностью разрушиться (остатки мышечных волокон остаются только у миосепт).

8. Между экто- и мезодермальными производными возникают пузырьобразные пространства. К ним относится упомянутый при макроскопическом описании «вентро-латеральный пузырь». Однако подобные же вздутия меньшей величины на микроскопических препаратах можно констатировать и в других местах туловища (например, в области закладки первичной почки). Наружная стенка этих пузырей образована одним эпидермисом.

9. У ряда эмбрионов каналцы первичной почки резко растянуты. Значительно расширен Вольфов проток. Эпителий почечных каналцев не обнаруживает изменений.

10. Специальная неврологическая методика для обработки опытного материала не применялась; особых изменений в строении нервной трубки на наших препаратах отметить не удалось. Наблюдалась задержка в развитии плащевых слоев, но, вероятно, она связана с общей задержкой развития зародыша и едва ли может рассматриваться как специфическая реакция нервной ткани на примененное воздействие.

Регулятивные процессы. У эмбрионов, которые после 5-дневного пребывания в литиевой воде были снова перенесены в чистую воду, наблюдались регулятивные процессы, на основе которых вновь начиналось дальнейшее развитие зародыша. В ядрах появляются крупные глыбки хроматина, восстанавливается способность к митотическому делению. Количество митозов возрастает, появляются митозы в эпидермисе. В разрушенных мышечных сегментах начинается регенерация примитивных мышечных волокон (в остатках мышц появляются митозы). Начинает развиваться хвостовая почка, исчезает дорзо-вентральный изгиб тела, и дальнейшее развитие, насколько позволяют судить проведенные наблюдения, идет в общем нормально. Для выяснения ряда гистологических

подробностей, связанных с указанными регулятивными явлениями, нужны дополнительные опыты.

Кафедра общей биологии
3-го Ленинградского медицинского института

Поступило
15 IV 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Bauer, Virch. Arch., **294** (1935); Anat. Anz., **81**, Ergbf. (1936). ² Doms, Arch. mikr. Anat., **87** (1915). ³ Glaesner, Keibel's Normental., **14** (1925). ⁴ Herbst, Z. wiss. Zool., **55** (1892); Mitt. Zool. Stat. Neapel, **11** (1893). ⁵ Катцнельсон, Рус. зоол. журн., **9** (1929); Z. mikr.-anat. Forsch., **23** (1931). ⁶ Katznelson, Z. mikr.-anat. Forsch., **30** (1932). ⁷ Катцнельсон, ДАН, **2** (1934); Anat. Rec., **61** (1934); Тр. 4 ЛМИ (1935); ДАН, **2** (1935); Bull. Hist. appl., **12** (1935); ДАН, **3** (1935); ДАН, **4** (1935); Z. mikr.-anat. Forsch., **39** (1936); Бюлл. эксп. биол. мед., **1** (1936); Anat. Anz., **82** (1936); Bull. Hist. appl., **13** (1936); Z. mikr.-anat. Forsch., **40** (1936). ⁸ Katznelson, Z. wiss. Mikr., **52** (1935). ⁹ Lehmann, Verh. Schweiz. Naturf. Ges., Zurich (1934); Revue Suisse Zool., **42** (1935); Naturwiss., **24** (1936); Revue Suisse Zool., **44** (1937); Roux' Arch., **136** (1937); Roux' Arch., **138** (1938). ¹⁰ Runnström, Acta zool., **9** (1928); Biol. Bull., **68** (1935). ¹¹ Ubsich, Z. wiss. Zool., **124** (1925).