

А. Г. КНОРРЕ

**ПРОВИЗОРНАЯ И ДЕФИНИТИВНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА  
РЕЗОРБИРУЮЩИХ ЭНТОДЕРМАЛЬНЫХ ЭПИТЕЛИЕВ У ПТИЦ**

*(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном 26 I 1947)*

Процессы ранней провизорной дифференцировки некоторой части тканей зародыша или личинки были обозначены П. П. Ивановым<sup>(1)</sup> как „преждевременная“ или „анахроничная“<sup>(2)</sup> дифференцировка. Отмечая неудобство первого термина, П. П. Иванов<sup>(1)</sup> указывает, что можно было бы назвать рассматриваемое явление „сокращенной“ или „ускоренной“ дифференцировкой, „но неизвестно, насколько в этих случаях имеет место ускорение или сокращение самого процесса“. Задачей настоящего исследования, произведенного под руководством П. П. Иванова в эмбриологической лаборатории Отдела общей морфологии ВИЭМ, являлось выяснение именно этого обстоятельства путем детального сопоставления хода провизорной и дефинитивной дифференцировки резорбирующих энтодермальных эпителиев у куриного зародыша на примере эпителия тонкой кишки и эпителия желточного мешка.

Материал фиксировался жидкостью Карнуа. Заливка в парафин, срезы 5—7,5  $\mu$ , окраска гематоксилином Бемера и Гейденгайна (с докраской эозином и без нее), азур-эозином и по Маллори. Использовано 42 зародыша на различных стадиях развития (от начала инкубации до момента вылупления).

Поскольку и кишечный и желточный эпителии являются энтодермальными по происхождению, переваривающими и всасывающими по функции, вполне естественно, что в процессе их дифференцировки отмечаются черты далеко идущего сходства. „Исходным пунктом“ дифференцировки как кишечного, так и желточного эпителия являются крупные округлые клетки типа бластомеров (рис. 1, *A, L*), наполненные большим количеством желточных зерен и не объединенные между собой в целостный тканевой комплекс, местами даже совершенно разрозненные. С началом инкубации клетки переваривают находящийся в них желток, соединяются в единый пласт — эмбриональный тканевой зачаток; клеточные границы делаются трудно различимыми (а при некоторых обработках и вовсе неразличимыми). Ядра в этом пласте располагаются на разных уровнях (рис. 1, *F, M*). В гистогенезе как кишечного, так и желточного эпителия началу собственно тканевой („функциональной“) дифференцировки предшествует (или с ним совпадает) перераспределение ядер в один базальный ряд и вновь отчетливое выявление клеточных границ, т. е. приобретение характера однослойного (строго однорядного) призматического эпителия (рис. 1, *G, N*). Такова схема процесса в обоих случаях.

О последовательности дифференцировки кишечного эпителия курицы в литературе имеются лишь отрывочные, притом противоречивые

данные, касающиеся только некоторых стадий развития. Ранние стадии дифференцировки изучал R. Remak<sup>(10)</sup>, более поздние — К. v. Pap<sup>(9)</sup>, S. Argeseanu и R. M. May<sup>(4)</sup>, дефинитивную структуру — М. Clara<sup>(5)</sup>. В свете их данных, дополненных собственными наблюдениями автора, процесс дифференцировки эпителия куриного кишечника характеризуется следующими особенностями (рис. 1, А—К). Потребляемый внутриклеточный желток не пополняется извне, клетки делятся митозом, мельчают, вытягиваются (уплощаются) и смыкаются

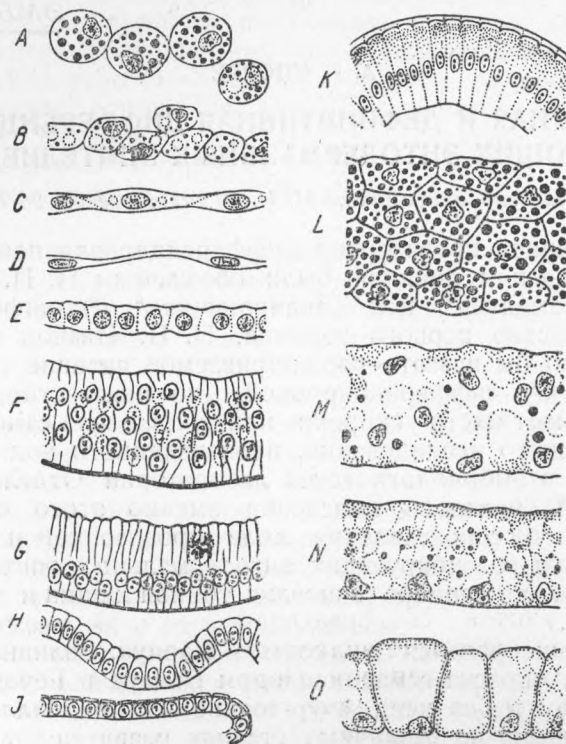


Рис. 1. Стадии дифференцировки кишечного (А—К) и желточного (L—O) эпителиев куриного зародыша (схема). А, L — до инкубации; В — 6 час. инкубации; С — 24 час. инкубации; D — 48 час. инкубации, внезародышевая часть; E — то же, стенка кишечного желобка; F — 7 суток инкубации; G — 8 суток инкубации; H — 9 суток инкубации; I — 14 суток инкубации; K — 21 суток инкубации; M — 18 час. инкубации; N — 24 час. инкубации; O — 36 час. инкубации

в тонкую однослойную пластинку (рис. 1, C). Эта пластинка затем, вследствие уменьшения в ней числа митозов и быстрого расширения *area pellucida*, все более растягивается и истончается (рис. 1, D); клеточные границы делаются трудно различимыми (первый период дифференцировки: 1-е и 2-е сутки инкубации).

Далее кишечно-энтодермальная пластинка выгибается по сагиттальной оси, образуя кишечный желобок, замыкающийся затем в трубку. Часть кишечной энтодермы, оказавшаяся вне трубки (во внезародышевой части *area pellucida*), остается мало дифференцированной (тонкая растянутая однорядная пластинка). В энтодермальной же стенке кишечной трубки сильно увеличивается число митозов, она все более утолщается, ядра оттесняют друг друга на разные уровни (ложная

многорядность, рис. 1, *F*). Появляется резко выраженная базальная мембрана. Все эти изменения составляют второй период дифференцировки (3—7-е сутки инкубации). Вследствие того, что клеточные границы выявляются на этих стадиях не всеми методами обработки, некоторые авторы (<sup>4</sup>) считают структуру кишечного эпителия в течение этого периода „синцитиальной“.

Далее вновь появляются отчетливые клеточные границы, ядра перераспределяются в один базальный ряд (рис. 1, *G*), развиваются кишечная каемка (клеточные кутикулы) и замыкающие пластинки (рис. 1, *L*), дифференцируются митохондриальные зоны цитоплазмы (по Argeseanu и May (<sup>1</sup>), к 9-м суткам инкубации хондриом, ранее диффузный, локализуется в виде апикальных и базальных „пачек“; по J. R. Faanas (<sup>7</sup>), аппарат Гольджи, также вначале диффузный, локализуется в надъядерной зоне и принимает вид корзинки). Базальная мембрана становится менее выраженной (рис. 1, *H*). Позднее часть клеток превращается в бокаловидные и другие специальные элементы (<sup>9</sup>). Все эти изменения характеризуют собственно тканевую или „функциональную“ (лучше специфическую) дифференцировку — превращение эмбрионального зачатка в ткань — однослойный призматический каемчатый эпителий.

По мере быстрого роста кишечной трубки в длину, а также образования складок слизистой и ворсинок — эпителий растягивается и временно истончается (рис. 1, *H*, *I*), к 20-му же дню развития приобретает окончательную высоту и форму, не меняющиеся заметно и в постэмбриональной жизни (рис. 1, *K*). На этом и заканчивается третий период дифференцировки — с 8-го дня и до конца инкубации.

Что касается эпителия желточного мешка, то начальные стадии его дифференцировки описал W. His (<sup>8</sup>), а весь процесс в целом изучил Н. Virchow (<sup>12</sup>), не иллюстрировавший, однако, свое капитальное исследование рисунками. По сравнению с ходом дифференцировки кишечного эпителия развитие эпителия желточного мешка характеризуется следующими изменениями. Перевариваемый внутриклеточный желток удаляется через желточные сосуды, но пополняется за счет всасывания продуктов расщепления желтка извне, из полости желточного мешка, так что количество включений в клетках почти не уменьшается: клетки почти не делятся митотически и не мельчают. Происходит слияние их в единый синцитиеподобный пласт (видимые клеточные границы исчезают, рис. 1, *M*). На этом основании авторы, занимавшиеся культивированием желточного эпителия *in vitro* (<sup>6, 11</sup>), говорят о его происхождении „из синцития“. Ядра этого пласта с самого начала расположены на разных уровнях (первый период дифференцировки).

Далее ядра перераспределяются в один базальный ряд, вновь отчетливо выявляются клеточные границы (превращение в правильно-однорядный призматический эпителий, рис. 1, *N*). Зерна желтка заменяются вакуолями, содержащими продукты его расщепления (второй период дифференцировки). Окончательная структура (рис. 1, *O*) приобретает в наиболее центральных частях желточной энтодермы уже к середине 2-х суток инкубации; процесс дифференцировки распространяется от центральных частей желточной энтодермы к периферическим, следуя за обрастанием желтка. Таким образом, горизонтальная анизоморфность в желточном эпителии имеет иное выражение, чем в кишечном (камбиальные участки представлены не криптами, а периферической кольцевой зоной обрастания).

Процесс дифференцировки желточного эпителия есть вторичное видоизменение процесса дифференцировки кишечного эпителия, возникшее как приспособление к новым условиям питания зародыша при

переходе от голобластического к меробластическому типу развития. Это вторичное видоизменение заключается в значительном ускорении (в 10—15 раз) и упрощении всего процесса дифференцировки (выпадение процессов утончения в однослойную пластинку с последующим утолщением и появлением ложной многорядности; утончения и утолщения эпителия, претерпеваемых выстилкой кишечника в связи с изменениями частоты митозов и темпов роста кишечной трубки и с образованием складок и ворсинок; процессов образования клеточных каемок и замыкающих пластинок и, наконец, процессов дифференцировки бокаловидных и других специальных элементов). Сказанное не исключает наличия определенной специализации желточного эпителия приспособительно к функции переваривания и всасывания желтка, что выражается в некотором отклонении (девиации) хода его дифференцировки от исходного типа (иной характер камбия, иная величина и форма клеток и т. д.). Налицо, однако, сохранение общей схемы процесса и основных его этапов.

Известно, что по сравнению с эритропоезом во взрослом организме (у млекопитающих) развитие первичных эритроцитов в желточном мешке зародыша происходит укороченным путем, минуя стадии полихроматофильного эритробласта и нормобласта. По В. А. Цвилленовой<sup>(3)</sup>, провизорные личиночные мышцы у циклопов и пескоройки развиваются, по сравнению с дефинитивными мышцами соответствующих взрослых животных, не мультицеллюлярным, а сокращенным уницеллюлярным путем. Таким образом, для ряда случаев можно считать установленным, что „преждевременная“ (в смысле П. П. Иванова) дифференцировка провизорных тканей зародышей и личинок, действительно, является сокращенной или ускоренной.

Институт  
экспериментальной медицины

Поступило  
26 I 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. П. Иванов, Общая и сравнительная эмбриология, 1937. <sup>2</sup> П. П. Иванов, Руководство по общей и сравнительной эмбриологии, 1945. <sup>3</sup> В. А. Цвилленова, Диссертация, ВИЭМ, 1940. <sup>4</sup> S. Argeseanu et R. M. May, Arch. d'anat. micr., 34, F. 3 (1938). <sup>5</sup> M. Clara, Z. f. mikr.-anat. Forsch., 6 (1926). <sup>6</sup> Z. Grodzinsky, Contrib. Embryol., publ. 414, Carnegie Inst. Wash., 22 (1930). <sup>7</sup> J. R. Fananas, Trabajos lab. invest. biol., Madrid, 10 (1912). <sup>8</sup> W. His, Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch., 1 (1877). <sup>9</sup> K. v. Pap, Z. f. Anat. u. Entw.-Gesch., 101 (1933). <sup>10</sup> R. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere, Berlin, 1855. <sup>11</sup> J. A. Thomas, Ann. des sci. nat., ser. Bot. et Zool., II sér., 1 (1938). <sup>12</sup> N. Virchow, Internat. Beiträge zur wissenschaftl. Medicin, Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet, 1 (1891).