

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Л. В. ПОЛЕЖАЕВ

**О ЗНАЧЕНИИ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ СТРУКТУР В НЕКОТОРЫХ
ОРГАНОГЕНЕЗАХ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 2 III 1940)

Начальные стадии образования эпителиально-мезенхимных органов у позвоночных характеризуются тем общим признаком, что мезенхимные клетки, возникшие в известном источнике, направляются к определенному участку эпителия или эпителиальному органу, оседают на нем и, накапливаясь, группируются в зачаток. Так обстоит дело с развитием зачатков конечности и внутреннего уха (⁸, ¹⁰), с регенерацией конечности и хвоста у амфибий (наши данные) и в других случаях.

Какие факторы заставляют мезенхимные клетки направляться к эпителию? Филатов (¹⁰) установил, что при развитии конечности между утолщением соматошлевы, из которой образуются мезенхимные клетки зачатка, и эпителием возникают определенные отношения, и предположил, что они обуславливают ориентированное движение мезенхимных клеток. О природе этих отношений он ничего не пишет. Я думаю, что в этом и ряде других, подобных ему случаев, дело идет об образовании тонкой волокнистой структуры, ориентирующей передвижение клеток. С этим предположением хорошо согласуются данные о том, что у рыб хордальные влагалища образуют фибриллярную структуру раньше, чем начинают собираться мезенхимные клетки (¹²), а у птиц и амфибий аналогичное имеет место для развития соединительной ткани (¹, ²). Снесарев (²⁰) разработал особую методику выявления тонких волокнистых межклеточных структур, не видимых при других методах гистологической обработки, тщательно изучил эмбриогенез цыпленка и показал, что эти структуры обнаруживаются в любом органогенезе, начиная с очень ранних стадий развития. Он считает клетки первичным, а указанные структуры вторичным образованием и думает, что они находятся во взаимодействии. Соглашаясь с основными выводами этого автора, следует отметить, что он, будучи морфологом, не рассматривал значения межклеточных структур для данных механики развития.

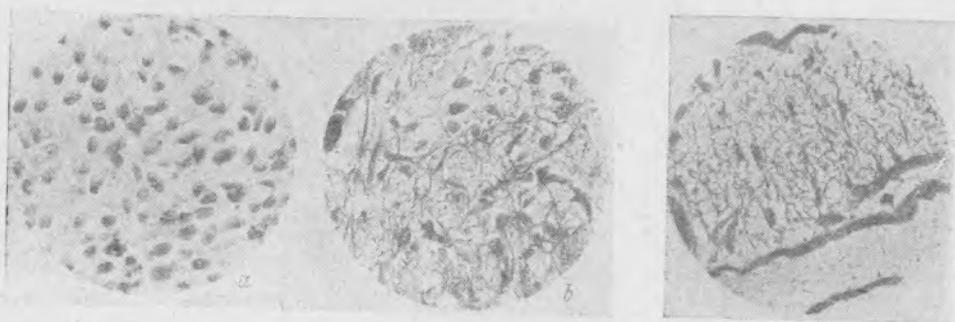
Вейс (²¹) показал, что направление и интенсивность роста клеток ткани, культивируемой *in vitro*, зависят от тонкой невидимой структуры, которая возникает в коллоидальной среде благодаря влиянию на нее механических факторов натяжения. Он заключил, что в организме не расположение клеток обуславливает структуру органа, а наоборот, структура органа—расположение клеток. Однако опытов с органогенезами он не произвел и ссылался лишь на свои данные о том, что при обычной гисто-

логической обработке материала в регенерационной бластеме видны волокна. При этом он не разбирает причины возникновения волокнистой структуры.

Я поставил своей задачей изучить природу и значение фактора, ориентирующего мезенхимные клетки при развитии эпителиально-мезенхимных органов с точки зрения механики развития. В настоящем я сообщу первые свои данные и соображения по этому поводу.

Микроскопически я исследовал различные стадии развития зародышей кур и амфибий (лягушек, тритонов и аксолотлей) и регенерирующих органов у аксолотлей обычными методами окраски—по Маллори, ван-Гизону, железным гематоксилином и эозином, блаушварцем—и по методу Снесарева. Последний метод я изучил в 1936—1937 гг. в лаборатории этого автора, любезно предоставившего мне место и давшего ряд ценных технических указаний.

1. Развитие самых различных эпителиально-мезенхимных органов происходит при участии тонких волокнистых межклеточных структур.



Фиг. 1. Продольный разрез регенерационной почки конечности у аксолотля: *a*—окраска по ван-Гизону; *b*—окраска по Снесареву с выявлением межклеточной волокнистой структуры.

Фиг. 2. Продольный разрез наружной жабы у зародыша аксолотля; окраска по Снесареву.

невидимых при других указанных методах обработки материала. Эти структуры имеются в зачатках конечностей, жабр, слуховых органов, различных мезенхимных органов головы, в боковой области, хвосте, регенерационных зачатках и в других образованиях (фиг. 1 и 2).

2. Каждый орган характеризуется особой, свойственной ему одному межклеточной структурой, изменяющейся в зависимости от стадии его развития. Межклеточные структуры специфичны для органа в целом, тогда как элементы их—волокна—одинаковы в различных органах.

3. Межклеточные волокнистые структуры возникают вследствие взаимодействия эпителия и мезенхимы. Образую строму, они имеют значение фактора, ориентирующего перемещающиеся мезенхимные клетки.

4. Специфическое строение межклеточных структур обуславливается особыми свойствами эпителия и мезенхимы, образующими данный эпителиально-мезенхимный орган. С этой точки зрения можно объяснить подавление развития эпителиально-мезенхимных органов, в зачатках которых эпителий заменяется чужеродным. Так, например, если до образования конечности эпителий ее зачатка заменить жаберным, то мезенхима не оседает на последнем, а рассеивается в различных направлениях (^{7, 9, 10}). Повидимому, подобные явления имеют место при подавлении регенерации конечностей у аксолотлей, когда кожа конечности заменяется кожей головы, а ампутационная раневая поверхность такой химерной конечности покрывается эпителием кожи головы (^{6, 13}).

5. Подавление развития эпителиально-мезенхимных органов, когда имеются налицо нормальные эпителии и мезодерма, но связь между ними разорвана, можно объяснить невозможностью возникновения межклеточных волокнистых структур между этими частями. Например, конечности у зародышей хвостатых амфибий не развиваются, если между эпителием, способным к образованию конечности, и утолщением соматоплевры, продуцирующим мезенхиму для образования конечности, пересадить соматоплеву бока (19, 15). Интересно, что последняя способна сама к образованию конечности в опытах индукции (3, 4), но в указанном опыте она тормозит развитие конечности, так как препятствует мезенхимным клеткам направиться к эпителию и образовать с ним зачаток (15). Опыты индукции конечности можно объяснить тем, что индуктор изменяет состояние боковой области так, что там возникает межклеточная структура, которая выполняет такую же роль, как таковая в нормальном развитии конечности. Другой пример. Органы у развитых хвостатых амфибий не регенерируют, если ампутационная раневая поверхность зашита кожей (11), и они регенерируют, если этот опыт произвести после того, как произошла эпителизация раны (6). Можно думать, что кориум кожи подавляет регенерацию в первом опыте, в частности, потому, что не позволяет возникнуть межклеточной волокнистой структуре между эпителием и мезодермальными клетками, образующимися из поврежденных мезодермальных тканей остатка органа.



Фиг. 3. Конечность, развившаяся из эксплантационного зачаткового материала у тритона.

можно думать, что в этом опыте подавляются также и другие процессы.

6. Межклеточные волокнистые структуры, возникнув как следствие взаимодействия определенных эпителия и мезодермы, способствуют накоплению мезодермальных клеток в зачатке, но благодаря этому накоплению они необходимо должны измениться сами. Поэтому вместе со Снесаревым (20) можно принять, что как расположение клеток обуславливает возникновение межклеточных структур, так и последние обуславливают расположение клеток.

7. Межклеточные волокнистые структуры сохраняются в различных мезодермальных тканях (кориуме кожи, соединительной ткани, мускулатуре) развитого органа. Повидимому, особенностями этих структур, ориентацией их волокон объясняется то обстоятельство, что конечность у амфибий может регенерировать только из поперечного сечения, а не из продольного (13). Налицо все ткани и условия регенерации, кроме одного — измененной топографической структуры, resp. волокнистой структуры мезодермальных тканей, вследствие чего клетки их не могут выйти из своих связей и, вступив в связь с эпителием, образовать бластему. Это объяснение делает понятным явление регенерации после полного уничтожения топографической структуры мезодермальных тканей (14): волокнистая структура остатка органа разрушена и клетки мезодермальных тканей могут свободно соединиться с эпителием при образовании новой межклеточной структуры, необходимой для возникновения бластемы.

8. При эксплантации в солевом растворе эпителия и соматоплевры зачатка конечности у тритонов может образоваться хорошо сформированная конечность [(17), фиг. 3]. Условием ее развития является механическое растяжение зачаткового материала с самого первого момента эксплантации. При нарушении этого условия конечность не образуется. Можно думать, что натяжение тканей зачатка необходимо для того, чтобы из соматоплевры могли возникнуть мезенхимные клетки, и эти клетки могли образовать с эпителием ту волокнистую структуру, которая необходима для грушировки их в зачаток.

Несомненно наличием и особенностями межклеточных структур можно объяснить многие явления в развитии эпителиально-мезенхимных органов. Однако следует отметить, что эти структуры есть лишь один из ряда факторов формообразования и что органогенезы другого типа совершаются иным путем. Например, зачатки эпителиальных органов, как я мог убедиться на примере глазного зачатка (¹⁶), детерминируются путем непосредственного соединения, контакта между его первоначально эквивалентными клетками. В этом процессе межклеточные структуры не участвуют.

Институт экспериментальной биологии
Академии Наук СССР

Поступило
14 III 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ G. A. Baitsell, Amer. Journ. Anat., 28 (1924). ² G. A. Baitsell, Quart. Journ. Microsc. Sci., 69 (1925). ³ В. I. Balinsky, Roux'Arch., 105 (1925). ⁴ В. I. Balinsky, Roux'Arch., 130 (1933). ⁵ М. И. Ефимов, Журн. эксп. биол., 7 (1931). ⁶ М. И. Ефимов, Биол. журн., сообщ. II, 2 (1933). ⁷ G. Ekman, Soc. Sci. fennica, Comment. Biol., 1 (1922). ⁸ D. Filatow, Roux'Arch., 410 (1927). ⁹ D. Filatow, Roux'Arch., 421 (1930). ¹⁰ D. Filatow, Roux'Arch., 427 (1933). ¹¹ E. Godlewsky, Roux'Arch., 444 (1928). ¹² I. Nageotte, L'organisation de la matière dans ses rapports avec la vie, Paris (1922). ¹³ Л. В. Полежаев, Биол. журн., 2, № 6 (1933). ¹⁴ Л. В. Полежаев, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 43 (1934). ¹⁵ Л. В. Полежаев, ДАН, IV (XIII) (1936). ¹⁶ Л. В. Полежаев, Биол. журн., 5 (1936). ¹⁷ Л. В. Полежаев, ДАН, XXI (1938). ¹⁸ L. W. Polezajew unter Beteiligung von W. N. Faworina, Roux'Arch., 133 (1935). ¹⁹ J. Schwind, Journ. exp. Zool., 63 (1932). ²⁰ P. Snessarew, ZS. gesamte Anat., III Abt., 29 (1932). ²¹ P. Weiss, Roux'Arch., 146 (1929).