

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

З. С. КАЦНЕЛЬСОН

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ РАЗОБЩЕНИЕ ЖЕЛТОЧНОЙ И КИШЕЧНОЙ ЭНТОДЕРМЫ У ЗАРОДЫШЕЙ ЛЯГУШКИ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ СОЛЕЙ СВИНЦА**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 14 IX 1947)

Понятие кишечной и желточной энтодермы обычно применяется к животным с меробластическими яйцами (костистые рыбы, зауропсиды), однако даже и здесь в применении этих понятий нет общепринятой трактовки. Недавно К. Петер <sup>(1)</sup> предпринял ревизию этих понятий, исходя из своего представления о гастрюляции как об инвагинационном процессе, связанном с образованием архентерона. На основании этого представления Петер различает кишечную энтодерму, возникающую инвагинационным («первичным») путем, и желточную энтодерму, возникающую вторично путем деляминации. Такая трактовка кишечной и желточной энтодермы встречает затруднения даже и в применении к птицам <sup>(2)</sup>. Еще труднее принять ее для всех позвоночных животных. Петер исходит из неправильного определения сущности гастрюляции <sup>(3)</sup>, а отсюда и из неверного критерия для различения желточной и кишечной энтодермы.

Н. Е. Васильева <sup>(4)</sup> в нашей лаборатории показала, что различать кишечную и желточную энтодерму можно и нужно также и по отношению к животным с глобластическими яйцами, в частности по отношению к амфибиям, но вкладывать в эти термины нужно другое содержание. Под кишечной энтодермой надо понимать ту часть энтодермального зачатка, которая идет на образование кишечного эпителия, следовательно, имеет пластическое значение; под желточной энтодермой надо понимать часть энтодермального зачатка, имеющую провизорное, трофическое значение,

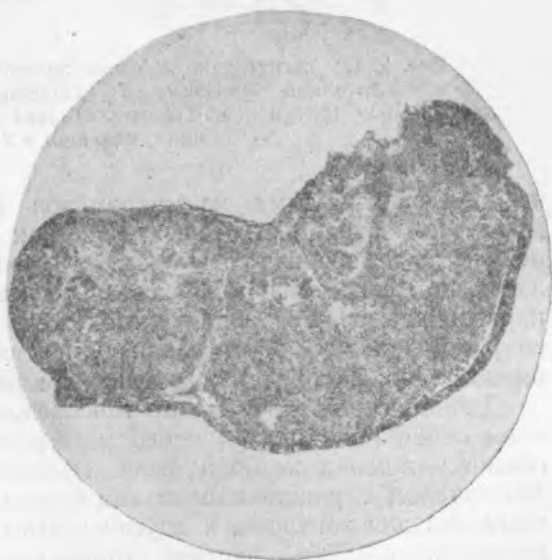


Рис. 1. Сагиттальный срез личинки, 6 суток действия  $PbCl_2$ . Парамедианный разрез. Микрофото, об. 8, ок. 7 ×

либо участвующую в передаче питательных материалов из желтка (внезародышевая желточная энтодерма), либо непосредственно резорбирующуюся в процессе развития зародыша в его кишечнике (внутризародышевая желточная энтодерма).

Соотношение кишечной и желточной энтодермы у амфибий может быть весьма различным, и возможно наметить по крайней мере четыре типа выражения желточной энтодермы: 1) внутризародышевый желточный мешок (*Rana temporaria*), 2) диффузный желточный мешок (*Hynobius keyserlingi*), 3) зачаточная желточная энтодерма (*Amblystoma mexicanum*) и 4) крайний вариант — отсутствие выделенной желточной энтодермы (*Triturus vulgaris*). Следовательно, у травяной лягушки желточная энтодерма выражена особенно отчетливо и представляет пассивный зачаток, образованный крупными, перегруженными желтком клет-



Рис. 2. Из сагиттального среза личинки, 6 суток действия  $PbCl_2$ . *а* — желточная энтодерма, *б* — кишечная энтодерма. Об. имм. 90, ок.  $15 \times$  (рисунок на уровне столика микроскопа, при репродукции уменьшен в 2 раза)

ками, происходящими из макромеров вегетативного полюса. Клетки желточной энтодермы оказываются при нормальном развитии во внутреннем слое первичной кишки, отделяются в полость архентерона и здесь, под секреторным воздействием кишечной энтодермы, постепенно перевариваются. Резорбция клеток желточной энтодермы сопровождается рядом их морфологических изменений, началом которых является пикноз ядер, а конечным результатом распад всей клетки.

Данное сообщение касается исследования, являющегося продолжением серии работ по изучению экспериментального гистогенеза *in situ*, общие установки которой были изложены в других публикациях <sup>(5)</sup>. Материалом служила кладка яиц *Rana temporaria*, часть которой была выделена для контроля, а другая часть на стадии 32 бластомеров была помещена в 0,005% раствор хлористого свинца. Опыт продолжался 9 дней, в продолжение которых зародыши ежедневно зарисовывались и часть их фиксировалась. Для фиксации применялась смесь Фоля, заливка производилась в парафин через гвоздичное масло <sup>(6)</sup>; окраска срезов гематоксилином, по Гейденгайну, частью с подкраской эозином, гематоксилином Вейгерта с пикроиндигокармином, азур-эозином и фуксин-тионин-ауранцией.

Воздействие хлористого свинца вызвало торможение гастрюляционного процесса; в результате желточная энтодерма, составляющая ту

часть энтодермального зачатка, которая инвагинирует в самом конце гастрюляции, оказалась выключенной из состава кишечника. В виде желточной пробки эта часть энтодермы на протяжении всего опыта оставалась торчать из незамкнутого бластопора. Рис. 1 показывает сагиттальный разрез зародыша, подвергнутого действию свинца, с незамкнутым бластопором, из которого торчит желточная пробка. Вначале эта пробка более или менее рыхлая, позже она становится более компактной, очевидно, за счет втягивания некоторого количества желточной энтодермы при росте зародыша.

Желточные пластинки в кишечной и желточной энтодерме отличаются мало, зато ядра в обоих зачатках обнаруживают отчетливое различие. В желточной энтодерме они значительно крупнее, в ядрах обнаруживается ядерная сеть с мелкими глыбками хроматина; в кишечной энтодерме ядра мельче, компактнее, ядерная сеть в них видна менее

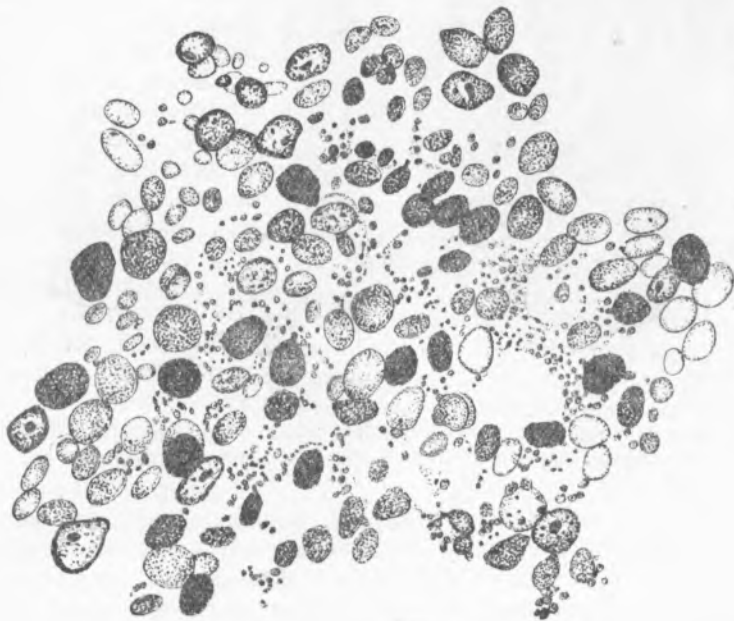


Рис. 3. Из поперечного среза личинки, 7 суток действия  $PbCl_2$ . Участок кишечной энтодермы в центральной части кишечного зачатка. Об. имм. 90, ок.  $7\times$  (рисунок на уровне столика микроскопа, при репродукции уменьшен до  $3/4$ )

отчетливо, глыбки хроматина грубее, отчего ядра на препаратах кажутся более темными. На рис. 2 показаны участки желточной и кишечной энтодермы из одной серии срезов при одном и том же увеличении, где эти различия выступают вполне отчетливо.

В то время как в норме на ранних стадиях развития в кишечнике зародышей лягушки обнаруживается распад клеток, т. е. резорбция желточной энтодермы, у подопытных личинок никаких явлений распада в кишечном зачатке не наблюдалось. На рис. 3 изображен участок энтодермы из кишечного зачатка в той зоне, где в норме встречаются пикнотические элементы и идет резорбция клеток желточной энтодермы. Никаких признаков пикноза ядер, распада и резорбции здесь нет, так как весь кишечник у подопытных личинок был образован только кишечной энтодермой, которой не свойственно резорбироваться. Поэтому в полости кишечника у зародышей, обработанных свинцом, нет никакого распада. Но и желточная энтодерма, поставленная в новые условия, остававшаяся невтянутой в кишечный зачаток и застрявшая в

виде пробки в области бластопора, также не распадается. Для ее распада необходимы ферменты, выделяемые в норму слоем кишечной энтодермы, отграничивающей просвет архентерона\*. В условиях опыта желточная энтодерма оказалась пространственно изолированной от кишечной энтодермы, оказалась вне архентерона. Там, где она теперь находится, на нее не действуют секреты кишечной энтодермы, и в про-

должение всего опыта желточная энтодерма не обнаруживала признаков распада.

Следовательно экспериментальные условия могут быть кратко характеризованы следующим образом: в архентероне, хотя туда, вероятно, выделяются ферменты, нет распада, так как там нет желточной энтодермы, которая может резорбироваться под их влиянием; а там, где есть желточная энтодерма, нет ферментов, которые могли бы вызвать ее резорбцию.

В результате, распада желточной энтодермы не происходит; способностью аутолитического распада ее элементы, по видимому, не обладают.

Что желточная энтодерма не имеет пластического значения, видно из того, что ее выключение не нарушает формирования кишечной трубки и ее производных. Микрофотография на рис. 4 показывает нормальный морфогенез кишечной трубки с выделением зачатка печени, несмотря на то, что желточная энтодерма у этой личинки была выключена в виде пробки бластопора. Гистогенетические процессы в кишечном зачатке резко задержаны, как это проявлялось и во многих других закладках органов у личинок, подвергнутых действию хлористого свинца.

Военно-морская медицинская  
Академия

Поступило  
16 VII 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> K. Peter, *Erg. d. Anat.*, **33** (1941). <sup>2</sup> А. Г. Кнорре, *Усп. совр. биол.*, **14**, 2 (1941). <sup>3</sup> З. С. Кацнельсон, там же, № 9 (1947). <sup>4</sup> Н. Е. Васильева, *ДАН*, **54**, № 8 (1946); Дифференцировка энтодермы и гистогенез кишечного эпителия, Диссертация ВММА, 1947. <sup>5</sup> З. С. Кацнельсон, *Тр. Военно-морской мед. Акад.*, **5**, 1 (1945); *Тр. Гист конф. АМН, Л.*, 1947. <sup>6</sup> Z. S. Katznelson, *Z. wiss. Mikr.*, **52**, 1 (1935).

\* Н. Е. Васильева (4) наблюдала морфологическое отображение секреторной деятельности стенки архентерона.



Рис. 4. Поперечный срез личинки, 7 дней действия  $PbCl_2$ . Формирование яичника при выключении желточной энтодермы. Микрофото, об. 8,  $\text{ок. } 7 \times$