

Ф. Ф. МУРТАЗИ

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ХАРАКТЕР ВИТАЛЬНОГО ОКРАШИВАНИЯ ПЕРИДЕРМЫ ВЬЮНА В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ

(Представлено академиком К. М. Быковым 15 X 1949)

Перидерма эмбрионов костистых рыб не участвует в процессах гастрюляции и органогенеза. По общему мнению (1), она лишь выполняет функции защиты или пограничности. Тем не менее дифференциация перидермы в процессе развития ее защитных и пограничных функций экспериментально не изучена. Это обстоятельство и послужило поводом для данного исследования, пытающегося выяснить морфо-физиологические особенности перидермы вьюна (*Misgurnus fossilis*) в процессе развития.

В качестве опытных стадий были избраны эпителиальная бластула и гастрюла.

Морфологическая дифференциация перидермы исследовалась посредством обычного гистологического метода. Физиологические же свойства перидермы изучались с помощью известного метода, разработанного Д. Насоновым и его школой (2) и основанного на различном отношении живых клеток к витальным основным красителям в норме и при повреждении. При этом мы исходили из основного положения денатурационной теории повреждения (2), что действие самых различных факторов при высоких дозах, выходящих за пределы нормы реакции, проявляется во всех случаях в одинаковой ответной реакции клетки и что эта неспецифическая реакция на повреждение может быть использована в качестве критерия для суждения о наиболее общих физиологических особенностях различных клеточных систем.

Наблюдения велись с помощью бинокулярной лупы и микроскопа. Зародыши изучались тотально и в препарированном состоянии (в изотоническом рингеровском растворе).

У костистых рыб перидерма обособляется рано. Так, у *Salmo salar* обособление перидермы происходит уже во время дробления (3). У вьюна, по нашим данным, на стадии бластулы перидерма представляет собой морфологически достаточно четко дифференцированное образование. На этой стадии бластодиск вьюна с поверхности покрыт одним слоем тесно прилегающих друг к другу, заметно уплощенных клеток. Ядра в них занимают центральное положение. Степень уплощения клеток убывает с краев бластодиска к его центру. В краевой (промежуточной) зоне, непосредственно граничащей с желтком, поверхностные клетки менее уплощены и имеют скорее овальную форму. В этом месте чаще встречаются митотические фигуры. Следовательно, рост поверхностного слоя бластулы вьюна, как и других костистых рыб, происходит преимущественно за счет размножения клеток краевой зоны бластодиска. Поверхностные клетки своей большей или меньшей уплощенностью заметно отличаются от всех клеток, расположенных внутри бла-

стулы. Последние имеют округлую форму и расположены местами рыхло. В них содержится значительно больше желточных зерен, чем в поверхностных клетках. Описанные отличия указывают, что на стадии бластулы поверхностные клетки морфологически достаточно четко обособлены и дифференцированы как единый перидермальный слой. Впоследствии, по мере дальнейшего роста и развития зародыша, перидермальные клетки еще более уплощаются и теряют желток почти до полного его исчезновения. Одновременно перидерма становится эластичной и упругой.

В течение развития изменяется и отношение поверхностных клеток к нейтральному красному. Так, на стадиях дробления нейтральный красный, сравнительно быстро (0,02% раствор в течение 30 мин.) диффузно окрашивая бластомеры, частично откладывается в последних в виде очень мелких (точечных) немногочисленных зерен, концентрически расположенных вокруг отдельных небольших светлых полей. Ядра не

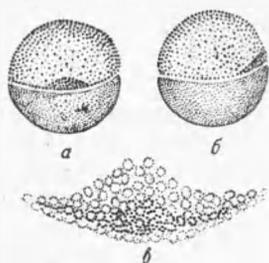


Рис. 1. Схематическое изображение интенсивного окрашивания перидермальных клеток бластопоральной области гастрюлы выюна. а и б — вид под лупой (со стороны blastopora и сбоку), б' — вид под микроскопом

окрашиваются и их не видно. Со стадии же бластулы нейтральный красный в поверхностных клетках откладывается уже в виде типичных гранул. На стадии гастрюлы гранулообразование приобретает еще большую четкость, хотя срок окраски, по сравнению с более ранними стадиями, удлиняется. Гранулы, как правило, располагаются вокруг местоположения неокрашенного и невидимого ядра. Процесс гранулярного отложения нейтрального красного во внутренних клетках и особенно в клетках, расположенных вне зачатка хордо-мезодермы, выражен значительно слабее, чем в перидермальных клетках, что, по видимому, стоит в связи с более медленной утилизацией желтка в этих клетках (4, 5). Вместе с этим было обнаружено, что в течение всего процесса гастрюляции перидермальные клетки, расположенные над щелью blastopora, окрашиваются в первую очередь и более интенсивно, чем все остальные клетки перидермы. Окрашиваясь более интенсивно, эти клетки в общей совокупности образуют узкую серповидную полосу, которая совершенно точно маркирует бластопоральную щель. Эту интенсивно окрашенную зону можно видеть и с помощью бинокулярной лупы (рис. 1). Интенсивность окраски выражается в том, что гранулы здесь несколько больше, они более крупны и ярче окрашены. Интенсивное окрашивание перидермальных клеток бластопоральной зоны свидетельствует об их особом физиологическом состоянии и указывает на физиологическую неоднородность перидермы в целом.

Для изучения стойкости перидермы к вредным влияниям внешних агентов мы избрали повышенную температуру, которая при малых размерах зародыша выюна практически действует одновременно на все его части. На стадии бластулы явления повреждения в виде диффузно окрашенных клеток обнаруживаются при действии температуры в 39° в течение 5—10 мин. Повреждение имеет локальный характер. Прежде всего повреждается периферия blastodiska. По мере усиления температурного воздействия повреждение распространяется к центру blastodiska. На стадии гастрюлы стойкость перидермы к кратковременному воздействию высокой температуры повышается. На этой стадии диффузно окрашенные клетки обнаруживаются лишь при действии температуры в 50—51° (5—15 мин.). Степень повреждения перидермы почти не изменяется даже при действии температуры в 53° (экспозиция 7—10 мин.). Напротив, инвагинирующий материал начинает повреждаться уже при действии температуры в 39°. При 53° (экспозиция 10 мин.) по-

вреждаются почти все клетки, расположенные под перидермой. Поврежденные перидермальные клетки преимущественно располагаются над инвагинирующим осевым хордо-мезодермальным материалом. Это обстоятельство, вместе с краевым повреждением перидермы на стадии бластулы, указывает на физиологическую неоднородность перидермы.

Исходя из факта о неспецифическом действии больших доз самых различных агентов на клетку, мы считаем возможным рассматривать выявленную стойкость перидермы вьюна не только как частную стойкость ее к воздействию высокой температуры, но и как физиологическую стойкость перидермы к вредным воздействиям окружающей среды вообще.

Таким образом, перидерма эмбриона вьюна, будучи уже на стадии бластулы дифференцированной как защитно-пограничное образование, в дальнейшем претерпевает более глубокую специализацию, имеющую как морфологическое выражение (изменение структуры клеток, исчезновение желточных зерен), так и функциональное (повышение стойкости к вредным воздействиям, появление эластических свойств). Одновременно с этим происходит и изменение характера окраски перидермальных клеток нейтральным красным, что также указывает на физиологическую и биохимическую дифференциацию перидермы. Все эти морфологические и физиологические изменения перидермы и характер ее отношения к нейтральному красному взаимно связаны и отражают различные стороны того единого процесса защитной специализации перидермы в онтогенезе вьюна, который выработался исторически на основе определенных влияний внешней среды. Последним объясняется ранняя эпидермализация наружных клеток эктодермы зародыша вьюна (как защитного слоя) со всеми вытекающими отсюда морфологическими и физиологическими последствиями, в том числе и характером отношения перидермальных клеток к основным витальным красителям. Именно потому, что перидерма зародыша вьюна в процессе развития морфологически и функционально дифференцируется ранее всех других составных частей эмбриона, пластическая ассимиляция желтка, а вместе с этим — как об этом позволяют судить данные исследований Б. Кедровского (4, 5) — и функция гранулообразования в ней возникают раньше и осуществляются более интенсивно, чем в остальных частях, в которых процессы использования желтка и видимой клеточной дифференциации наступают позже.

Интенсивная гранулярная окрашиваемость перидермальных клеток бластопоральной зоны обусловлена, повидимому, их возбужденным состоянием, ибо при возбуждении гранулоотложение усиливается (2, 6). Усиление гранулоотложения в перидермальных клетках наблюдалось нами в опытах с нанесением механического раздражения (давление покровного стекла на гастролу, предварительно окрашенную и распластанную на предметном стекле после удаления желтка). И поскольку возбужденное состояние отмечается лишь в перидермальных клетках бластопоральной зоны, вполне возможно поставить его в связь с процессом инвагинации осевых материалов зародыша вообще и, в частности, с фактом вычленения отдельных перидермальных клеток в области инвагинирующего края (7-9), указывающим на то, что перидермальные клетки бластопоральной области еще не вполне утратили присущую им некогда способность участия в процессе инвагинации (10). Особое же физиологическое состояние клеток инвагинирующего материала и его производных доказывается рядом фактических данных (11-15).

Институт экспериментальной медицины
Академии медицинских наук СССР и
Биологический институт
Казанского филиала Академии наук СССР

Поступило
15 X 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ П. Иванов, Общая и сравнительная эмбриология, 1937. ² Д. Насонов и В. Александров, Реакция живого вещества на внешние воздействия, 1940. ³ E. Ziegler, Die embryonale Entwicklung von *Salmo salar*, 1882. ⁴ Б. Кедровский, Биол. журн., 6, 5—6, 1137 (1937). ⁵ Б. Кедровский, Усп. совр. биол., 12, 3, 468 (1940). ⁶ В. Александров, Бюлл. эксп. биол. и медиц., 25, 3, 233 (1948). ⁷ M. Kowalewski, Zs. f. wiss. Zool., 43, 3, 434 (1886). ⁸ F. Sumner, Roux'Arch., 17, 92 (1904). ⁹ J. Pasteels, Arch. de Biol., 47, 2, 205 (1936). ¹⁰ Т. Детлаф, Сравнительно-экспериментальное изучение эволюции эктодермы, хордомезодермы и их производных у *Anamnia*. Диссертация, М., 1948. ¹¹ W. Stockenberg, Roux'Arch., 135, 408 (1936). ¹² W. Bieling, *ibid.*, 137, 1 (1937). ¹³ J. Brachet, Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, No. 6—7 (1938). ¹⁴ J. Brachet, C. R. Soc. Biol., 133, 88 et 90 (1940). ¹⁵ J. Brachet, Arch. de Biol., 51, 167 (1940).