

А. Г. КНОРРЕ

**НАЧАЛЬНЫЕ СТАДИИ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ КЛЕТОЧНОГО
МАТЕРИАЛА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ТКАНЕВЫХ ЗАЧАТКОВ
У КУРИНОГО ЗАРОДЫША**

(Представлено академиком Н. Н. Аничковым 24 X 1950)

Ранние стадии дифференцировки клеточного материала эмбриональных тканевых зачатков изучались у немногих видов животных (¹⁻³ и др.). В отношении высших позвоночных сколько-нибудь разносторонняя характеристика клеток эмбриональных зачатков полностью отсутствует.

Автор изучал дифференцировку различных зачатков у куриного зародыша в течение первого дня инкубации. Зародыши фиксировались жидкостью Карнуа. Парафиновые срезы толщиной 4—7,5 μ окрашивались железным гематоксилином, азур-эозином, по Маллори и т. д. Кроме изучения морфологических картин на сериях срезов, определялись изменения средних размеров ядер, изменения частоты митозов и темпы траты желточных включений. Использование этих косвенных, вспомогательных критериев оправдано тем, что дифференцировка находится в закономерных соотношениях с другими сторонами онтогенеза. Следовательно, различия между зачатками в темпах клеточного размножения, клеточного роста, обмена веществ и т. д. являются одним из выражений происходящей дифференцировки.

Клетки кишечной энтодермы, дольше других зачатков сохраняющие первоначальный бластомеробразный характер, аполярность и разрозненность в течение первого дня инкубации постепенно смыкаются в тонкую эпителиоподобную пластинку и уплощаются (^{8, 7, 4} и др.). Клетки остальных зачатков (в наружном слое зародышевого диска) уже к моменту откладки яйца успевают приобрести упорядоченное эпителиоподобное расположение, призматическую форму и морфологически выраженную гетерополярность. При этом нервная пластинка длительно сохраняет ложную многорядность, возникшую на стадии зародышевого щитка (12—15 час. инкубации), кожная эктодерма из ложно-многорядной вторично становится правильно-однорядной, клетки же внезародышевой эктодермы, не проходя стадии ложной многорядности, сменяют призматическую форму на плоскую. Материал мезодермы и хорды, пройдя стадию с расположением клеток в несколько неупорядоченных слоев (в составе первичной полосы и гензеновского узелка), теряет правильную ориентировку и полярность своих клеточных элементов; в мезодерме, кроме того, клетки приобретают более рыхлое расположение и отростчатую форму. Клетки желточной энтодермы уже в течение первого дня инкубации претерпевают специфическую (тканевую) дифференцировку, превращаясь в желточный эпителий (^{9, 4}).

Образующиеся при дроблении клетки различных зачатков получают неодинаковое количество желточных включений (табл. 1). Наружный

Распределение желточных включений в клетках различных зачатков куриного зародыша

Зачаток	Средн. число желточн. гранул на 100 клеток					Суммарный объем желточн. включений в средн. на 1 клетку в μ^3	Площадь сече- ний желточ- ных гранул (на 1000 квадр. делений) в %
	к л а с с						
	I	II	III	IV	V		

Бластодиск ненасыщенного куриного яйца

Желточная энтодерма .	1400	1910	1240	300	40	854	29
Кишечная энтодерма . .	2510	1415	545	35	15	356	24,2
Эпибласт в area pellucida	2175	910	425	75	15	306	17,8
Эпибласт в area opaca .	1850	1030	340	30	—	225	14,6

Стадия 24 часов инкубации

Кишечная энтодерма . .	4	2	—	—	—	0,2	—
Нервная пластинка . . .	12	6	4	—	—	1,8	2,1
Кожная энтодерма . . .	10	2	—	—	—	0,4	0,25
Внезародышевая эктодерма	6	2	—	—	—	0,3	—
Хорда	2	4	4	—	—	1,6	—
Медиальная мезодерма .	20	8	1	—	—	1,4	—
Латеральная мезодерма	9	13	3	—	—	2	—

Примечание. I класс — диаметр до 1 деления, средний объем $0,9 \mu^3$; II класс — диаметр до 2 делений, средний объем $8 \mu^3$; III класс — диаметр до 3 делений, средний объем $31 \mu^3$; IV класс — диаметр до 4 делений, средний объем $80,5 \mu^3$; V класс — диаметр до 5 делений, средний объем $162,7 \mu^3$.

зародышевый слой оказывается наиболее бедным желточными гранулами, которые концентрируются преимущественно в базальных частях клеток. В клетках энтодермы, особенно желточной, желточные включения крупнее, многочисленнее и распределены равномерно по всей цитоплазме.

С началом инкубации кишечная энтодерма наиболее быстро потребляет свои желточные включения, и уже к 6—12 часам становится более бедной желтком, чем клетки верхнего зародышевого слоя, а к 18—24 час. полностью освобождается от желточных гранул. В наружном зародышевом слое наиболее быстро потребляют желточные включения периферические (внезародышевые) части эктодермы, медленнее — зародышевая кожная эктодерма, наиболее медленно — нервная пластинка, в клетках которой даже к началу вторых суток инкубации могут оставаться желточные гранулы (табл. 1, рис. 1 и 2).

К моменту откладки яйца клетки энтодермы имеют более мелкие (в среднем) ядра, чем клетки эпибласта. Ядра клеток кишечной энтодермы в течение первого дня инкубации быстро мельчают, а в желточной энтодерме частью сморщиваются, приобретают весьма неправильную форму и дегенерируют, частью же, напротив, заметно увеличиваются в размерах. Ядра клеток

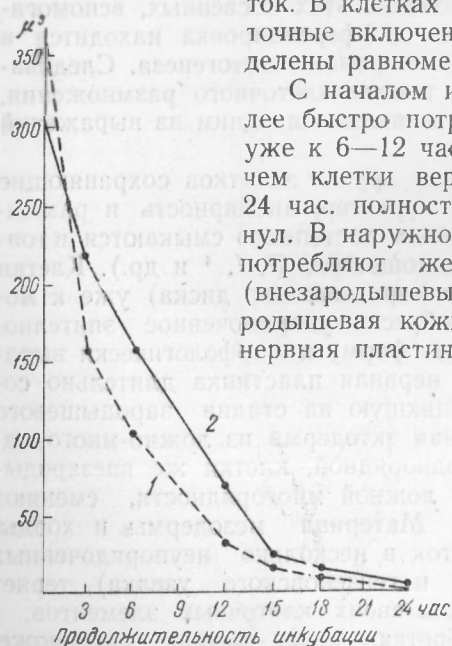


Рис. 1. Изменение объема желточных включений, приходящегося в среднем на каждую клетку эмбрионального зачатка в течение первого дня развития куриного зародыша. 1 — кишечная энтодерма, 2 — нервная пластинка

кожной эктодермы мельчают в течение первого дня медленнее, чем в кишечной энтодерме, но во внезародышевой эктодерме значительно быстрее, чем в зародышевой. В нервной пластинке, начиная с 15—18 час. инкубации, ядра перестают мельчать и начинают в среднем увеличиваться. В результате к концу первых суток различные зачатки зародыша характеризуются весьма неодинаковой средней величиной ядер (рис. 3).

Увеличение средних размеров ядер (за вычетом дегенерирующих) в желточной энтодерме стоит в связи с ранней специфической дифференцировкой этого зачатка. Подготовка к специфической дифференцировке нервных элементов, начинающейся уже на рубеже вторых и третьих суток инкубации, повидимому, сказывается и на характере кривой размеров ядер нервной пластинки.

Различия в степени митотической активности между различными зачатками куриного зародыша на протяжении первых суток инкубации иллюстрируются табл. 2. В желточной энтодерме митозы уже в начале первых суток прекращаются, кроме периферической кольцевой зоны, нарастающей на желток. Даже в первые часы инкубации митозы в желточной энтодерме нередко являются аномальными (трехполюсными и т. п.), многие ядра обнаруживают признаки амитотической перешнуровки, некоторые клетки двуядерны.

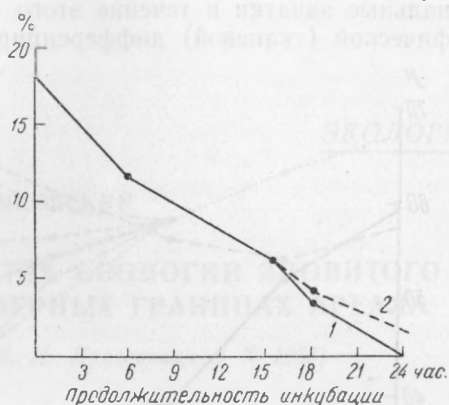


Рис. 2. Изменение процентного отношения суммарной площади сечений желточных гранул к площади, занимаемой на прегарате клетками верхнего зародышевого слоя (в среднем на каждые 1000 кв. делений окуляр-микрометра). 1 — кожная эктодерма, 2 — нервная пластинка

Таблица 2

Изменения частоты митозов в зачатках куриного зародыша в течение первого дня инкубации

Часы инкубации	Митотический коэффициент (в %)							
	Кишечная энтодерма	Желточная энтодерма (без краевой зоны)	Кожная эктодерма	Внезародышевая эктодерма	Нервная пластинка	Хорда	Мезодерма медиальная	Мезодерма латеральная
0	0,025	0,02	0,04	0,04	—	—	—	—
6	0,1	0,01	0,22	0,24	—	—	—	—
12	0,09	0,005	0,14	0,3	—	—	—	—
18	0,11	—	0,16	0,2	0,17	—	—	—
24	0,09	—	0,15	0,16	0,19	0,2	0,14	0,18

Примененная методика частично позволила уже на стадии 24 час. инкубации обнаружить вертикальную полярную ориентировку хондриома в клетках нервной пластинки, с преимущественной локализацией его в базальных частях клеток, и диффузное лишенное полярной ориентировки, распределение нитей хондриома в клетках мезодермы. По существующим данным (6), клетки кишечной энтодермы отличаются (уже в первые часы инкубации) отсутствием гликогеновых включений. Позднее (во второй фазе гаструляции) гликоген утрачивается также в клетках хорды и мезодермы.

Как видно из приведенных данных, в течение первого дня инкубации имеет место, наряду с размножением клеток и пространственными перемещениями клеточного материала, непрерывно прогрессирующая дифференцировка клеток куриного зародыша, намечающаяся еще до откладки яйца. Однако, за исключением желточной энтодермы, эмбриональные зачатки в течение этого периода еще не обнаруживают специфической (тканевой) дифференцировки, а претерпевают лишь предвари-

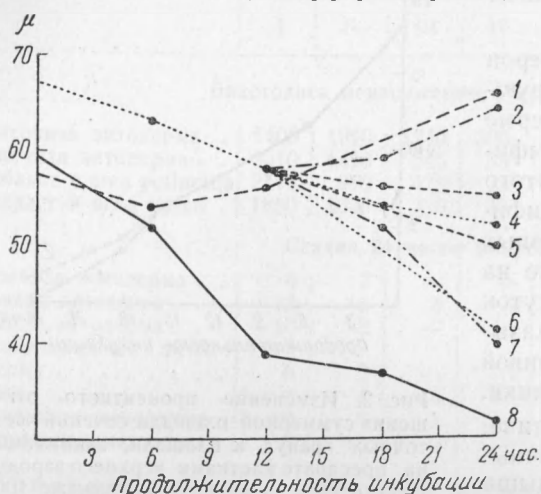


Рис. 3. Изменения средних размеров ядер в клетках различных зачатков куриного зародыша в течение первого дня инкубации. 1 — желточная энтодерма, 2 — нервная пластинка, 3 — латеральная мезодерма, 4 — кожная эктодерма, 5 — медиальная мезодерма, 6 — хордальный зачаток, 7 — внезародышевая эктодерма, 8 — кишечная энтодерма

тельную («эмбриональную», «зачатковую») дифференцировку. Последняя выражается в различных темпах траты желточных включений, в различной митотической активности, неодинаковых изменений средней величины ядер, в ином характере взаимосвязей между клетками различных зачатков, в особенностях тонкого строения цитоплазмы. Дифференцировка клеточного материала зародыша с самого начала протекает дивергентно (ср. ⁽⁵⁾), со все большим расхождением свойств клеточного материала различных зародышевых пластов и с обособлением в каждом из них все более специ-

альных зачатков. Наиболее уклоняющиеся особенности обнаруживает на рассматриваемых стадиях процент дифференцировки желточной энтодермы (обособление камбиальных и дифференцированных участков и т. д., см. выше). Это связано с превращением ее в желточный эпителий, несущий специфическую функцию расщепления и всасывания внеклеточного желтка. Данным примером отчетливо иллюстрируются различия между доспецифической (зачатковой) и специфической (тканевой) дифференцировкой.

Военно-медицинская академия
им. С. М. Кирова

Поступило
16 IX 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. П. Иванов, *Арх. анат., гист. и эмбр.*, 21, № 1, 19 (1939). ² О. М. Иванова-Казас, *Тр. Ленингр. об-ва естествоисп.*, 69, в. 4 (1947). ³ З. С. Кацинелсон, *Zs. mikr.-anat. Forsch.*, 30, № 3/4 (1932). ⁴ А. Г. Кнорре, *ДАН*, 57, № 1 (1947). ⁵ Н. Г. Хлопин, *Общебиологические и экспериментальные основы гистологии*, 1946. ⁶ W. Jacobson, *Journ. Morphology*, 62, No. 3 (1938). ⁷ K. Peter, *Zs. mikr.-anat. Forsch.*, 43, № 3 (1938). ⁸ R. Remak, *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere*, Berlin, 1855. ⁹ H. Virchow, *Internat. Beitr. z. wiss. Med., Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet*, 1 (1891).