

Д. А. ПОТЕМКИНА

О СПОСОБЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВОЛЬФОВА ПРОТОКА У АМФИБИЙ

(Представлено академиком А. Д. Сперанским 25 VI 1951)

Вопрос о способе образования первичного мочеточника — пронефрического или вольфова протока у амфибий имеет не только специальное, но также и общее значение, так как по мере выяснения закономерностей онтогенеза выделительной системы накапливается все больше возможностей для суждения о процессе ее исторического развития.

Вопрос этот имеет большую давность, он возник еще в конце прошлого века, а свое решение находит лишь в наши дни. Есть две точки зрения по поводу онтогенетического развития вольфова протока у амфибий. Согласно одной из них, более общепринятой, он закладывается из материала, лежащего по всей протяженности формирующегося протока, т. е. из соматоплевры нефротомов. Этот процесс заключается в посегментном отщеплении от соматоплевры клеточных скоплений и последовательном их соединении в тяж, становящийся затем полым (1-5). Соответственно такому представлению пронефрический проток называют иногда сегментарным. Согласно другой точке зрения, у некоторых форм амфибий проток образуется независимо от мезодермы, за счет роста самого пронефрического зачатка (6-8).

В некоторых описательных работах (1, 3) имеются указания на особенности образования прилежащей к пронефросу части закладки протока. На той стадии, когда каналцы пронефроса представляют собой поперечные посегментно расположенные клеточные тяжи без полости, зачаток протока имеет вид продольного тяжа, временно связанного двумя поперечными тяжиками с 5-м и 6-м сомитами. Это является указанием на посегментное образование головной части протока, подобно тому, что имеет место у каналцев пронефроса.

Методы экспериментальной эмбриологии позволяют проникнуть в процессы формообразования выделительной системы, а в частности, решить и проблему образования вольфова протока.

Настоящая работа является частью исследования эмбриогенеза выделительной системы бесхвостых амфибий — темы, предложенной мне Д. П. Филатовым, давшим классическое описание истории развития этой системы (3). Выполнялась работа с 1939 по 1942 год.

Передо мною была поставлена задача экспериментального решения вопроса об образовании основной части пронефрического протока. Исследовались следующие виды амфибий: *Rana temporaria*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *Pelobates fuscus* и *Bufo bufo*.

I серия. На стадии почки хвоста и средней и поздней нейрулы удалялся мезодермальный материал (ножки сомитов), который, соответственно точке зрения сегментарного происхождения протока, должен был бы пойти на его образование. Нетронутым оставался материал го-

ловного участка протока вместе с пронефросом (рис. 1 а). Удаление указанной мезодермы производилось вместе с покрывающей ее эктодермой и незначительной частью прилегающих сомитов и боковой пластинки, от задних границ материала головного зачатка протока и почти до

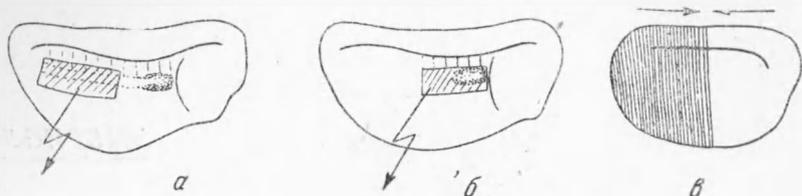


Рис. 1. Схема операции. а — I серия. Удаление мезодермального материала, прилегающего к зачатку протока. б — II серия. Удаление материала зачатка протока вместе с пронефросом. в — III серия. Срашивание передне-задних половин нейрул лягушек разных видов

конца туловища. Послеоперационная ранка у части животных затягивалась на следующий день, у других — оставалась открытой на протяжении многих дней. В обоих случаях можно было наблюдать, как растет пронефрический проток от пронефроса к клоаке, четко выделяясь под эктодермой. Однако в первом случае он рос по обычному пути, вдоль нижних границ сомитов, во втором — смещался значительно вентральнее, прорастая вдоль нижних границ ранки к клоаке.

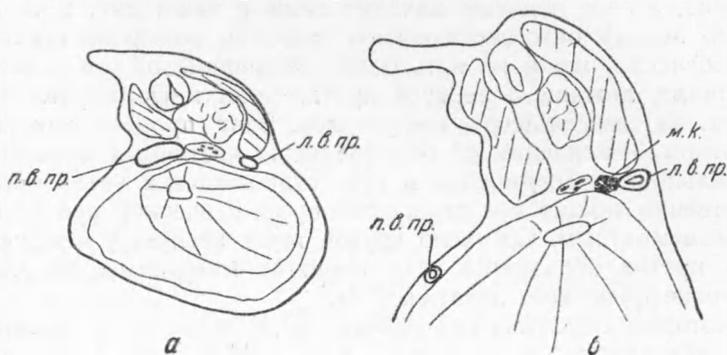


Рис. 2. Схематическое изображение поперечного среза эмбриона *Bufo bufo* (а) и личинки *Pelobates fuscus* (б) на 6-й день после операции (I серия). п. в. пр. — правый вольфов проток, л. в. пр. — левый вольфов проток, м. к. — мезонефрический каналец

Микроскопическое исследование показало ряд дефектов: уменьшенные в объеме и измененные по форме миотомы и утончившуюся боковую пластинку. Проток обнаруживается во всех случаях и в большинстве из них на всем своем нормальном протяжении. С образованием мезонефрических каналцев на неоперированной стороне делается еще более наглядным прорастание протока в область дефекта, вследствие полного отсутствия здесь закладки мезонефроса (рис. 2). Положение протока на оперированной стороне может быть различным: или он, как в норме, лежит у нижненаружных границ сомитов, или, в области операции, значительно смещен вентрально на стенку целома. В случае длительного незаживления ранки он может, не достая до клоаки, оканчиваться слепо огромным резервуаром у передних границ ранки, либо впадать в клоаку или же в кишечник на разных его уровнях.

Диаметр растущего протока может быть нормальным, меньшим, чем в норме (тогда проток становится почти тяжом), или, наконец, чрезвы-

чайно увеличенным, в некоторых случаях превышающим норму в 10—12 раз.

II серия. На тех же возрастных стадиях, в качестве контроля к первой серии, мною производилось удаление головной части зачатка протока вместе с пронефросом с оставлением каудально прилегающего ему мезодермального материала (рис. 16). В результате операции у подавляющего большинства животных проток не развивался. Он был обнаружен в незначительном количестве случаев у животных, оперированных на стадии почки хвоста, и в несколько большем числе случаев у оперированных на стадии нейрулы, т. е. там, где удалялся не весь материал протока.

III серия. Мною были созданы химеры из различных передне-задних половин эмбрионов лягушек разных видов. Были выбраны виды, сильно отличающиеся друг от друга пигментацией, как например *Rana temporaria* и *R. ridibunda*. Эмбрионы стадии нейрулы рассекались на уровне предполагаемых задних границ зачатка вольфова протока, и различные половины разных видов соединялись (рис. 18). За редким исключением, на всех химерах наблю-

дается гармоническое соединение соответствующих систем органов двух половин. У всех химер в задних половинах закладываются протоки, в результате захватывания части материала их зачатков при операции рассечения. В большинстве случаев наблюдается прорастание протоков головной половины в хвостовые. Они могут соединяться с протоками чуждой половины, но могут расти далее и не сливаясь с ними (рис. 3).

Из приведенных серий опытов следует, что пронефрический проток у исследованных видов бесхвостых амфибий образуется в результате каудально направленного роста собственного зачатка.

В 1944 г. появилось сообщение Тунг и Ку (9), установивших на *Rana nigromaculata* и *Bufo bufo gargarizana* тот же способ образования протока.

О'Коннор (8) методом витальной окраски, а также и блокировки только что закладывающегося в связи с пронефросом зачатка протока, установил на тритоне и амблестоме, что образование вольфова протока происходит за счет пролиферации клеток его зачатка.

Таким образом, как у хвостатых, так и у бесхвостых амфибий, вопреки общепринятому представлению, вольфов проток закладывается не из материала соматоплевры, в связи с сегментацией мезодермы, а активно прорастает вдоль туловища, за счет размножения клеток собственного зачатка, подобно тому, как это имеет место у селяхий, рептилий и птиц.

Вольфов проток рассматривается рядом авторов (4, 5, 10) как рудимент пронефроса, простирающегося у предков позвоночных на протяжении всего целома. Однако, соответственно изложенным данным, его

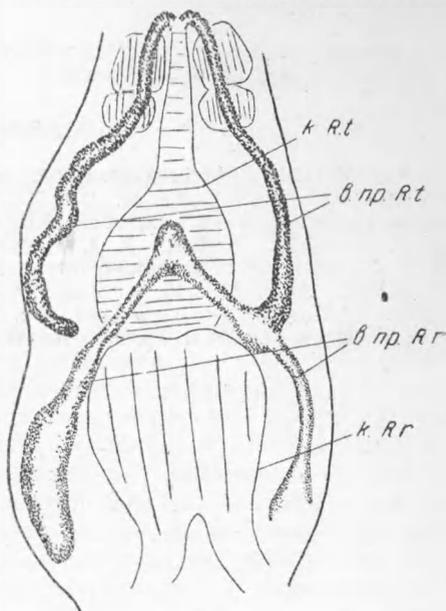


Рис. 3. Реконструкция выделительной системы химеры на 5-й день после операции (III серия). *в. пр.* — вольфовы протоки *к.* — кишечник. *R. r.* — *Rana ridibunda*, *R. t.* — *Rana temporaria*

следует считать новообразованием, так как он не сохранил свойственного пронефросу сегментного способа образования и, кроме того, его роль не ограничивается функцией простого выводного канала. Наличие его является необходимым формообразовательным условием в развитии более совершенного выделительного органа — мезонефроса, о чем будет особое сообщение.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
27 III 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ S. Mollier, Arch. Anat. Entw., 207 (1890). ² H. H. Field, Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., 21, 201 (1891). ³ Д. П. Филатов, История развития выделительной системы у амфибий, 1905. ⁴ W. Felix u. A. Bühler, Handb. vergl. u. exper. Entwickl. Wirbelt., 3, 1, 81 (1906). ⁵ А. А. Машковцев, Zool. Jahrb., 59, 1—3 (1934). ⁶ E. Gasser, Sitz-Ber. naturw. Ges., Marburg, 1832. ⁷ A. Bauer, Zool. Jahrb. Anat. Abt., 16, 1 (1902). ⁸ R. I. O'Konnor, Journ. Anat. London, 73, 1 (1938). ⁹ Tung Ti-chow and Ku Su-hwei, Journ. of Anatomy, 78, 2 (1944). ¹⁰ А. А. Машковцев, Тр. лаб. эволюц. морфол. АН СССР, 2, в. 1, 83 (1934).