

Д. А. ПОТЕМКИНА

**О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ МЕЗОНЕФРОСОМ И  
ВОЛЬФОВЫМ ПРОТОКОМ У АМФИБИЙ В ПРОЦЕССЕ  
ОБРАЗОВАНИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 26 I 1953)

Как известно, в онтогенезе позвоночных животных закладываются последовательно во времени и в пространстве две почки у низших (про- и мезонефрос) и три почки у высших форм (про-, мезо- и метанефрос). Экспериментальные исследования вскрывают взаимоотношения, существующие в процессе образования выделительной системы между почками (1-4), а также между ними и первичным мочеточником — вольфовым протоком.

Между мезонефросом и вольфовым протоком были обнаружены теснейшие морфологические связи.

Так, Миура (5) показал на *Rana nigromaculata* и *Bufo vulgaris japonicus*, что при одностороннем удалении первичного мочеточника мезонефрос на оперированной стороне не закладывается. Одновременно Шимасаки (6) на тех же видах, применяя в основном ту же методику, наблюдал замедленное, но почти нормальное развитие мезонефрических канальцев.

На хвостатых амфибиях рядом авторов были получены различные результаты при очень сходной методике исследования: удалении уже заложившегося вольфова протока или его зачатка вместе с пронефросом. Хоуланд (7) установила ускорение развития мезонефроса в отсутствие мочеточника, или при нарушении его функции у *Amblystoma punctatum*. А. А. Машковцев (1) не обнаружил формативных зависимостей между мочеточником и мезонефросом у *Siredon pisciformis* и *Rana temporaria*. Бурнс находил у *Amblystoma tigrinum* (8) и *A. punctatum* (9) лишь начальные стадии образования мезонефрических канальцев в отсутствие вольфова протока. О'Коннор (10), применяя впервые методику блокировки зачатка протока, наблюдал полное отсутствие закладки мезонефроса у *Pleurodeles waltlii*, а у *Amblystoma sp.* — обособление нефрогенной мезенхимы с первыми признаками ее дифференцировки в канальцы. Таким образом, эти данные показывают, что вопрос о раннем морфогенезе мезонефроса исследован совершенно недостаточно.

Для изучения процесса образования мезонефроса в 1939—1946 гг. мы поставили опыты на большом количестве животных (свыше 800 операций), позволяющем ежедневно фиксировать материал. Операции производились на различных видах бесхвостых амфибий: *Rana temporaria*, *R. arvalis*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo* и *B. viridis*.

После установления способа образования вольфова протока у *Anura* за счет собственного зачатка, самостоятельно растущего в клоаке (11),

был проделан ряд опытов по разобщению его от нефрогенной мезенхимы, лежащей сзади зачатка протока и идущей на образование мезонефроса. Основными операциями были: удаление зачатка вольфова протока вместе с пронефросом на стадии ранней почки хвоста (рис. 1а) и блокировка протока — преграждение его роста кусочками различных эмбриональных тканей, сажаемых в эктодермальный карман непосред-

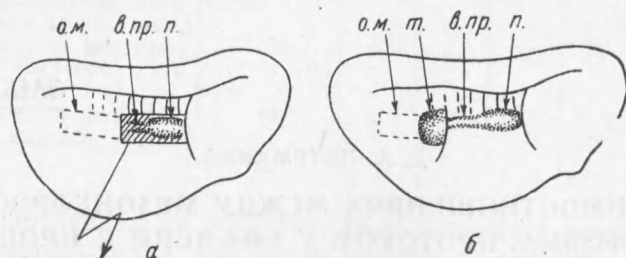


Рис. 1. Схема операции. а — удаление зачатка вольфова протока вместе с пронефросом; б — блокировка вольфова протока; п., в. пр. — зачатки пронефроса и вольфова протока; т. — трансплантат; о. м. — область образования мезонефроса

ственно за зачатком протока (рис. 1б). Операции производились на правой стороне зародыша, левая сторона служила в качестве контроля. Полученные данные можно разделить на две группы: случаи с отсутствием протока и случаи с наличием его.

#### І группа. Полное отсутствие вольфова протока в области мезонефроса

Микроскопическое исследование подопытного материала показало, что образование мезонефроса начинается с обособления нефрогенной мезенхимы от мезенхимы, лежащей дорзально к корню мезентерия, продвижения ее к внутренним стенкам вольфовых протоков и образования там метамерных округлых клеточных скоплений. Эти первичные образования выделяются среди окружающих тканей большей величиной клеток и ядер, а также более интенсивной их окрашиваемостью. Они появляются на 5—6 день после операции, симметрично на обеих сторонах животного как с заложившимся, так и с отсутствующим мочеточником (рис. 2 а). На 6—7 день клеточные скопления приобретают вид полых пузырьков с радиально ориентированными клетками. Однако на оперированной стороне в отсутствие протока они очень скоро начинают отличаться от подобных дифференцировок контрольной стороны: утрачивается четкость очертаний этих образований и составляющих их клеток и вся закладка окрашивается бледнее контрольной (рис. 2 б). На 8—9 день после операции на левой стороне животного полые образования дифференцируются в S-образно изогнутые каналцы, которые дистальными концами плотно примыкают к протоку, но не открываются в него, а проксимальными концами образуют воронки, открывающиеся в полость тела\*. Справа полые образования распадаются на мезенхиму, еще сохраняющую метамерное расположение (рис. 2 в). На 10—11 день закладка мезонефроса контрольной стороны начинает утрачивать метамерность и увеличивается в объеме. Ее отдельные извитые каналцы с одной стороны прорываются в вольфов проток, с другой — обособляются от воронок. На оперированной стороне мезенхима утрачивает метамер-

\* Следует заметить, что дифференцировка мезонефрических каналцев протекает неравномерно по длине туловища, замедленное идет развитие передних и задних каналцев.

ное расположение и рассеивается вдоль туловища параллельно контрольной почке (рис. 2 *а*). На 12—14 день дифференцировка канальцев продвинулась дальше: образовались мальпигиевы тельца с капсулами. Объем почки увеличился еще больше. Сперва мезенхима сместилась каудально, несколько увеличилась в количестве и располагается симметрично с левым мезонефросом в виде удлиненного тельца из рыхло лежащих клеток (рис. 2 *б*). В последующие 14—16 день и далее строение контрольного мезонефроса очень быстро усложняется: появляются новые вторичные и третичные поколения канальцев, и орган очень значительно увеличивается в объеме. Мезенхима распавшейся закладки мезонефроса может иметь различный объем и протяженность у разных личинок. Как правило, вначале наблюдается некоторое, иногда довольно значительное, увеличение ее и образование удлиненно-овального тела, а затем постепенное уменьшение ее и резорбция (рис. 2 *в*).

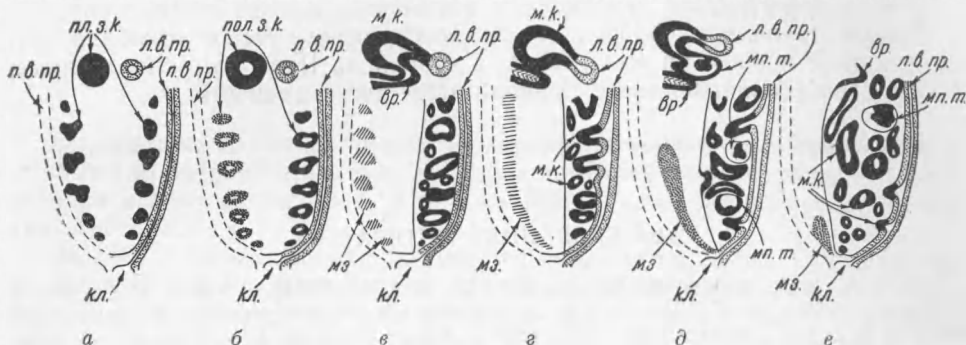


Рис. 2. Схематическое изображение раннего морфогенеза мезонефроса в отсутствие протока (справа) и при наличии его (слева). Сверху схематически показана в поперечном сечении дифференцировка одного мезонефрического канальца левой, контрольной стороны. *п. в. пр.* — правый вольфов проток. *л. в. пр.* — левый вольфов проток; *пл. з. к.* — плотная закладка мезонефрического канальца; *пол. з. к.* — полая закладка мезонефрического канальца; *м. к.* — мезонефрический каналец; *мз.* — мезенхима; *вр.* воронка мезонефрического канальца; *мл. т.* — мальпигиево тельце с капсулой; *кл.* — клоака

Видовых различий в протекании раннего морфогенеза мезонефроса у исследованных видов амфибий не оказалось.

Из всего сказанного можно сделать следующее заключение: начальные стадии образования мезонефроса — выделение из мезенхимы специфических клеточных скоплений, миграция их к вольфову протоку и дифференцировка в полые образования протекает независимо от протока. Дальнейшее развитие в извитые канальцы происходит лишь при наличии мочеточника и в тесном контакте с ним, но до морфологического соединения обеих структур. С началом прорыва канальцев в мочеточник наступает высшая степень их дифференцировки.

## II группа. Наличие протока в области мезонефроса с отклонениями от его обычного положения.

При блокировке зачатка протока в некоторых случаях растущий мочеточник обрастал препятствие с вентральной стороны зародыша. В результате этого на некотором протяжении нарушался тесный контакт нефрогенной мезенхимы и протока. Мезенхима в присутствии протока, но в отдалении от него, дифференцировалась в первичные образования, которые затем рассыпались в мезенхиму, т. е. развитие шло как и в отсутствие протока. При сближении протока снова вплотную с мезенхимой развитие протекало нормально. Проток мог быть спавшимся, разобщенным от пронефроса, могли быть обособленные его отрезки — развитие

канальцев достигало высших стадий дифференцировки. Следствием изменения траектории роста протока являлись уродства в образовании почек: прерывистость органа, либо отсутствие отдельных участков его — переднего, среднего или заднего, в зависимости от места отклонения протока, вызванного положением блока.

На основании полученных результатов можно сказать, что начальные стадии — примитивная закладка мезонефроса, появляющаяся независимо от вольфова протока, дифференцируется в канальцы лишь при интимном физиологическом взаимодействии этой закладки и протока, протекающем независимо от функции мочеточника — выведения продуктов выделения. Вольфов же проток несет сложную функцию выведения продуктов выделения последовательно обеих почек (а у самцов и половых продуктов) и в то же время является необходимым формообразовательным стимулом в развитии мезонефроса.

Когда работа была закончена и оформлена в виде диссертации (3), в печати появились сообщения ван-Геертрудена (12) и Камбара (4), получивших первый на *Rana fusca*, а второй на *Rana dalmatica* данные, в основном, совпадающие с приводимыми здесь данными.

Московский государственный университет  
им. М. В. Ломоносова

Поступило  
14 I 1953

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. А. Машковцев, *Zool. Jahrb.*, 54, № 1, 1 (1934). <sup>2</sup> R. I. O'Connor, *J. Anat. London*, 75, 1 (1940). <sup>3</sup> Д. А. Потемкина, Корреляция в выделительной системе у Анура. Диссертация, М., 1946. <sup>4</sup> R. Cambar, *Bull. Biol. Fr. et Belg.* 82, 2—3 (1948). <sup>5</sup> К. Миэга, *Jap. J. Med. Scient. (Anatomy)*, 2, 2 (1930). <sup>6</sup> V. Shimasaki, *ibid.*, 2, 3 (1930). <sup>7</sup> R. B. Howland, *J. exp. Zool.*, 44, 327 (1926). <sup>8</sup> R. K. Burns, *Anat. Rec.*, 58, № 4 and suppl., 415 (1934). <sup>9</sup> R. K. Burns, *Proc. Soc. Exp. Biol.*, 39 № 1, 111 (1938). <sup>10</sup> R. I. O'Connor, *J. Anat. London*, 74, 4 (1939). <sup>11</sup> Д. А. Потемкина, *ДАН*, 80, № 2 (1951). <sup>12</sup> I. van Geertruyden, *Arch. Biol.*, 57, 2 (1946).