Доклады Академии наук СССР
1955. Том 103, № 1

*ЦИТОЛОГИЯ*

А. Г. КНОРРЕ

# МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭЛЕМЕНТОВ ЖЕЛТКА КУРИНОГО ЯЙЦА

*(Представлено академиком Е. Н. Павловским 29 IV 1955)*

Вопрос о природе желточных шаров куриного яйца сильно запутан, что находит отражение и в терминологии. Термин «желточные шары» применяется к совершенно различным образованиям. Большинство называет «желточными шарами» белые и желтые элементы нераздробившейся желточной массы ([10, 11] и др.); некоторые ([12] и др.) прилагают этот термин специально к гигантским зернистым желточным шарам («мегасферам» Гиса), возникающим в результате дробления; другие [4] называют оба рода образований желточными шарами. Некоторые исследователи считали и белые и желтые шары за истинные клетки [9] или придавали такое значение только белым желточным шарам, желтые же признавали за питательный материал для зародыша [11]; многие характеризуют оба типа желточных шаров как пассивный, неживой питательный материал ([12, 10] и др.). Иные рассматривают белые (либо, напротив желтые) желточные шары как доклеточные формы живого вещества (цитоды, «монеры»), способные, в результате новообразования в них ядер, давать начало клеткам зародыша ([4, 3, 8] и др.), причем описывались и переходные формы между безъядерными желточными шарами и клетками. Ряд авторов ([6] и др.) придавал такое «формообразовательное» значение только гигантским зернистым желточным шарам.

Настоящее исследование имело целью выяснение взаимоотношений между различными элементами желтка, а также между ними и клетками зародышевого диска. Изучен желток куриного яйца (от кур породы белый леггорн), как свежий и в условиях эксплантации (с применением фазового контраста, ультрафиолетовой и люминесцентной микроскопии с фотодокументацией *), так и на фиксированных препаратах (мазках и парафиновых срезах), обработанных ** гистологическими и гистохимическими методами (фиксация жидкостями Карнуа, Буэна, ценкер-формолом, хромово-осмиевой смесью Фоля, формалином, метиловым спиртом, спиртом с эфиром и др.; окраска азур-эозином, частично с предварительной обработкой рибонуклеазой, смесью Романовского—Гимза, сафранином с пикроиндигокармином, гематоксилином с суданом III; обработка по Фельгену и др.).

На основании морфологического и гистохимического анализа форменные элементы желтка куриного яйца могут быть классифицированы следующим образом:

А. Форменные элементы нераздробившейся желточной массы ***.

1. «Желтые» желточные шары — мелкозернистые и грубозернистые, крупные (от 20 до 60 μ в диаметре), почти бесцветные либо более или менее интенсивно желтоватые (третий тип Бэра).

* При участии В. Н. Шалумовича.

** М. С. Воронкова.

*** Есть попытка рассматривать эти элементы как результат особого «дробления», происходящего еще во время роста ооцита в яичнике [3], что лишено оснований.

2. «Белые» желточные шары — более мелкие (от 7 до 20 μ), бесцветные, гомогенные с одним внутренним округлым (ядроподобным) тельцем (четвертый тип Бэра).

3. Формы, промежуточные между А-1 и А-2, с несколькими более мелкими внутренними тельцами.

4. «Белые» желточные шары с метохроматически окрашивающейся основой и очень мелкими, сильно светопреломляющими внутренними тельцами.

5. Мелкие желточные зерна (0,5—1,5 μ), однородные или с центральным тельцем (второй тип Бэра).

6. Капли нейтрального жира.

Б. Гигантские зернистые желточные шары, являющиеся продуктом дробления («мегасферы» Гиса).

1. Безъядерные (с самого начала лишенные ядра или вторично утерявшие его, представляющие, повидимому, первый тип Бэра).

2. Имеющие ядро (нормальное или на той или иной стадии разрушения), по существу тождественны бластомерам желточной энтодермы.

В. Внутриклеточные желточные включения.

1. Желточные зерна — в клетках желточной и кишечной энтодермы, наружного зародышевого листка и, позднее, мезодермы и головного отростка.

2. Желточные шары «белого» типа (чаще идентичные с А-4, реже с А-2) — в клетках энтодермы и в гигантских зернистых желточных шарах, позднее в клетках желточного эпителия (захваченные последними в процессе обрастания желтка).

3. Желточные шары «желтого» типа (идентичные с А-1) — в клетках желточного эпителия (фагоцитированные при обрастании желтка).

Таким образом, многообразие форменных элементов желтка не укладывается в рамки распространенных схем, чаще всего ограничивающихся подразделением желточных шаров на желтые и белые. Некоторые элементы желтка (А-2) могут внешне напоминать клетки зародышевого диска (особенно энтодермы), но все сходство исчерпывается близкой величиной, округлой формой и наличием внутреннего тельца, при поверхностном подходе, напоминающем ядро. В отношении же их природы, внутренней структуры и гистохимических особенностей все формы желточных шаров всегда резко отличаются от клеток. Кажущееся исключение составляют гигантские зернистые шары, которые в случае, когда они имеют ядро, представляют собой настоящие клетки желточной эндодермы, но в силу гигантских размеров, диспропорции между ядром и желточно-плазматической частью и вследствие изолированного от других клеток положения на дне подзародышевой полости позже распадаются и усваиваются зародышем в качестве питательного материала. Настоящих «переходных форм» между желточными шарами (желтыми и белыми) и клетками зародыша не встречается. На препаратах, окрашенных азур-эозином, ясно выраженная базофилия цитоплазмы и ядра клеток зародышевого диска контрастирует с резко оксифильной (А-2) или метахроматической (А-4) окраской периферического слоя (основы) белых желточных шаров.

И белые и желтые желточные шары содержат нейтральный жир. В желтых он «пропитывает» всю белковую основу шара, в белых содержится в периферическом слое, а центральное округлое тело имеет белковую природу. При разрушении желточных шаров жир освобождается в виде капель, которые могут сливаться, образуя натеки.

Внутренние тельца белых желточных шаров интенсивно поглощают ультрафиолетовые лучи с длиной волны 256—280 мμ и, следовательно, содержат нуклеиновые кислоты. Периферический слой белого шара не поглощает лучей с указанной длиной волны, а в желтых шарах очень слабое поглощение обнаруживает лишь часть зернистости. Многие белые

желточные шары (А-4) или их внутренние тельца (А-2) красятся азур-эозином в фиолетовый цвет (полихромазия), но при предварительной обработке срезов рибонуклеазой становятся оксифильными. Эти же компоненты желтка ярко окрашиваются сафранином и дают слабо положительную реакцию Фельгена (на срезах). Однако после длительной спиртовой экстракции срезов окрашивание оказывается очень слабым. При обработке фуксинсернистой кислотой без предшествующего гидролиза окрашивание, напротив, интенсивное. Мазки желтка после гидролиза и без гидролиза окрашиваются весьма интенсивно. Сказанное уточняет литературные данные ([7], [2]) в том смысле, что белые желточные шары (А-4) или их внутренние тельца (А-2) и отчасти зернистость желтых шаров содержат рибонуклеиновую кислоту, тогда как фиолетовое окрашивание реактивом Шиффа в основном обусловлено плазмалем. Дезоксирибонуклеиновая кислота в желточных шарах если и содержится, то в ничтожном количестве.

При применении люминофоров желточные шары разных типов обнаруживают неодинаковое свечение и контрастно отличаются по характеру свечения от клеток бластодиска.

Для наблюдений над шарами свежего желтка небольшие порции его помещались в смесь куриной плазмы и эмбрионального экстракта при температуре 38°. В этих условиях, а также в разбавленном растворе Тироде иногда наблюдалось укрупнение зернистости в желтых желточных шарах. После исчезновения их оболочек эта зернистость рассеивалась в среде, причем происходило быстрое набухание зерен, увеличение их размеров, появление во многих зернах внутреннего округлого тельца. Измененные таким образом зерна весьма напоминали мелкие шарики белого желтка на дне подзародышевой полости. Возможно, и в естественных условиях последние возникают сходным образом.

При длительном пребывании в условиях эксплантации судьба желточных шаров различна в зависимости от того, эксплантируется ли чистый желток или вместе с клетками зародышевого диска. При посеве частиц зародышевого диска с подлежащим желтком желточные шары в течение 3—4 дней распадаются, как бы расплавляясь и образуя натеки. Клетки бластодиска, как правило, смещаются к периферии и образуют зону роста. Напротив, при «посеве» чистого желтка из вегетативной части яйца и белые и желтые шары значительно дольше сохраняют свою структуру. Они в гораздо меньшей степени, чем клетки бластодиска, зависят от освежения среды и доступа воздуха. Клетки бластодиска уже на второй неделе культивирования без пересевов переполняются жировыми каплями, а на третьей неделе обычно гибнут; желточные шары в таких условиях, как и при регулярных пассажах, подвергаются лишь очень медленным и постепенным изменениям. В течение первых 3—4 дней в желтых желточных шарах нередко отмешивается округлое внутреннее тельце (жировая капля или, чаще, белковое образование, в свою очередь заключающее внутри маленькое чернящееся железным гаматоксилином зернистое скопление). Те шары, которые за это время не претерпели видимых изменений, 2—3 недели и более сохраняют свою структуру, а затем в них постепенно отмешиваются комки зернистости. Белые шары лишь на втором месяце начинают темнеть, теряют четкость структуры и на третий месяц распадаются. Мегасферы в условиях культуры очень быстро распадаются на зерна.

Новообразования клеток из белых и желтых желточных шаров ни в нормальном эмбриогенезе, ни в условиях «культивирования» не происходит. Примененные методы обработки позволяют всегда с определенностью отличать зерно гигантских желточных шаров от кровяных клеток в кровяных островках; какие бы то ни было «переходные» формы между ними отсутствуют. На препаратах из зародышей различных стадий инкубации хорошо прослеживаются последовательные этапы захвата и

переработки желтых и белых желточных шаров клетками желточной энтодермы по мере обрастания ею желтка. Таким образом, результаты исследования согласуются с доказанным в последнее время [5] отсутствием в желточных шарах белкового синтеза, характеризующего все живое.

Военно-медицинская академия
им. С. М. Кирова

Поступило
2 III 1955

## ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] К. М. Бэр, История развития животных, 2, Гизд. АН СССР, 1953. [2] А. И. Бруславец, Совещание эмбриологов в Ленинграде 25—31 I 1955 г. (тезисы докладов), изд. ЛГУ, 1955. [3] М. Д. Лавдовский, Н. Тишуткин, Biol. Zbl., 19, 1 (1899). [4] О. Б. Лепешинская, Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме, 1950. [5] В. Н. Орехович, М. И. Левянт, Т. П. Левчук-Курохтина, Биохимия, 19, 5 (1954). [6] П. И. Перемежко, Sitzungsber. d. math.-wiss. Klasse der Kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 57, II Abt. (1868). [7] М. Я. Теплякова, Наблюдения над изменениями структуры желточных шаров куриного эмбриона с помощью фельгеновской реакции, в книге [4], 1950. [8] С. А. Шейнис, Арх. анат., гист. и эмбр., 16, 3 (1937). [9] И. И. Шванн, Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений (русск. пер. под ред. З. С. Кацнельсона), изд. АН СССР. [10] Z. Grodziński, Biol. Rev., 26, № 3, 253 (1951). [11] W. His, Arch. f. Anat. u. Entw.- Gesch., 1 (1877). [12] W. Jacobson, J. of Morph., 62, № 3, 415, 445 (1938).