

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РОЛЬ ОБОНЯТЕЛЬНОГО МЕШКА В РАЗВИТИИ ХРЯЩЕВОЙ КАПСУЛЫ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ОРГАНА У URODELA

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 19 II 1939)

Морфогенетические корреляции между частями зародыша играют большую роль в развитии. Однако изученность их далеко не достаточна. До сих пор главное внимание обращалось на установление зависимостей в развитии эктодермальных закладок. Такие же отношения, как образование скелетных частей головы под влиянием эпителиальных зачатков органов чувств, относительно мало изучены. Имеется лишь более значительный ряд работ, посвященных выяснению образования слуховой капсулы в зависимости от перепончатого лабиринта^(2,3). В настоящей работе приведены данные о значении эктодермальных обонятельных мешков для образования ростральной части черепа.

Хрящевые капсулы обонятельных органов *Urodela* развиваются из мезенхимы, которая окружает эпителиальные мешковидные зачатки. Естественно предположить, что последние как-то обуславливают развитие капсул. Вигг⁽¹⁾ удалял у зародышей *Amblystoma* один из двух обонятельных мешков. Оказалось, что капсулярные структуры на оперированной стороне головы не развиваются. Процесс редукции Вигг представляет так: после удаления мешка вся мезенхима, расположенная со спинной его стороны, мигрирует вентрально и присоединяется к трабекулярной мезенхиме, значительно увеличивая этим массу будущей трабекулы. Операция вызывает по мнению Вигг'a лишь перераспределение мезенхимы, которая охрящевеет на наиболее низком уровне. Опыты этого автора доказывают известную зависимость морфогенеза; представление о характере этой зависимости остается спорным.

Ниже изложены новые данные по этому вопросу.

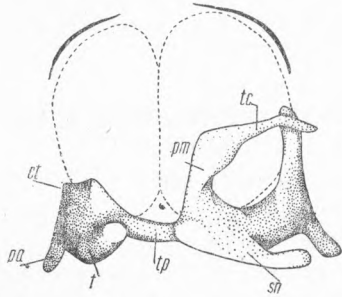
Для экспериментального исследования были поставлены две задачи: 1) определить формативные тенденции скелетогенного материала, образующего капсулу (опыты удаления правой обонятельной плакоды); 2) непосредственно показать формообразующее влияние обонятельного мешка, помещая его в окружение чуждого скелетогенного материала (трансплантация обонятельной плакоды.)

Экстирпации были проделаны на тритоне (*Triton taeniatus*) и аксолотле (*Amblystoma mexicanum*) на стадии хвостовой почки. Оперированные личинки выращивались в течение от одного до трех месяцев.

В отсутствии обонятельного мешка обонятельная капсула не образуется. Крыша и боковая стенка капсулы не развиваются. Также не разрастается рог трабекулы ни в дорзальном направлении для образования медиальной стенки капсулы, ни в латеральном—для образования дна капсулы. Не давая отростков, трабекулярный хрящ развивается в упрощенной форме и становится массивнее, чем медиальная стенка нормальной

капсулы; на поперечных срезах он имеет вид треугольника (фиг. 1). Однако реконструкции передней части головы показывают значительное уменьшение правой трабекулы по сравнению с хрящевой массой на неоперированной стороне головы. Таким образом мои опыты не подтверждают вывода Burg'a о том, что в результате экстирпации плакоды количество хряща в области переднего мозга якобы остается без изменения.

Удаление плакоды косвенно отражается также на развитии гребня правой трабекулы. Гребень не достигает нормальной высоты и бывает тем ниже, чем меньше правое полушарие мозга, которое в отсутствии обонятельного мешка всегда значительно редуцировано.



Фиг. 1.—Графическая реконструкция роstralных хрящей *Triton taeniatus*. Вид спереди. Правая обонятельная капсула не развита в результате удаления обонятельного мешка. Пунктиром намечен поперечный срез через мозг позади обонятельных органов. Черным обозначены ossa frontalia. *ra*—анторбитальный отросток, *ct*—гребень трабекулы, *pm*—медиальная стенка капсулы, *sn*—дно капсулы, *t*—трабекула, *tp*—трабекулярная пластинка, *tc*—крыша капсулы.

В тех случаях, где были найдены на срезах хотя бы ничтожные остатки обонятельного эпителия, сразу заметно его влияние на строение хрящей. Прежде всего появляется донная часть капсулы. При более крупных остатках обонятельного эпителия или при наличии рудиментарного мешка развивается уже и медиальная стенка и крыша капсулы. В этих случаях трабекулярный хрящ и медиальная стенка капсулы сильно утолщены. Слегка утолщено дно капсулы; оно укорочено соответственно размерам мешка. Таким образом при уменьшенном мешке хрящ оказывается в некотором избытке и, не образуя значительных выростов, выглядит более массивным. Крыша капсулы обычно наиболее соответствует мешку по размерам и форме.

Очевидно присутствие обонятельного мешка у обоих подопытных видов необходимо для пропорционального развития и нормального формирования хрящей передней части головы.

Опыты экстирпации позволили изучить поведение скелетогенного материала в отсут-

ствии обонятельного мешка. Но оставалось неясным, служит ли эктодермальный зачаток лишь пассивным субстратом для оседающей мезенхимы или же он притягивает и активизирует соседнюю ткань. Чтобы судить об этом, были проделаны трансплантации предполагаемого индуктора в чуждое окружение, где имеется своя скелетогенная мезенхима.

При пересадке обонятельной плакоды в ушную область головы из трансплантата развивается обонятельный мешок, а вокруг него—хрящевые пластинки, напоминающие крышу капсулы. Мезенхима, расположенная на поверхности трансплантата, начинает охрящевеять в медиальной части, латерально же она слита с тканью обонятельного мешка вблизи его устья. Это место выглядит так, как будто здесь стенка мешка разрыхляется и из нее выползают клетки, которые распространяются по поверхности мешка и превращаются в мезенхиму, а затем и в хрящ. Подобные же картины можно видеть и в нормальном развитии крыши и дна капсулы, на срезах через незрелую область обонятельного органа. Кроме образования такого рода хрящевой пластинки пересаженный обонятельный мешок оказывает формативное влияние и на чуждый скелетогенный материал. При пересадке плакоды в слуховую область местный хрящ дает выступы, сливающиеся с латеральной пластинкой (т. е. с обонятельным хрящом), дополняя капсулу трансплантата подобно тому, как в нормальном развитии обонятельную капсулу дополняют отростки трабекулы.

Сопоставляя результаты экстирпации и трансплантации, можно с уверенностью сказать, что роль обонятельного мешка в развитии капсулы очень велика и притом не одинакова в развитии различных ее отделов. Дорзолатеральная часть капсулы без мешка вовсе не может образоваться и, как кажется, развивается за счет материала, происходящего из края его собственной стенки. Медиобазальная часть развивается тоже под влиянием мешка, который вызывает выросты трабекулярного хряща и доставляет мезенхиму по крайней мере для латеральной части *solum*'а.

В этом же смысле говорят и результаты третьей серии опытов, где обонятельная плакода трансплантировалась рядом с одноименным зачатком другого зародыша. При таких пересадках стенки трансплантата достигают почти нормальной гистологической дифференцировки. Почти всегда обонятельный мешок связан с эпидермисом, образуя ноздрю, однако расчленения его на отделы не произошло ни в одном случае. Хрящевые пластинки на трансплантате имеют ярко выраженный характер дорзолатеральных элементов капсулы.

Они обычно связаны с крышей нормальной капсулы, образуя в месте слияния наплыв хряща. Трансплантат не отвлекает материал капсулы реципиента; сколько-нибудь заметного уменьшения массы хряща вокруг обонятельного мешка реципиента нет. Напротив, крыша капсулы приподнята и в месте соединения с латеральными хрящами, относящимися к трансплантату, утолщена (фиг. 2).

В этой серии экспериментов гребень трабекулы значительно выше, чем на контрольной стороне головы, соответственно большей высоте гипертрофированной правой половины мозга.

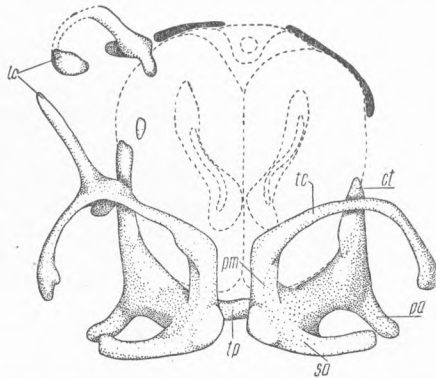
Выводы. 1. В хрящевой капсуле обонятельного органа следует различать в основном два отдела разного происхождения: медиобазальную часть, образованную рогом трабекулы, и собственно обонятельные хрящи, возникающие позже. 2. Значение эктодермального зачатка для формирования хрящей выступает вполне отчетливо во всех опытах. Кроме того намечается еще другая сторона зависимости хрящевых элементов: крыша (*tectum nasi*) и отчасти дно капсулы (*solum nasi*) повидимому являются дериватами самого мешка и образуются из мезэктодермы, мигрирующей от ноздревой его части, а остальная капсула образуется по крайней мере под воздействием мешка, которое необходимо, чтобы хрящи трабекулярного отдела достигли нормальных размеров. 3. *Cristae trabeculae* коррелированы в своем развитии с передним мозгом. При гипертрофии одного из полушарий гребень ближайшей трабекулы возрастает в высоту, а при недоразвитии полушария соответственно понижается.

Лаборатория органогенеза
Института эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
19 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Н. S. В и г г, *Exp. Zool.*, **20**, 27—57 (1916). ² О. А. С и д о р о в, *Архив анат., гистол. и эмбр.*, **16**, 25—71 (1937). ³ Н. W. К а а н, *Exp. Zool.*, **78**, 159—183 (1938).



Фиг. 2.—Графическая реконструкция ростральных хрящей *Triton taeniatus* (более поздней стадии и при меньшем увеличении). Вид спереди. Над правой обонятельной капсулой — добавочные хрящевые элементы, окружающие трансплантированный обонятельный мешок. *tc* — хрящевые пластинки трансплантата.