

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. А. БЕДНЯКОВА

**ФОРМАТИВНОЕ ВЛИЯНИЕ ХОРДЫ НА РАЗВИТИЕ ПАРАХОРДАЛИЙ
У АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном 23 I 1947)

Филатов (2,3) показал, что некоторые закладки хрящевого черепа на ранних стадиях развития подвижны. Перемещение мезенхимных клеток, образующих эти подвижные „текучие“ закладки, происходит под действием влияющих органов. Экспериментальное изучение текущих закладок, начатое Филатовым, никем не было продолжено. Однако исследования в этом направлении, несомненно, имеют существенное значение для анализа процессов формообразования.

Задачей данной работы было выяснить роль переднего конца хорды в развитии парахордалий.

Парахордалии представляют наиболее демонстративный пример „текущих“ закладок. На стадиях, предшествующих охрящевению, они представляют собой потоки мезенхимы, которые направляются от источника возникновения мезенхимных клеток (передних сомитов) по бокам хорды к ее переднему концу. Здесь происходит слияние парахордалий с закладкой трабекул. Парахордалии с каждой стороны соединены с слуховыми капсулами посредством „перемычек“. Последние суть потоки мезенхимы, направляющиеся к слуховым пузырькам и доставляющие мезенхимный материал для образования капсул.

Удаляя слуховой пузырек у зародышей *Bufo bufo*, Филатов (3) показал, что с той стороны, где пузырек удален, не образуется слуховой капсулы и отсутствует перемычка. Парахордалия, соответственно, становится тоньше. Автор приходит к заключению, что каждая парахордалия представлена двумя потоками мезенхимных клеток, каждый из которых возникает под формативным действием различных органов. Перемычка образуется под формативным влиянием слухового пузырька, а прямая парахордалия, повидимому, под влиянием каких-то органов, находящихся вблизи переднего конца хорды (воронки мозга, гипофиза или самого переднего конца хорды).

В настоящей работе я поставила задачу выяснить, какой из этих органов оказывает влияние на развитие парахордалий. Мне казалось наиболее вероятным, что влияющим на развитие парахордалий органом является передний конец хорды, а не гипофиз и не воронка мозга. Основанием для этого послужили следующие мои наблюдения над развитием нормальных зародышей:

1. Образованию парахордалий предшествует определенная ориентировка мезенхимных клеток непосредственно у переднего конца хорды: клетки как бы стягиваются к концу хорды, затем отдельные клетки принимают вытянутую параллельно хорде форму. Постепенно количество таких клеток становится все больше и больше, и образуются потоки мезенхимы.

2. Скопление мезенхимы у конца хорды начинается на тех стадиях, когда гипофиз не отщуровался от стенки глотки и не занимает еще своего окончательного положения.

Чтобы проверить правильность предположения о формативной роли хорды в развитии парахордалий, мной были поставлены опыты удаления ее переднего конца. Материалом служили зародыши различных амфибий: *Amblystoma mexicanum*, *Rana temporaria*, *R. esculenta*, *R. ridibunda*, *Bombina bombina* и *Bufo bufo*.

Большая часть операций производилась на стадии хвостовой почки и небольшое число—на стадии средней нейрулы (14—15-я стадия по Гаррисону).

Описание операций

1. На стадии хвостовой почки разрез проводился от пронефроса до переднего края жаберного бугра на уровне нижнего края нервной трубки. Передний конец хорды (которая на этой стадии представляет

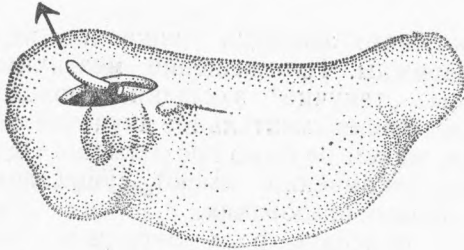


Рис. 1. Схема операции

собой плотный тяж) удаляется приблизительно до уровня передних сомитов (рис. 1).

2. На стадии нейрулы лоскут нервной пластинки над местом будущего переднего конца хорды отворачивался, удалялся соответствующий участок крыши первичной кишки и лоскут помещался на прежнее место.

Материал фиксировался на стадиях от начала ветвления наружных жабер до их полного исчезновения и начала образования почек задних конечностей. Под опытом было свыше 200 зародышей (опыты были начаты в 1937 г.).

Результаты опытов, проведенных на разных представителях амфибий, были качественно одинаковы. Различие заключалось лишь в том, что количество клеток, образующих мезенхимные скопления, предшествующие образованию хрящевых закладок, у разных видов неодинаково.

Операции, сделанные на стадии нейрулы и на стадии хвостовой почки, дали сходные результаты. Вследствие удаления переднего конца хорды потоки мезенхимных клеток, образующих парахордалии, всегда направлены к ее обрезанному концу, так же как они направляются к переднему концу хорды у нормальных животных. Закладки парахордалий укорочены соответственно оставшемуся участку хорды.

В тех случаях, когда сомиты доходят до конца хорды, парахордалии совсем отсутствуют, и только у вершины хорды имеется скопление клеток. От укороченных парахордалий или от скопления мезенхимы у самого конца хорды к слуховым пузырькам отходят перемычки. В последнем случае перемычки представляют собой потоки клеток, идущие от сомитов непосредственно к слуховым пузырькам. Если хорда удалена на достаточно низком уровне, парахордалии не доходят до основания трабекул и не сливаются с ними, как это имеет место при типичном развитии. Пространство между обрезанным концом хорды и основанием трабекул занято беспорядочно расположенными мезенхимными клетками. Сказанное иллюстрирует схема (рис. 2), на которой показано нормальное соотношение закладок органов и их смещение после экспериментального вмешательства.

Следует заметить ⁽¹⁾, что дно мозга после удаления головного участка хорды непосредственно перед ее обрезанным концом образует углубление, подобное начальным стадиям развития воронки. Можно

было предполагать, что „новая воронка“ притягивает мезенхиму, отвлекая ее от обычного пути к „старой воронке“ и гипофизу в случае, если они, а не передний конец хорды являются „влияющими“ на парахордали органы. Однако описываемые ниже случаи позволяют исключить это предположение.

В ряде случаев хорда была смещена в сторону. При этом потоки мезенхимы, представляющие собой парахордали и перемычки к слуховым пузырькам, изменяли свое направление в зависимости от наклона хорды. В связи с этим „перемычки“ к правому и левому слуховым пузырькам имели разную длину. В тех случаях, когда хорда

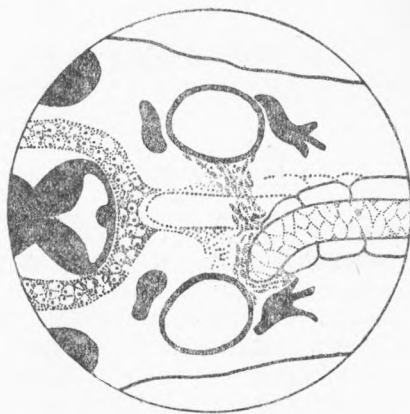
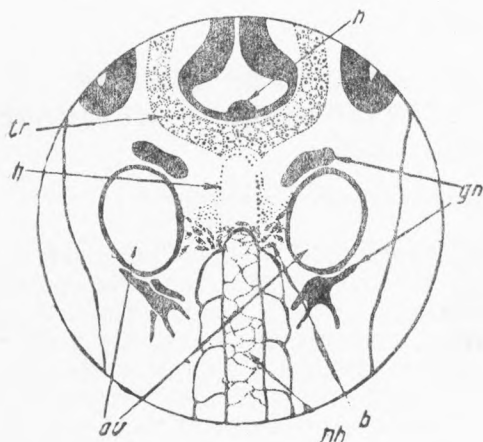


Рис. 2. Фронтальный разрез через головастика, у которого удален передний конец хорды

Рис. 3. Фронтальный разрез через головастика, у которого конец хорды упирается в слуховой пузырек

Пунктиром обозначено положение хорды, парахордалий и перемычек при типичном развитии. *tr* — трабекулы, *h* — гипофиз, *av* — слуховые пузырьки, *g* — ганглии, *nh* — хорда, *ph* — парахордали, *b* — перемычки

упиралась обрезанным концом в один из слуховых пузырьков, вместо нормально наблюдающихся двух парахордалий и двух „перемычек“ присутствует только одна „перемычка“, направленная к противоположному пузырьку (рис. 3). Если приведенные раньше соображения и оставляли сомнение относительно возможности участия „новой воронки“ в притяжении мезенхимы, то случаи, когда хорда отклонена в сторону и никаких следов воронки около нее нет, а парахордали, тем не менее, неизменно располагаются вдоль хорды и сгущение мезенхимных клеток происходит около ее конца, несомненно, позволяют исключить воронку из числа органов, оказывающих формативное влияние на развитие парахордалий. Эти примеры исключают также и формативную роль гипофиза. Сомиты, так же как и парахордали, следуют за изгибами хорды.

Таким образом, из трех предполагаемых Филатовым⁽³⁾ влияющих органов — воронки, гипофиза или переднего конца хорды — гипофиз и воронка не оказывают формативного действия на развитие парахордалий: парахордали строго следуют за положением конца хорды. Это дает все основания думать, что хорда оказывает формативное влияние на возникновение и развитие парахордалий.

Институт цитологии, гистологии
и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
23 I 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Т. А. Беднякова, ДАН, 14, № 7, 47 (1937). ² D. P. Filatow, Anat. Anz. 29, No. 23, 623 (1906). ³ Д. П. Филатов, Русск. зоол. журн., 1, в. 1, 27 (1916).