

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. А. БЕДНЯКОВА

**ХАРАКТЕР ФОРМАТИВНОГО ВЛИЯНИЯ ХОРДЫ НА  
СКЕЛЕТОГЕННУЮ МЕЗЕНХИМУ У АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 7 III 1947)

В работе<sup>(1)</sup> мной было установлено, что в результате удаления переднего конца хорды парахордалии (закладки, входящие в состав эмбрионального черепа) на мезенхимных стадиях развития укорачиваются соответственно длине оставшегося участка хорды. Они отсутствуют, если хорда обрезана до уровня передних сомитов, и только у ее вершины имеется скопление мезенхимных клеток. При искривлении конца хорды, вследствие операционного вмешательства, потоки мезенхимы, образующие парахордалии, следуют за изгибами хорды. Это привело меня к заключению, что передний конец хорды оказывает формативное влияние на развитие парахордалий, и исключало предположение Филатова<sup>(5)</sup> о возможной формативной роли воронки мозга и гипофиза.

В связи с полученными данными возник ряд вопросов о характере влияния хорды на скелетогенную мезенхиму.

1. Не является ли хорда лишь механической опорой для мезенхимных клеток, и не будут ли образовываться парахордалии, если удаленную хорду заменить каким-либо иным материалом? Чтобы выяснить этот вопрос, были поставлены опыты замещения удаленного переднего конца хорды нервной или эпителиальной тканью.

2. Только ли головной конец хорды может притягивать мезенхиму или хорда обладает этой способностью на всем своем протяжении независимо от ее первоначального положения по отношению к передне-задней оси зародыша? Ответ дали опыты повертывания переднего конца хорды на  $180^\circ$  и замещения удаленного головного конца хорды повернутым на  $180^\circ$  хвостовым концом ее.

3. Обладает ли хорда, подобно слуховому пузырьку, способностью отвлекать мезенхимные клетки от какой-либо мезенхимной закладки, когда она помещена на известном расстоянии от нее? С целью разрешить этот вопрос я пересаживала передний конец хорды к закладке парахордалий на место удаленного слухового пузырька, к трабекуле и в область зачатка будущей задней конечности, т. е. к тем закладкам, от которых различным исследователям удалось получить наиболее отчетливое притяжение мезенхимы к слуховому пузырьку.

4. Может ли хорда привлекать только головную мезенхиму (я имею в виду энтомезенхиму) или также и материал почки конечности? Ответ на последний вопрос должны были дать опыты пересадки хорды в область будущей задней конечности.

Материалом служили зародыши различных семейств и видов бесхвостых амфибий: *Rana temporaria*, *Rana ridibunda*, *Rana esculenta*,

*Bombina bombina* и *Bufo bufo*. Пересадки производились на стадии хвостовой почки гомопластически. Животные фиксировались начиная со стадий с разветвленными жабрами до образования почек задних конечностей. В каждой серии было 40—80 операций. Трансплантат тщательно очищался от прилипших к нему мезенхимных клеток. Чистоту опыта подтверждали случаи, когда хорда была трансплантирована в полость мозга и при этом около нее не было мезенхимных клеток.

1. Замещение удаленного переднего конца хорды нервной или эпителиальной тканью. Эти ткани были выбраны для замещения хорды из тех соображений, что помещение в рану инородного тела, которое по форме и плотности лучше имитировало бы удаленную хорду, могло бы вызвать явления так называемого эмбрионального воспаления<sup>(6)</sup>. Я могла бы получить такое же



Рис. 1. Замещение удаленного переднего конца хорды нервной тканью



Рис. 2. Пересадка хорды на место удаленного слухового пузырька

скопление клеток вокруг этого тела, какое Филатов получил вокруг трансплантированного на место слухового пузырька парафинового (или целлоидинового) кусочка.

Мезенхимные клетки, так же, как и в случаях удаления хорды без последующего замещения нервной или эпителиальной тканью, следуют за всеми изгибами хорды и скопляются у обрезанного конца ее. От паракордалий, как бы коротки они ни были, или от скопления мезенхимы у обрезанного конца хорды направляются потоки клеток к слуховым пузырькам, образуя „перемычки“. То, что мезенхима концентрировалась у обрезанного конца хорды, а не обтекала трансплантат, мы не можем отнести за счет тканевого антагонизма, так как поток клеток, образующих перемычку к слуховому пузырьку, обтекает трансплантат (схема рис. 1).

Эти опыты указывают на то, что хорда не является только механической опорой для образования паракордалий. Они служат также лишним доказательством того, что гипофиз и воронка мозга не оказывают формативного влияния на развитие паракордалий.

2. Повертывание переднего конца хорды на 180° и замещение головного участка хорды повернутым на 180° хвостовым концом ее. Мезенхима концентрируется как вокруг обрезанного конца хорды хозяина, так и вокруг переднего конца трансплантата. При этом скопление мезенхимы происходит одинаково у любого конца хорды, независимо от его первоначального

положения по отношению к передне-задней оси зародыша. В ряде случаев „перемычка“ к одному слуховому пузырьку отходит от укороченной парахордали, расположенной вдоль хорды хозяина, а к другому — от парахордали, образованной вдоль трансплантата.

Из сказанного следует, что хорда, находясь на нормальном для развития парахордалий месте, способна привлекать мезенхимные клетки к любому обрезанному концу ее. Не только головной, но и хвостовой участок хорды, пересаженный на место головного, обладает этой способностью.

3. Пересадка переднего конца хорды на место удаленного слухового пузырька. Передний конец хорды, пересаженный на место слухового пузырька, притягивает мезенхимные клетки от нормальной закладки парахордалий. Образуется перемычка так же, как и при типичном развитии между парахордалией и слуховым пузырьком (рис. 2). На более поздних стадиях развития перемычка охрящевает. Если трансплантат значительно удален от закладки, то „перемычка“, соединяющая его с закладкой, не представляет собой резко обособленного от окружающей мезенхимы потока, а только узенькую дорожку клеток, ориентированных по направлению к трансплантату. Следовательно, пересаженная хорда может притягивать мезенхиму от закладки парахордалий только тогда, когда она находится достаточно близко к этой закладке.

4. Пересадка переднего конца хорды к закладке трабекул. Конец хорды, пересаженный в область между глазом и слуховым пузырьком, также привлекает к себе мезенхимные клетки. Однако мне не удалось видеть между трансплантатом и трабекулой такой четко выраженной перемычки, как между трансплантатом и парахордалией в случае пересадки хорды на место слухового пузырька. Это было обусловлено главным образом тем, что трансплантат, в преобладающем большинстве случаев, лежал слишком близко к закладке трабекул.

5. Пересадка хорды в область будущей задней конечности. Для пересадки использовался как головной, так и хвостовой конец хорды. И при наружном осмотре головастиков, и на срезах не было обнаружено ни полного, ни даже частичного подавления развития конечности. Пересаженная хорда была обычно раздута, клеточные границы едва заметны. Около трансплантата нет скопления мезенхимы и отсутствует поток клеток, соединяющий его с зачатком конечности, как это имеет место при таких же пересадках слухового пузырька (<sup>3,4,7,8</sup>).

Обсуждение и выводы. Хорда оказывает формативное влияние на развитие парахордалий. Основанием для такого утверждения служит следующее:

1. Возникновение парахордалий на ранних стадиях развития начинается с ориентировки мезенхимных клеток около переднего конца хорды.

2. В результате удаления конца хорды и его смещения парахордали строго следуют за положением конца хорды (<sup>1</sup>).

3. Хорда не является только механической опорой для парахордалий, так как нервная и эпителиальная ткани не могут ее заменить.

4. Окончательным подтверждением формативной роли хорды служат опыты пересадки в несвойственные ей места зародыша на известном расстоянии от источника мезенхимного материала.

Таким образом, формообразовательный аппарат, посредством которого осуществляется развитие парахордалий, можно считать установленным. Передний конец хорды, так же, как и слуховые пузырьки, является источником формативного действия, а скелетогенная мезенхима — источником формообразовательной реакции (<sup>9</sup>). Парахордалии

до охрящевания представляют собой текучую закладку. Направление потоков мезенхимы, их образующих, зависит от расположения влияющих органов (слуховых пузырьков и хорды). От перемещения последних в условиях эксперимента изменяют направление потоки мезенхимы, составляющие парахордалии.

Хорда обладает способностью притягивать мезенхиму независимо от ее первоначального положения по отношению к передне-задней оси зародыша. Парахордалии образуются также и около хвостового конца хорды, пересаженного на место головного.

Хорда может притягивать только головную мезенхиму (энтомезенхиму), но не может притягивать мезенхимы конечности.

Сохранение хорды в онтогенезе, утратившей значение опорного органа у преобладающего большинства взрослых позвоночных, обусловлено морфогенной ролью хорды в эмбриогенезе<sup>(2)</sup>. Данные, изложенные в настоящей статье и в моей прежней работе<sup>(1)</sup>, являются дополнительным материалом, иллюстрирующим это значение хорды. Следует заметить, однако, что хорда могла также сохраняться в онтогенезе и в качестве опорного органа зародыша и личинки.<sup>8</sup>

Институт  
цитологии, гистологии и эмбриологии  
Академии Наук СССР

Поступило  
7 III 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Т. А. Беднякова, ДАН, 14, № 7, 47 (1947). <sup>2</sup> Н. К. Кольцов, Биол. журн., № 2, 420 (1934). <sup>3</sup> В. В. Попов, Тр. Ин-та экспер. морфогенеза, 6, 27 (1938). <sup>4</sup> О. А. Сидоров, Архив гист. и эмбр., 17, 1, 25 (1937). <sup>5</sup> Д. П. Филатов, Рус. зоол. журн., 1, 1, 27 (1916). <sup>6</sup> D. P. Filatow, Roux'Arch., 110, 1 (1927). <sup>7</sup> D. P. Filatow, *ibid*, 121, 272 (1930). <sup>8</sup> D. P. Filatow, *ibid*, 127, No. 4, 776 (1933). <sup>9</sup> Д. П. Филатов, Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути, изд. АН СССР, 1939.