

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. И. ЕФИМОВ

**ОБ ОБРАЗОВАНИИ ХРЯЩЕВОЙ ТКАНИ ОКОЛО ТРАНСПЛАНТАТА  
СЛИЗИСТОЙ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ У ГОЛОВАСТИКА**

*(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 10 XI 1947)*

Слизистая органа обоняния при ее гомотрансплантации в плавник хвоста у аксолотля давала пузыревидное образование, выстланное многорядным мерцательным эпителием. Хрящевая ткань вокруг трансплантата развивалась только в том случае, когда трансплантат принимал участие в образовании раневой поверхности и имел контакт с клетками бластемы органа. На основании этих данных был сделан вывод, что источником клеточного материала для построения хряща являются клетки бластемы<sup>(2)</sup>.

При анализе затронутых вопросов необходимо учесть, что, согласно ряду работ<sup>(3,4)</sup>, в эмбриональном развитии амфибий их висцеральный скелет головы образуется из эктомезенхимы. Это положение не доказано окончательно, но обязывает все же признать возможность образования хрящевой ткани из слизистой органа обоняния реальной, так как они, возможно, имеют общее происхождение.

Среди ряда затронутых мною вопросов центральное место занимает вопрос о взаимоотношениях между трансплантатом и окружающими его тканями в процессе образования хряща. В данной работе на головастиках я решил трансплантировать слизистую органа обоняния в хвост головастика и в ткани основания конечностей в процессе их формирования. Хвост головастика был мною взят: 1) в процессе регенерации, 2) в процессе резорбции при метаморфозе и 3) в состоянии относительного покоя. Регенерирующий хвост и развивающаяся конечность являются местами, где трансплантат приводится в контакт с клетками, способными к развитию органов.

В резорбирующемся хвосте, по некоторым данным<sup>(1)</sup>, также появляются клетки, способные к формообразовательному процессу. Хвост, находящийся в состоянии относительного покоя, представляет систему, где трансплантат окружен тканями, находящимися в ином состоянии, и поэтому данный опыт может служить контролем ко всем остальным сериям.

Регенерирующий и резорбирующийся хвост головастика представляет сам по себе особый интерес. Хвост головастика в качестве осевого скелета содержит только хорду. В процессе филогенеза личинки *Anura* потеряли способность к развитию позвоночного столба, т. е. хрящевой и костной ткани. Эта потеря могла быть следствием: 1) исчезновения у мезенхимных клеток хвоста головастика способности к образованию хряща и костной ткани; 2) исчезновения необходимых раздражителей для мезенхимных клеток; 3) одновременно и тех и других изменений. При положительном исходе опыта мы можем получить некоторые данные для суждения и по этому вопросу.

В качестве подопытного материала были взяты головастики *Pelobates fuscus* и *Rana temporaria*. Фиксация производилась в жидкости Ценкера и окраска по Маллори. Опыты на головастиках *P. fuscus* были начаты 15 V и окончены 26 VI 1947 г. Продолжительность наблюдения — 41 день. Под опыт были взяты головастики при отсутствии у них передних конечностей и при наличии задней конечности, дифференцированной на бедро и голень. Трансплантатом служила слизистая органа обоняния головастиков того же возраста. Извлечение слизистой органа обоняния из обонятельной капсулы не сопряжено с большими трудностями, так как она резко выделяется среди окружающих тканей темным цветом. Перед трансплантацией слизистая органа обоняния тщательно рассматривалась под препаровальной лупой для освобождения ее от кусочков хрящевой ткани.

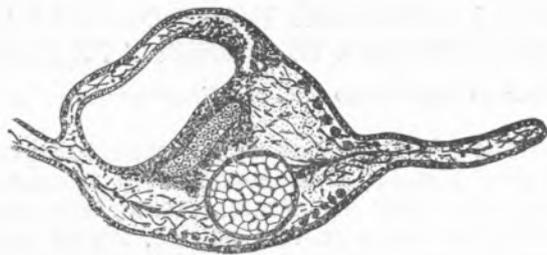


Рис. 1. Трансплантат имеет форму пузыря. Около трансплантата находится хрящевая пластинка

Первый этап работы сводился к трансплантации слизистой органа обоняния в плавник хвоста. Через 20 дней после трансплантации все головастики тщательно просматривались и для дальнейшего наблюдения были отобраны только те из них, у которых были явные признаки приживания трансплантата. Наличие трансплантата в плавнике хвоста легко обнаружить, так как его темная окраска видна через кожу. Все отобранные головастики были разбиты на четыре серии опытов.

Серия 1. В данной серии я производил ампутацию хвоста так, что линия ампутации шла через трансплантат. При регенерации хвоста было торможение в образовании того участка регенератора, который находился над трансплантатами. Регенерат в целом нес следы атипии. Были зафиксированы и подвергнуты гистологической обработке хвосты 7 головастиков. У одного головастика трансплантат не обнаружен при отсутствии хрящевой ткани в регенерате. У 2 головастиков были видны только следы трансплантата (в частности, пигментные клетки) при отсутствии вокруг них хрящевой ткани. У 4 головастиков трансплантат образовал кисту, выстланную многорядным мерцательным эпителием. Вокруг трансплантата образовалась хрящевая ткань в виде хрящевой пластинки (рис. 1).

Серия 2. В этой серии опытов я клинообразно вырезал участок плавника хвоста так, чтобы трансплантат имел контакт с раневой поверхностью. В области трансплантата было утолщение плавника хвоста. Фиксации и гистологической обработке подверглись хвосты 8 головастиков, причем у двух из них были явные признаки резорбции в связи с далеко зашедшим метаморфозом этих головастиков. Во всех случаях трансплантат был представлен кистой, выстланной многорядным мерцательным эпителием. Около каждого трансплантата была обнаружена хрящевая ткань. В двух случаях, где были явные признаки резорбции хвоста, образовалось хрящевой ткани в несколько раз больше, чем в других случаях.

Серия 3. Данную серию составляют головастики, у которых к концу наблюдения были в яркой форме выражены признаки резорбции

хвоста (исчезновение плавника хвоста и укорочение хвоста). Фиксации и гистологической обработке подвергались хвосты 6 головастиков. Во всех 6 случаях в основном была однотипная картина. Трансплантат имел форму кисты, выстланной многорядным эпителием. Вокруг трансплантата образовалась хрящевая ткань в сравнительно большом количестве (рис. 2).

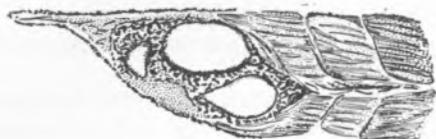


Рис. 2. Пузыревидный трансплантат. Около трансплантата имеется значительное количество хрящевой ткани

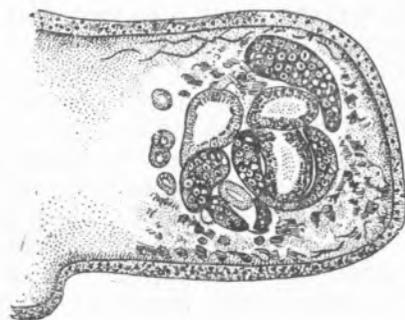


Рис. 3. Трансплантат дал несколько пузыревидных образований. Хрящевая ткань около трансплантата отсутствует

Серия 4. В этой серии головастики были зафиксированы до наступления признаков резорбции хвоста. Фиксации и последующей гистологической обработке подвергалось 4 хвоста головастика. Результаты данной серии однотипны. Трансплантат имел обычную форму кисты при отсутствии вокруг него хрящевой ткани (рис. 3).

На головастиках *Rana temporaria* опыты были начаты 25 V и окончены 19 VI 1947 г. Подолжительность наблюдения 24 дня. На этих головастиках я дублировал 1, 3, 4 серии опытов, проведенных на головастиках *Pelobates fuscus* (описанных выше), и была проведена новая серия с трансплантацией слизистой органа обоняния в основание развивающейся конечности. В качестве трансплантата служила слизистая органа обоняния взрослой лягушки *Rana temporaria*. Для 3 серий опытов с трансплантацией слизистой органа обоняния в хвост были взяты головастики на той же стадии развития, что и в опытах на *P. fuscus*.

В данном случае пришлось прибегнуть к пересадке очень маленьких участков тканей ( $1/8$ ,  $1/16$  слизистой органа обоняния), так как при увеличении массы трансплантата головастики погибали. По каждой серии было зафиксировано и подвергнуто гистологической обработке 5–8 хвостов головастика. Результаты всех серий в основном однотипны. Трансплантата в хвосте не было или находились его следы при отсутствии хрящевой ткани в области трансплантата.

Серия 5. Трансплантация слизистой органа обоняния в основание развивающейся задней конечности. Подопыт были взяты головастики, у которых задняя конечность имела размеры 2–3 мм без дифференциации на бедро и голень. В качестве трансплантата использовалась  $1/4$  часть слизистой органа обоняния. Вокруг трансплантата в ряде случаев образовался бугорок. В одном случае из такого бугорка выросла



Рис. 4. Метаморфизированный головастик с добавочной конечностью

добавочная конечность. Этот головастик находился под наблюдением долго и зафиксирован после метаморфоза. Добавочная конечность своим основанием лежит на крестцовой области, т. е. области основания хвоста (рис. 4).

Конечность, имеющая контакт с трансплантатом, в своем развитии отставала от конечности противоположной стороны. Фиксации (кроме головастика с добавочной конечностью) и гистологической обработке были подвергнуты 5 головастиков. В одном случае трансплантат имел пузыревидную форму, а в 4 остальных можно было обнаружить лишь следы трансплантата. В области трансплантата во всех 5 случаях была в большей или меньшей степени развита хрящевая ткань.

Полученные экспериментальные данные в соответствии с данными моей предыдущей работы, выполненной на аксолотлях, говорят о том, что образование хрящевой ткани вокруг трансплантата слизистой органа обоняния возможно, очевидно, лишь при определенном состоянии как трансплантата, так и окружающих его тканей.

Образование хрящевой ткани вокруг трансплантата наблюдалось, как правило, при хорошем состоянии трансплантата и при наличии около него тканей, находящихся в процессе регенерации, или в процессе резорбции, или на начальных стадиях развития органа. Развития хрящевой ткани не происходило, несмотря на хорошее состояние трансплантата, если трансплантат окружали ткани, находящиеся в состоянии относительного покоя. На основании этих данных напрашивается вывод, что образование хрящевой ткани вокруг трансплантата есть, очевидно, формообразовательный процесс, в котором слизистая органа обоняния является источником раздражения, а окружающие ее ткани отвечают на эти раздражения формообразовательной реакцией. Опираясь на сделанный вывод, можно легко подойти к объяснению описанных выше фактов торможения регенерационного процесса хвоста, торможения развития конечности и случая образования добавочной конечности. Все эти явления, очевидно, представляли следствие притяжения мезенхимных клеток к слизистой органа обоняния.

Если ткани хвоста головастика обладают способностью к образованию хрящевой ткани, то, очевидно, потеря способности к образованию позвоночного столба в хвосте у головастика в филогенезе есть следствие исчезновения необходимых раздражителей для мезенхимных клеток.

Львовский государственный  
университет им. И. Франко

Поступило  
10 XI 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> М. И. Ефимов, Тр. Ин-та эксп. морфогенеза, **6** (1938). <sup>2</sup> М. И. Ефимов, ДАН, **58**, № 9 (1947). <sup>3</sup> G. P. Raven, Arch. Entw. Mech., **125** (1931); **129** (1933). <sup>4</sup> L. S. Stone, J. Exp. Zool., **154** (1926); Arch. Entw.-Mech., **118** (1929); Anat. Rec., **51** (1932).