

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

З. С. КАЦНЕЛЬСОН

**О РОСТЕ КАУДАЛЬНОГО КОНЦА ХОРДЫ У БЕСХВОСТЫХ  
АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 7 VI 1948)

Образование хвостового комплекса осевых органов у позвоночных до сих пор остается спорной проблемой эмбриологии. Друг другу противостоят два взгляда. Согласно одному из них, материал осевых органов хвоста прелокализован на стадии, предшествующей хвостовой почке: происходит рост в каудальном направлении ранее заложенных осевых органов (хорды, нервной трубки и сомитов). Такой взгляд поддерживают Бийтель (1) и Пастельс (2). Этому представлению противостоит теория бластемного развития осевых органов хвоста. Согласно последней, хвостовая почка представляет собой недифференцированную бластему; за счет размножения и дифференцировки клеток этой бластемы надстраиваются хвостовые части хорды нервной трубки, сомитов, а по Хольмдалю (3), даже каудальный отдел кишечника. Кроме Хольмдаля, этого взгляда придерживаются Фогт (4) и Рондинини (5) (последний ограничивает потенции хвостовой бластемы, считая, что из нее образуются лишь хорда и сомиты). Хольмдаль на основе этих представлений создал даже далеко идущую «теорию вторичного образования тела», согласно которой задняя часть туловищного отдела и хвостовой отдел образуются, минуя стадию зародышевых листков, прямо из бластемы «туловищно-хвостовой почки». С некоторыми ограничениями к этой теории присоединяется и Фогт.

Анализируя материал, полученный в опытах с воздействием на ход гистогенеза солей свинца, автор получил некоторые данные для решения вопроса о росте хорды в каудальном направлении. Эти данные и составляют содержание настоящей статьи.

Исследование морфогенетического воздействия свинца представляло собою часть серии исследований по изучению экспериментального гистогенеза *in situ*. Общие установки этой серии работ были изложены автором в специальных обзорах (6). В данной серии опытов изучалось действие хлористого свинца (применялся 0,005% раствор). На стадии 32 бластомеров половина кладки лягушки (*Rana temporaria* L.) помещалась в указанный раствор и развивалась в нем в течение 9 дней. Другая половина кладки служила контролем. Подопытные личинки ежедневно фиксировались смесью Фоля. Для микроскопического исследования материал заливался в парафин через гвоздичное масло. Серии срезов, сделанные в различных направлениях, окрашивались гематоксилином по Гейденгайну, частично с подкраской эозином, гематоксилином Вейгерта с пикроиндигокармином, азур-эозином и по методу Кулля.

Как сообщалось уже в другой работе (7), действие хлористого свинца вызывало торможение процесса гаструляции: желточная энтодерма в виде пробки оставалась торчать из незамкнутого blastopora, препятствуя развитию нормальной хвостовой почки. В результате такого вмешательства в ход развития, каудальный конец хорды не мог вращаться в хвостовую почку. На поздних стадиях эксперимента над

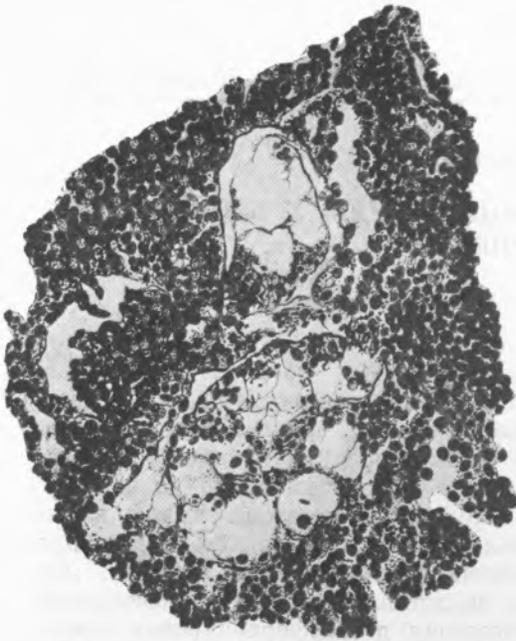


Рис. 1. Из поперечного разреза личинки, 8 суток действия  $PbCl_2$ . Окраска гематоксилином по Гейденгайну с эозином. Перерисовано с микрофотографии,  $\times 280$ . «Двойная хорда»

желточной пробкой начинала образовываться компенсаторная почка, но она обычно состояла только из эпидермального мешка, заполненного мезенхимными элементами. Лишь в некоторых случаях туда удавалось вращать каудальному концу нервной трубки.

Исследование участков подопытных зародышей, расположенных непосредственно кпереди от желточной пробки, показало ряд интересных фактов, характеризующих поведение заднего конца хорды. На поперечных разрезах часто видно «удвоение» хорды: два поперечных разреза хорды лежат один под другим (рис. 1). Сагиттальные разрезы вскрывают причину этого кажущегося удвоения. На удачных разрезах попадаются картины, схематически представленные на рис. 2. Желточная пробка (она не попала на разрез на рисунке) нарушила нормальное развитие

хорды и нервной трубки. Задние концы их разобщены\*. При этом каудальный конец хорды заворачивается и растет сзади наперед. На рис. 3 представлена деталь того же препарата, с которого сделана схема на рис. 2. Если через такой участок прошел поперечный срез, то и возникает «удвоение» хорды, показанное на рис. 1.

Задний конец хорды, встретив на своем пути препятствие в виде желточной пробки, может не только завернуть сзади наперед, но и дать боковые выросты, которые фестонами заходят в пространство между другими органами закладками дорзальной стороны тела. На разрезах через такие хордальные фестоны получается картина, представленная на рис. 4, где хорда попадает уже не в виде двух разрезов, а видна на множественных разрезах.

Анализ рассмотренного материала приводит к выводу, что обнаруженные в эксперименте факты могут быть объяснены только при допущении роста заднего конца хорды в каудальном направлении. Так как митозов, которые объясняли бы рост, на моем материале не было, то приходится связывать рост хорды с тургорными процессами в ней. Значение тургорных явлений в гистогенезе хорды не подлежит сомнению. За счет развития внутриклеточных вакуолей хорда растягивается

\* Фогт считает, что в норме задние концы хорды и нервной трубки при вырастании хвостовой почки остаются постоянно между собою соединенными (стр. 116).

и ее задний конец продвигается в каудальном направлении между другими эмбриональными зачатками.

Хорда растет совершенно независимо от остальных зачатков, продвигаясь туда, где механически встречает меньшее препятствие. Автономный рост хорды, приводивший к образованию зародышей с зиг-

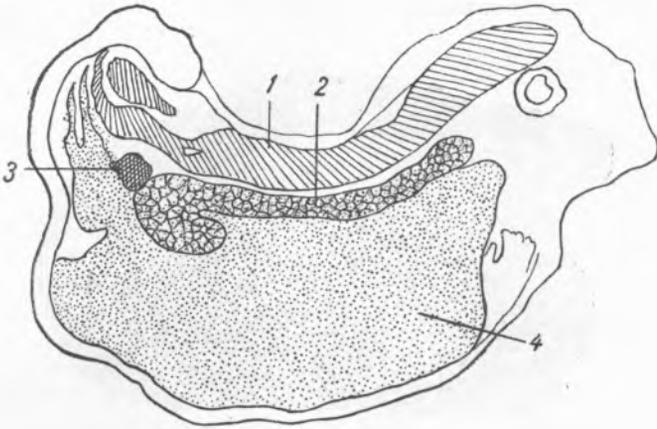


Рис. 2. Схематический рисунок сагиттального среза личинки, 8 суток действия  $PbCl_2$ .  $\times 24$ . 1 — нервная трубка, 2 — хорда, 3 — участок сомита, 4 — кишечная эндотерма

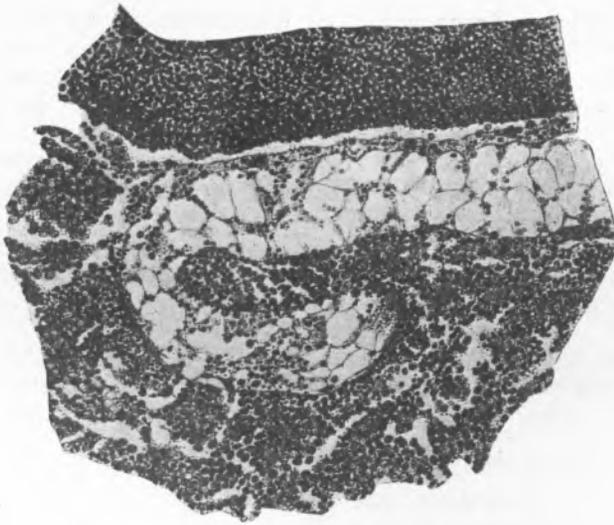


Рис. 3. Деталь того же среза, что и на рис. 2. Окраска гематоксилином по Гейденгайну с эозином. Перерисовано с микрофотографии,  $\times 280$ . Рост каудального конца хорды сзади наперед

загообразным хвостом, наблюдала в нашей лаборатории Н. Е. Васильева<sup>(8)</sup> при действии на позднюю гастролу 0,7% раствором хлористого кальция. Отмечали подобные факты также П. Г. Светлов<sup>(9)</sup> и Т. И. Привольнев<sup>(10)</sup>; первый наблюдал автономный рост хорды у аксолотля, второй — у окуня.

Таким образом, приведенный материал дает, хотя и косвенное, подтверждение представлениям о развитии хвостового отдела хорды

за счет роста ее туловищного зачатка, а не за счет надстраивания ее хвостового отдела из материала бластемы хвостовой почки. При этом последнем допущении объяснить картины, полученные при воздействии хлористого свинца, было бы весьма трудно.

Изложенное позволяет сделать следующие выводы.

1. Воздействием хлористого свинца на дробящиеся яйца лягушки удается затормозить гастрюляционный процесс, вызвать образование желточной почки и незамыкание бластопора.

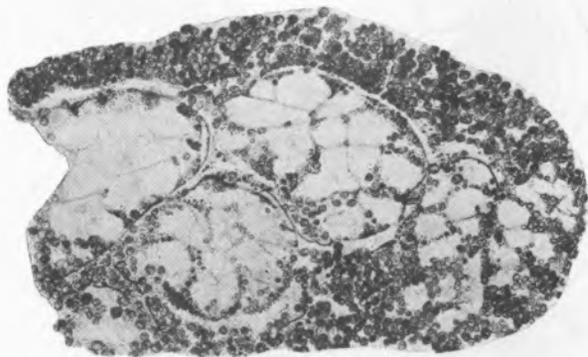


Рис. 4. Из сагиттального среза личинки, 8 суток действия  $PbCl_2$ . Окраска по Куллю. Перерисовано с микрофотографии,  $\times 200$ . Множественные разрезы хорды

2. Незакрытие бластопора с образованием желточной пробки тормозит образование нормальной хвостовой почки. Образующаяся над желточной пробкой компенсаторная хвостовая почка оказывается лишенной «бластемы», из которой в норме состоит зачаток хвостовой почки.

3. Воздействие хлористого свинца позволяет вызывать такие нарушения эмбриогенеза, при которых отчетливо проявляется рост заднего конца хорды.

4. Опыты с воздействием солями свинца говорят против теории развития хвостового отдела хорды из недифференцированной бластемы хвостовой почки.

Кафедра общей биологии  
Военно-морской медицинской Академии

Поступило  
6 V 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. H. Bijtel, Roux'Arch., 125, 448 (1931); 134, 262 (1936). <sup>2</sup> J. Pasteels, Ann. Soc. R. zool. Belg., 70, 33 (1939). <sup>3</sup> D. E. Holmdahl, Z. mikr.-anat. Forsch., 38, 409 (1935); Anat. Anz., 88, Erg.-Heft (1939); Roux'Arch., 139, 191 (1939). <sup>4</sup> W. Vogt, Anat. Anz., 88, Erg.-Heft (1939). <sup>5</sup> R. Rondinini, Arch. Ital. Anat., 25, 115 (1928). <sup>6</sup> З. С. Кацнельсон, Тр. Военно-морск. мед. акад., 5, 1 (1945); Тез. докл. Гист. конф. ИЭМ АМН, 1947; Тр. научн. сессии Военно-морск. мед. акад., ноябрь 1947 (1948). <sup>7</sup> З. С. Кацнельсон, ДАН, 58, № 9 (1947). <sup>8</sup> Н. Е. Васильева, ДАН, 47, № 9 (1945); Тр. Военно-морск. мед. акад., 5, 1 (1945). <sup>9</sup> П. Г. Светлов, Тр. Лаб. эксп. зоол. и морф. животн., АН СССР, 3 (1934). <sup>10</sup> Т. И. Привольнев, Учен. зап. ЛГУ, сер. биол., 1, 1 (1925).