

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. И. ЕФИМОВ

**МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ МЕХАНИКИ РАЗВИТИЯ  
ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У АКСОЛОТЛЯ**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 28 I 1949)

Механика развития осевого скелета позвоночных животных изучена недостаточно. Организующая роль слухового пузырька при развитии слуховой капсулы установлена в ряде работ (16-18). Есть основание считать, что обонятельный мешок и глазное яблоко играют аналогичную роль при развитии соответствующих капсул (3-5, 7, 19). Развитие парохордалий осуществляется под контролем переднего конца хорды (1, 2).

Ведущая же организующая роль при развитии осевого скелета (позвоночного столба и черепной коробки) в эмбриогенезе, очевидно, принадлежит центральной нервной системе (6). Центральная нервная система ту же самую роль играет и при развитии соматической мускулатуры (9, 6).

В данной работе я стремился подвергнуть дальнейшей разработке проблему взаимодействия между центральной нервной системой и окружающими ее тканями в процессе развития осевого скелета.

В предыдущей работе (6) было показано, что при гомопластической трансплантации кусочка центральной нервной системы в плавник хвоста аксолотля вокруг него происходит скопление мезенхимных клеток с последующей их дифференциацией в хрящевую ткань с признаками органогенеза осевого скелета и скопление миобластов с последующей их дифференциацией в мышечные пучки.

В излагаемой ниже первой серии опытов я стремился увеличить экспериментальный материал, лежащий в основе описанных выше закономерностей.

Опыты как в первой, так и в последующих сериях были проведены на аксолотлях. Животные содержались в аквариумах по несколько штук и кормились мясом. При гистологической обработке материал фиксировался в жидкости Ценкера с последующим получением серийных парафиновых срезов и окрашиванием по Маллори.

Серия I. Гомопластическая трансплантация центральной нервной системы в плавник хвоста аксолотля.

Группа I. Данную группу составляют 8 аксолотлей, которым 19-20 августа 1947 г. был трансплантирован кусочек центральной нервной системы по методике, описанной в другой работе (6). В качестве трансплантата в 4 случаях служил головной мозг и в 4 — спинной. Фиксация участков плавника хвоста, содержащих трансплантат, была проведена через 7-8 мес. после пересадки. Явное утолщение плавника в области трансплантата можно было обнаружить лишь в тех случаях, где трансплантатом был головной мозг.

Гистологическая картина кусочков плавника с трансплантатом головного мозга в основном однородна. Трансплантат имеет тот же вид, что и центральная нервная система хозяина. Внутри трансплантата видна полость больших или меньших размеров. Ядра клеток, прилегающих к полости, лежат компактно и местами имеют продолговатую форму. Чем дальше от полости, тем больше расстояние между ядрами и ядра, как правило, имеют круглую форму. Ядра окрашены в темно-фиолетовый цвет, причем одни из них имеют много хроматина, другие мало. На данных препаратах мне не удалось обнаружить ядер, находящихся в стадии кариокинеза, как это имело место в трансплантатах, зафиксированных через 3—4 мес. после пересадки.

Вещество, лежащее между ядрами, окрашено в бледносиреневый цвет и имеет явно волокнистое строение.

Вокруг трансплантата находятся сравнительно интенсивно развитые хрящевые и мышечные ткани. В тех местах, где трансплантат имеет большую полость и, очевидно, представлен отделом больших полушарий головного мозга, хрящевая ткань отсутствует или состоит из одной или двух пластинок, охватывающих трансплантат с одной или двух сторон. В двух случаях часть трансплантата по своему строению похожа на продолговатый или спинной мозг, и в этом месте трансплантат окружен хрящевой тканью со всех сторон. Только в одном месте, где трансплантата тянется нервная ткань в виде тяжа, в хрящевом кольце имеется отверстие. Хрящевая пластинка или кольцо имеют толщину, равную радиусу или диаметру трансплантата. Образовавшийся хрящ содержит хрящевые капсулы, между которыми находится интенсивно развитое межклеточное вещество. Он отличается от хряща позвоночного столба хозяина только тем, что у него ядра хрящевых клеток имеют более правильную (круглую или овальную) форму и хрящевые капсулы меньших размеров.

Над хрящем лежит мышечная ткань, имея точки своего прикрепления на нем. Мышечные волокна достигли полной дифференциации и отличаются от окружающих мышц хвоста только меньшим диаметром.

Из тех 4 случаев, где в качестве трансплантата был спинной мозг, я в двух из трансплантата, ни каких-либо изменений тканей в области трансплантата не обнаружил. В одном же случае, хотя явных признаков трансплантата в изученных мною срезах и не обнаружено, результат действия трансплантата на окружающие ткани имеет место. В данном случае под прямым углом к осевым органам хозяина произошло развитие хрящевой и мышечной ткани. Хрящевая ткань представлена цилиндром, около которого лежит мышечная ткань, имея ярко выраженное сегментальное строение.

В одном случае, при наличии трансплантата, хрящевая ткань окружала его со всех сторон, имея некоторые признаки позвонка.

Группа 2. В данную группу входит 8 аксолотлей в возрасте около 1 года. Этим аксолотлям по несколько видоизмененной методике был пересажен кусочек центральной нервной системы от аксолотлей в возрасте 6—7 мес. Операция была проведена 30 декабря 1947 г. Один аксолотль пал преждевременно. Семь аксолотлей были зафиксированы через 4,5—6 мес. после операции. У всех аксолотлей в области трансплантата в большей или меньшей степени обнаружено утолщение плавника. У одного аксолотля в дорзо-вентральном направлении, перпендикулярно продольной оси организма, вырос добавочный хвост длиной около 1,5 см.

При гистологическом исследовании я только в одном случае не обнаружил трансплантата и его действия на окружающие ткани. В остальных 6 случаях, при наличии трансплантата, вокруг него можно было обнаружить развитие хрящевой и мышечной ткани с более или менее выраженными признаками органогенеза. Добавочный хвост содержал

сравнительно слабо развитый нервный тяж, имеющий свое основание в трансплантате, параллельно нервному тяжу осевой скелет в форме цилиндра и сегментальную мускулатуру.

Группа 3. В этой группе я имел 20 подопытных аксолотлей в возрасте 6—7 мес., которым в плавник хвоста произведена трансплантация центральной нервной системы от аксолотлей того же возраста. Операция была проведена 7—8 февраля 1948 г. Три аксолотля пали преждевременно. Спустя 3 мес. после операции в области трансплантата было обнаружено интенсивное разрастание тканей. Через 5 мес. после операции материал подвергся фиксации. Большинство кусочков поступило на гистологическую обработку. При ощупывании иглой в области трансплантата можно было легко убедиться в наличии в этом месте хрящевой ткани. В 2 случаях я, путем простого рассечения тканей, извлек из области трансплантата хрящевые образования. В одном случае хрящ был представлен пластинкой размером 3×5 мм, во втором случае извлеченный хрящ имел в качестве основания пластинку примерно тех же размеров и над ней располагалась как бы дуга, напоминающая дугу позвонка. Результаты этой серии опытов на сравнительно большом материале подтверждают экспериментальные данные предыдущей моей работы (6).

К объяснению наблюдаемых в опыте явлений можно подойти с двух позиций.

1. В соответствии со взглядами Равен и Стон (10-14) можно допустить, что в моих опытах трансплантат являлся источником клеточного материала для развития хряща.

2. Трансплантат являлся индуктором по отношению окружающих его тканей, как это было обосновано в моих работах.

С целью дальнейшей проверки, какое из высказанных предположений соответствует действительности, я решил провести специальные опыты, используя рентгеновские лучи для подавления в тканях регенеративной, а следовательно, и формообразовательной способности.

Серия II. Гомопластическая трансплантация центральной нервной системы в плавник хвоста аксолотля, подвергнутого рентгенизации.

Под опыт поступило 7 аксолотлей в возрасте около 1 года. В конце декабря 1947 г. хвосты всех аксолотлей подверглись рентгенизации, получая два раза по 3500 г в сеанс. Доза 7000 г достаточна для полного подавления регенерационной способности органа (15). 2 января 1948 г. в плавник хвоста произведена трансплантация центральной нервной системы от аксолотлей в возрасте 6—7 мес., не подвергавшихся рентгенизации. Материал зафиксирован через 4—5 мес. после операции. Подавление регенерационной способности во всех случаях было проверено ампутацией кончика хвоста. В опыте разрастание тканей в области трансплантата отсутствовало. При гистологическом исследовании, в основном, была обнаружена одна и та же картина. Трансплантат во всех 7 случаях имел типичный вид. Со стороны окружающих тканей реакции не было или она была выражена лишь в очень незначительном сгущении клеток около трансплантата. Признаков образования хряща ни в одном случае не обнаружено.

Серия III. Гомопластическая трансплантация центральной нервной системы, подвергавшейся рентгенизации, в плавник хвоста аксолотля.

В середине мая несколько аксолотлей-доноров подверглись рентгенизации (доза 7000 г). 23 мая 1948 г. 20 аксолотлям, не бывшим под рентгеном, в плавник хвоста произведена трансплантация кусочка центральной нервной системы аксолотлей, подвергавшихся рентгенизации. Несколько рентгенизированных аксолотлей были оставлены для проверки у них регенерационной способности. От аксолотлей-доноров плечевой пояс (мускулатура и скелет) был подсажен под кожу хвоста другим

аксолотлям. Необходимость этих трансплантаций вытекала из работы Л. Д. Лиознера (8). В контрольном опыте как при ампутации хвоста рентгенизированных аксолотлей, так и после трансплантации плечевого пояса аксолотля-донора регенерация органа отсутствовала.

В опыте примерно через месяц можно было обнаружить в области трансплантата явное разрастание тканей почти во всех случаях. Спустя полтора месяца я у 3 аксолотлей вырезал часть плавника, содержащего трансплантат. В одном случае, путем препаровки, я из плавника выделил изогнутую хрящевую пластинку. В 2 случаях плавник подвергся гистологической обработке. На препаратах в обоих случаях был обнаружен трансплантат, а около трансплантата имело место развитие хрящевой ткани.

Последние две серии опытов свидетельствуют о том, что второе из приведенных выше объяснений экспериментальных данных первой серии опытов соответствует действительности.

Экспериментальный же материал всей этой работы подтверждает выдвинутое мною положение, что центральная нервная система является ведущим индуктором при развитии осевого скелета и соматической мускулатуры в эмбриогенезе.

Львовский государственный  
медицинский институт

Поступило  
28 VII 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Т. А. Беднякова, ДАН, 56, № 9 (1947). <sup>2</sup> Т. А. Беднякова, ДАН, 57, № 8 (1947). <sup>3</sup> М. И. Ефимов, ДАН, 58, № 8 (1947). <sup>4</sup> М. И. Ефимов, ДАН, 59, № 3 (1948). <sup>5</sup> М. И. Ефимов, ДАН, 59, № 8 (1948). <sup>6</sup> М. И. Ефимов, ДАН, 59, № 9 (1948). <sup>7</sup> Ф. Н. Кучерова, Арх. анат., гист. и эмбр., 14, № 3 (1935). <sup>8</sup> Л. Д. Лиознер, ДАН, 57, № 6 (1948). <sup>9</sup> М. Н. Рагозина, ДАН, 51, № 3 (1946). <sup>10</sup> G. P. Raven, Arch. Ent.-Mech., 125 (1931). <sup>11</sup> G. P. Raven, ibid., 129 (1933). <sup>12</sup> L. S. Stone, J. Exp. Zool., 154 (1926). <sup>13</sup> L. S. Stone, Arch. Ent.-Mech., 118 (1929). <sup>14</sup> L. S. Stone, Anat. Rec., 51 (1932). <sup>15</sup> Э. Е. Уманский, ДАН, 51, № 6 (1946). <sup>16</sup> D. P. Filatow, Anat. Anz., 29, No. 27 (1946). <sup>17</sup> Д. П. Филатов, Русс. зоол. журн., 1, в. 1 (1916). <sup>18</sup> Д. П. Филатов, Тр. по дин. разв., 10 (1935). <sup>19</sup> О. И. Шмальгаузен, ДАН, 23, № 4 (1939).