

ФИЗИОЛОГИЯ

М. И. ЕФИМОВ

**О ФАКТОРАХ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ВРЕМЯ, МЕСТО И ХАРАКТЕР
РАЗВИТИЯ ОСЕВОГО СКЕЛЕТА У АКСОЛОТЛЯ**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 9 X 1950)

Материалы предыдущих моих работ ⁽³⁾ дают основание считать, что развитие осевого скелета в онтогенезе аксолотля осуществляется в результате взаимодействия центральной нервной системы (ц. н. с.) с окружающей мезенхимой, причем ведущая роль в этом процессе принадлежит ц. н. с. Далее я поставил перед собой задачу подойти к раскрытию тех факторов, которые предопределяют время, место и характер закладки осевого скелета у аксолотля.

В филогенезе осевой скелет позвоночных животных в виде позвоночного столба с черепом появляется на смену хорды бесчерепных. В онтогенезе амфибий первоначально в качестве осевого скелета функционирует хорда и только позднее на ее месте развивается позвоночный столб. До появления позвоночного столба, т. е. при наличии еще хорды в качестве осевого скелета, ц. н. с. уже функционирует и имеет связь как с мышечной, так и другими частями организма. Из мезенхимы под действием слуховых пузырьков развиваются слуховые капсулы ⁽⁴⁾ и под действием хорды — паракордалии ⁽¹⁾. Оба эти органогенеза наступают раньше закладки позвоночного столба и других частей черепа и, очевидно, мезенхимные клетки приобретают способность к органогенезу позвоночного столба раньше, чем это выявляется в онтогенезе.

Время наступления органогенеза позвоночного столба и черепа в онтогенезе амфибий, вероятно, определяется переходом ц. н. с. от одной стадии развития к другой, так как время появления позвоночного столба и черепа в филогенезе, вероятно, находится в зависимости от перехода ц. н. с. к новому состоянию. Переход же ц. н. с. от одной стадии развития к другой как в онтогенезе, так и в филогенезе определяется как взаимодействие ц. н. с. с другими частями организма и с окружающей организм средой. После периода органогенеза позвоночного столба и черепной коробки в онтогенезе ц. н. с., так же как и мезенхима, еще в течение длительного времени сохраняют способность при их взаимодействии давать развитие осевого скелета.

В филогенезе позвоночный столб с черепом формировался на месте хорды, приняв на себя ее функцию и взяв на себя дополнительно функцию защиты ц. н. с. В онтогенезе место развития позвоночного столба и черепа определяется ц. н. с. Слуховая капсула развивается около слухового пузырька как следствие того, что слуховой пузырек притягивает к себе мезенхимные клетки.

Развитие осевого скелета в основном протекает так же, как и развитие слуховых капсул. Оба эти образования относятся к текучим закладкам. В моих опытах по гетеротопному развитию осевого скелета было

прослежено сгущение мезенхимных клеток около трансплантата ц. н. с. с последующим развитием из них атипичного осевого скелета.

На основании приведенных данных напрашивается вывод, что место формирования осевого скелета в онтогенезе определяется способностью ц. н. с. притягивать к себе мезенхимные клетки и развивать из них позвоночный столб и череп. Ведущая роль ц. н. с. в определении места развития позвоночного столба в онтогенезе отражает ведущую роль ц. н. с. в определении места развития этих же органов в филогенезе. Позвоночный столб и череп в филогенезе формировался и приобрел определенный характер как система, взявшая на себя определенные функции в организме. Характер развития осевого скелета в онтогенезе находится в зависимости как от ц. н. с., так и от качества мезенхимных клеток. Разные части ц. н. с. посылают неоднородные воздействия к мезенхимным клеткам и тем самым предопределяют развитие неоднородных частей осевого скелета. Мезенхимные клетки способны отвечать на действие ц. н. с. только на определенной стадии онтогенеза.

Все затронутые здесь вопросы нуждаются в дальнейшей экспериментальной разработке. В данной работе я преследовал цель подойти к раскрытию причин различного исхода взаимодействия с окружающими тканями у ц. н. с. и у вегетативной нервной системы (в. н. с.). Меня, в частности, интересовал вопрос, почему около в. н. с. в отличие от ц. н. с. не происходит развития хрящевой ткани. Указанное различие может иметь свое основание: 1) в различном поведении ц. н. с. и в. н. с.; 2) в различном поведении окружающих их тканей. Для получения ответа на этот вопрос я прибегнул к постановке анализов. Сущность опытов сводилась в пересадке в. н. с. в различные места организма в целях создания контакта ее с различными тканями. В данной работе мною выбрано три места для пересадки в. н. с.: 1—под эпителий, выстилающий грудобрюшинную полость; в данном месте трансплантат находится в условиях, родственных с условиями нормальной жизнедеятельности этой системы. 2 — в плавник хвоста; данное место содержит большое количество мезенхимы, способной к формообразовательному процессу; в этих условиях трансплантат ц. н. с. вызывает около себя развитие атипичного осевого скелета. 3—в денервированный остаток хвоста; в данном случае трансплантат, имея контакт с ампутированной раневой поверхностью, соприкасается с клетками, активными к формообразовательному процессу. Трансплантат ц. н. с. в этих условиях заменил роль ц. н. с. хозяина и восстанавливал у остатка хвоста способность к регенерации.

Опыты были проведены на аксолотлях среднего возраста (7—10 месяцев). Животные содержались в аквариумах и кормились мясом. Вырезаемые кусочки ткани фиксировались в жидкости Ценкера с последующей заливкой в парафин, затем изготавливались серийные срезы. Окраска проводилась тионином и по Маллори. Узлы в. н. с. у аксолотля макроскопически невидимы, в связи с чем я был вынужден пересаживать их вместе с окружающими их тканями. В качестве трансплантата мною брались: 1) отдел брыжейки кишечника, содержащей солнечное сплетение (трансплантат № 1), 2) грудная аорта (трансплантат № 2). Всего было проведено три серии опытов.

Серия I. Трансплантаты №№ 1 и 2 подсаживались под эпителий, выстилающий грудобрюшинную полость. Местом пересадки служил средний участок внутренней стороны боковой стенки туловища. Трансплантаты помещались на расстоянии около 1 см друг от друга. 10 X 1949 г. было оперировано 7 аксолотлей. С 13 XII по 23 III 1950 г. 4 аксолотля пали. Боковая стенка их была вырезана и подвергнута гистологическому исследованию. 26 III 1950 г. оставшиеся 3 аксолотля подверглись фиксации. В месте пересадки разрастание тканей не отмечается. Гистологической обработке подверглись 7 кусочков, причем каждый из них содержал оба трансплантата.

Серия II. Трансплантаты №№ 1 и 2 подсаживались в плавник хвоста. Трансплантаты помещались в верхний плавник средней части хвоста на расстоянии 1 см друг от друга. В одном случае трансплантаты пересажены в одно место. 1 X 1949 г. было оперировано 8 аксолотлей. Три аксолотля погибли преждевременно, 26 III 1950 г. у пяти аксолотлей участки плавников, содержащие трансплантат, подвергнуты фиксации. В области трансплантата было отмечено незначительное утолщение плавника. Гистологической обработке подвергнуто 9 кусочков. Из них: 4 содержали трансплантат № 1, 4 — трансплантат № 2 и один — оба трансплантата.

Серия III. Трансплантаты подсаживались в денервированный остаток хвоста. Методика денервации хвоста описана в моей работе (5). Трансплантат № 1 помещался в верхнюю часть мускулатуры, трансплан-

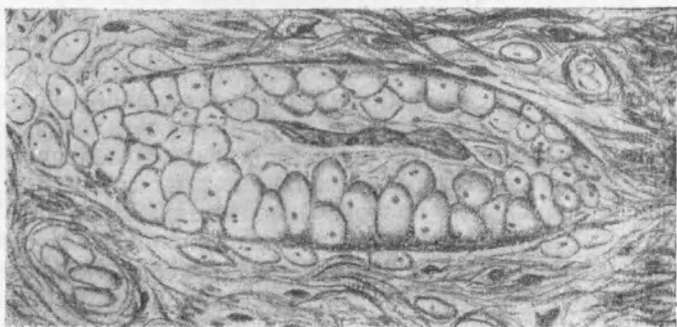


Рис. 1. Узел в. н. с. Зарисовка, $\times 970$

тат № 2 — в нижнюю. Оба трансплантата принимали участие в образовании ампуционной раневой поверхности. 6 X 1949 г. было оперировано 5 аксолотлей. 26 III 1950 г. кусочки плавника, содержащие трансплантаты, были вырезаны и подвергнуты фиксации. В области трансплантата имелось утолщение плавника. В регенерате признаков закладки осевых органов не было. Было подвергнуто обработке 5 кусочков с трансплантатом № 1 и 5 кусочков с трансплантатом № 2.

Во всех сериях состояние трансплантатов в основном было однотипно. Большую часть трансплантата № 1 составляют соединительнотканые волокна и клетки. Клетки располагаются диффузно, но местами образуют скопления. В ряде случаев как внутри трансплантата, так и около трансплантата возникли полости. В значительном количестве случаев внутри трансплантата имеются каналцы, очевидно, каналцы поджелудочной железы. Около трансплантата иногда располагается жировая ткань. В некоторых трансплантатах обнаружено скопление клеток, имеющих фиолетовую окраску по Маллори, с крупными пузырьвидными ядрами, слабо окрашенными, внутри которых отчетливо видны 1—2 ядрышка. Характер окраски и тип строения ядра дает основание считать, что это есть нервные клетки узла в. н. с. Внутри трансплантата встречаются в значительном количестве кровесные сосуды, наполненные клетками крови. Трансплантат № 2 в ряде случаев сохранил свою типичную форму трубки. Стенка аорты состоит из соединительных волокон и клеток. Клетки местами образуют скопления. Внутри трансплантат в ряде случаев обнаружил комплексы клеток, которые, по описанным выше признакам, приняты за нервные клетки узлов в. н. с. Трансплантаты имеют хорошее кровоснабжение и около них иногда встречается жировая ткань.

Состояние тканей, окружающих трансплантат, в различных сериях было различное. В I серии опытов каких-либо изменений в тканях, окру-

жающих трансплантат, не обнаружено. Во II серии опытов около трансплантатов в большем или меньшем количестве произошло образование соединительнотканых волокон. Только в одном случае, где оба трансплантата находились вместе, около них развился небольших размеров хрящик. В III серии опытов около трансплантата № 1 в двух случаях, а около трансплантатов № 2 во всех случаях развилась хрящевая ткань (см. рис. 1).

В приведенных опытах хрящевая ткань развивалась около трансплантатов. По этим признакам у них выявляется сходство с трансплантатом слизистой органа обоняния (2) и ц. н. с. и отличие от трансплантатов кусочков печени и мышц, у которых хрящевая ткань развивалась внутри трансплантата.

Из приведенных данных можно сделать вывод, что развитие хрящевой ткани около трансплантатов №№ 1 и 2 произошло как следствие наличия в них узлов в. н. с. Узлы в. н. с. по типу своего действия на окружающую мезенхиму приближаются к слизистой органа обоняния. Около обоих трансплантатов развитие хряща происходит только в том случае, когда окружающая их мезенхима находится в активном состоянии, в то время как ц. н. с. способна вызвать этот процесс и тогда, когда окружающая ее мезенхима находится в состоянии относительного покоя. Это различие, возможно, имеет свое основание в том, что ц. н. с. содержит большое количество нервных клеток. В пользу высказанного положения свидетельствует, в частности, случай развития хряща во II серии опытов, когда трансплантаты №№ 1 и 2 находились вместе. Характер действия узлов в. н. с. на окружающую мезенхиму иной, чем у спинного мозга, так как они не в состоянии были обеспечить закладку осевых органов регенерата.

Около узлов в. н. с., в отличие от ц. н. с., развитие хрящевой ткани в онтогенезе не происходит, очевидно, вследствие того, что их окружают различные ткани. Переход ц. н. с. в стадию развития, в которой она определяет органогенез осевого скелета, возможно, находится в зависимости от увеличения количества нервных клеток, определяющих силу действия ц. н. с. на окружающие ее ткани. Место развития позвоночного столба, очевидно, определяется не только местом положения ц. н. с., но и наличием на близком расстоянии от нее активной мезенхимы. Различные отделы нервной системы (головной мозг, спинной мозг, узлы в. н. с.) по своему характеру действия на мезенхиму неодинаковы.

Киргизский государственный
медицинский институт

Поступило
3 X 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Н. Беднякова, ДАН, 56, № 9 (1947); 57, № 8 (1947). ² М. И. Ефимов, ДАН, 58, № 9 (1947). ³ М. И. Ефимов, ДАН, 59, № 9 (1948); 64, № 5 (1949); 65, № 5 (1949); 71, № 4 (1950); 71, № 5 (1950). ⁴ Д. П. Филатов, Рус. зоол. журн., 1, в. 1 (1916). ⁵ М. И. Ефимов, ДАН, 76, № 1 (1950).