

Г. Л. БРАУДЕ

**ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ ЯДЕР В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ  
ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТОЙ МУСКУЛАТУРЫ КРОЛИКА**

*(Представлено академиком К. И. Скрябиным 16 VII 1951)*

В настоящем сообщении излагаются наблюдения, связанные с мало разработанным вопросом миогенеза. Авторы, прослеживавшие развитие мышечных закладок и, в частности, изменение ядер в этих закладках, указывают, что ядра, первоначально слабо воспринимающие окраску, позднее начинают воспринимать ее сильнее (<sup>1</sup>, <sup>2</sup>); это указание явно свидетельствует об изменении физиологического состояния ядер. Однако более точные данные о времени указанного изменения и о его ходе отсутствуют. Получение таких данных весьма желательно, так как они должны способствовать созданию правильного представления о роли ядер в миогенезе. Автором была поставлена задача проследить: 1) когда происходит изменение ядер в закладке спинной мускулатуры кролика и 2) в какой последовательности разные ядра этой закладки подвергаются указанному изменению.

Работа проводилась с зародышами, полученными от самок кроликов породы шиншилла. Прослежены закладки спинной мускулатуры у зародышей вплоть до возраста в 15,5 суток, т. е. того возраста, который непосредственно предшествует времени формирования мышечных трубочек. Возраст зародышей отсчитывался от момента оплодотворения (который принимается отстоящим от момента покрытия самки на 12 час. (<sup>3</sup>)). Фиксаторы — Ценкер или сулема с уксусной кислотой; заключение — в парафин; толщина срезов — 7—8  $\mu$ ; окраска — железным гематоксилином по Гейденгайну и иногда другими красками. Приводимым ниже описаниям гистологических картин мышечных закладок сопутствуют краткие описания некоторых характерных внешних признаков зародыша, позволяющие оценить общий уровень развития зародыша (<sup>4</sup>).

Мои наблюдения подтверждают указания авторов (<sup>2</sup>, <sup>5</sup>), что в ранних мышечных закладках ядра имеют вытянутую вдоль длинной оси зародыша овальную форму и отличаются тонкой хроматиновой сетью; благодаря последнему обстоятельству они кажутся относительно светлыми (<sup>1</sup>). Описанные картины встречаются у кроличьих зародышей в возрасте 9,5—11 суток. В этом возрасте зародыши имеют хорошо выраженные жаберные дуги, закладки конечностей в виде сначала складок, затем бугорков и ясно выраженную метамерию, чему соответствует наличие в закладке туловищной мускулатуры разделения на миотомы. К описанию ядер мышечных закладок, приведенному выше, следует добавить, что светлые вытянутые ядра группируются преимущественно в средней области миотома, в передней же и задней его областях (считая вдоль длинной оси зародыша), наряду с вытянутыми ядрами, имеются также более или менее округлые, сравнительно темно красящиеся ядра, кото-

рые следует рассматривать как формы, предшествующие вытянутым ядрам.

Уклонение от описанных картин появляется у зародыша в возрасте около 12 суток. К этому возрасту произошло почти полное зарастание 3 и 4-й жаберных дуг, конечности имеют вид лопаточек, и метамерия начинает исчезать (что выражается в распаде дерматома). Среди светлых вытянутых ядер миотома, на препаратах, окрашенных железным гематоксилином по Гейденгайну, теперь наблюдается некоторое количество вытянутых ядер, выделяющихся своей относительно темной окраской. Эти ядра поодиночке разбросаны среди светлых вытянутых ядер.

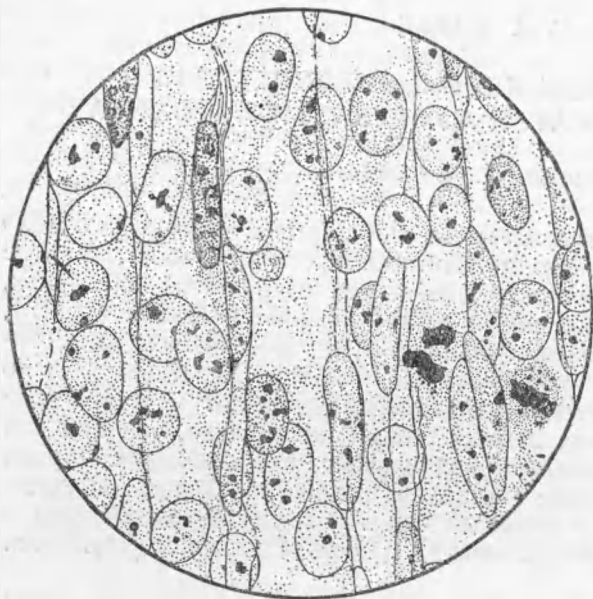


Рис. 1. Участок закладки *m. longissimus dorsi* зародыша кролика в возрасте 14,5 суток

По общей форме они сходны с последними, однако иногда контуры их представляются несколько менее правильными. Относительно темная окраска описываемых ядер легко теряется при неосторожной дифференцировке квасцами. У зародыша в возрасте 13,5—14,5 суток полностью исчезли 3 и 4-я жаберные дуги, идет формирование среднего уха, в конечностях уже обособлены 2 отдела. Метамерия в области закладки будущей неметамерной спинной мускулатуры (*mm. longissimi dorsi*) исчезла, вследствие чего в этой области начинают устанавливаться новые отношения. Длинные оси вытянутых ядер располагаются теперь не параллельно длинной оси зародыша, а под углом к ней, в направлении будущих мышечных волокон. Исчезли обособленные области, где преимущественно группировались вытянутые и более или менее округлые ядра; теперь оба рода ядер могут быть найдены рядом друг с другом в любом участке мышечной закладки. У 13,5-суточного зародыша все ядра расположены близко друг от друга, у 14,5-суточного зародыша заметно некоторое разрыхление закладок *mm. long. dorsi*, причем в плазме появляются «оптически пустые»<sup>(1)</sup> пространства. После наступления разрыхления закладки удается четко проследить связь между вытянутыми ядрами и фибриллами: все вытянутые ядра располагаются по ходу фибрилл, тесно прилегая к ним; более или менее округлые ядра группируются преимущественно в промежутках между рядами вытянутых ядер. Как и у 12-суточного зародыша, у зародышей в возрасте 13,5—14,5 суток вытянутые ядра красятся железным гематоксилином двояко: большинство — относительно светло, меньшинство — более или менее темно (см. рис. 1). Количество темно красящихся ядер с возрастом постепенно увеличивается, у зародыша в 14,5 суток их больше, чем у зародыша в 13,5 суток; с возрастом увеличивается стойкость окраски этих ядер к квасцам.

Зародыш в возрасте 15,5 суток вступил уже в собственно предплодный период развития<sup>(4)</sup>; его облик значительно изменился по сравнению с таковым в возрасте 14,5 суток: идет формирование ушной рако-

вины, на конечностях началось образование пальцев, имеются закладки вибрисс на губах. В любом участке мышечной закладки описываемого зародыша можно, как и раньше, обнаружить и вытянутые и более или менее округлые ядра; в то же время, однако, общий характер закладки значительно отличается от такового предшествующего возраста. Закладка стала более рыхлой. Фибриллы, вдоль которых располагаются вытянутые ядра, пробегают нередко довольно широкими пучками. Обращает на себя внимание далее то обстоятельство, что форма вытянутых ядер приближается к палочковидной, тогда как у зародышей более раннего возраста она может уклоняться в сторону веретеновидной (ср. рис. 1 и 2).

Все до сих пор перечисленные признаки связаны с начавшимся формированием мышечных трубочек.

Наконец, наиболее разительная перемена заключается в том, что очень сильно возросло число темно красящихся вытянутых ядер при одновременном уменьшении числа светлых вытянутых ядер. Вся мышечная закладка после окраски железным гематоксилином Гейденгайна представляется испещренной темными вытянутыми ядрами. Благодаря этому обстоятельству, а также сравнительно большой разрыхленности мышечной закладки последняя

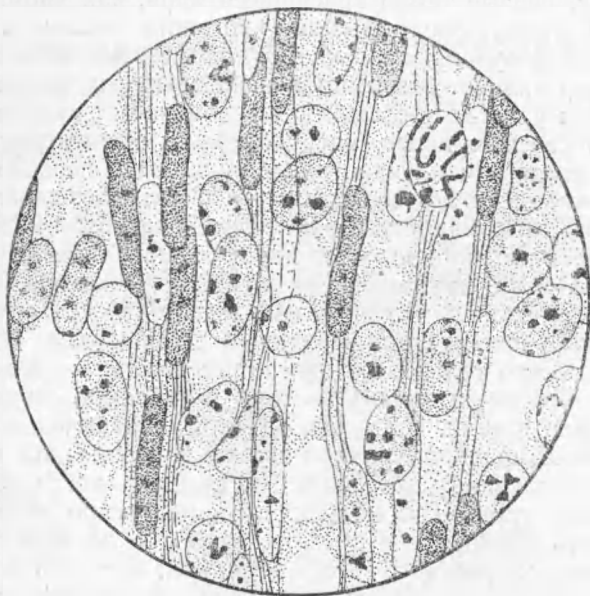


Рис. 2. Участок закладки *m. longissimus dorsi* зародыша кролика в возрасте 15,5 суток

имеет характерный, несколько неупорядоченный вид (см. рис. 2). Следует отметить, что при прогрессивных окрасках гематоксилином, а также по Маллори не наблюдается резкой разницы в окраске двух категорий вытянутых ядер; поэтому срезы, окрашенные указанными способами, значительно отличаются по своему виду от срезов, окрашенных железным гематоксилином по Гейденгайну.

Можно думать, что только что описанная характерная стадия развития мускулатуры имеет место не только в онтогенезе кролика, но также в онтогенезе других млекопитающих; сходные картины я видела в мышечных закладках зародыша свиньи, морфологический уровень развития которого был близок к таковому кролика в возрасте 15,5 суток.

Насколько мне известно, в литературе нет упоминаний (кроме отдельных намеков (1, 6)) о прохождении мышечными закладками млекопитающих стадии, подобной стадии кроличьего зародыша 15,5 суток. Мне представляется, что отсутствие таких упоминаний следует объяснить кратковременностью этой стадии, вследствие чего она могла остаться необнаруженной: спустя 12 час., т. е. у зародыша кролика в возрасте 16 суток, в закладках *mm. long. dorsi*, а также ряда других мышц уже достаточно четко выражены те компоненты, появление которых только подготавливалось в возрасте 14,5—15,5 суток: 1) мышечные трубочки и 2) расположенная между ними протоплазматическая сеть с округлыми ядрами. Все темно окрашенные ядра, наблюдаемые в мышечных закладках в возрасте после 16 суток, приурочены к мышечным трубочкам. Отметим, что сопоставление изложенных морфологических данных с дан-

ными о рефлекторных сокращениях развивающейся мускулатуры (7) показывает совпадение времени появления мышечных трубочек со временем, когда впервые становятся возможными сокращения мышечных закладок.

По вопросу о значении появления в мышечных закладках темно красящихся ядер могут быть высказаны пока лишь предварительные соображения. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что появление темно красящихся ядер предшествует в онтогенезе появлению поперечно исчерченных фибрилл. Первые поперечно исчерченные фибриллы мне удалось наблюдать у зародыша кролика в возрасте 12,5 суток, первые темно красящиеся ядра, как упоминалось, в возрасте около 12 суток. Заслуживают внимания далее картины, наблюдаемые у 15,5-суточного зародыша, т. е. тогда, когда количество темно красящихся ядер сильно возросло: в некоторых из вытянутых темно окрашенных ядер удается проследить чередование относительно темных и относительно светлых полос, расположенных перпендикулярно длинной оси ядра, благодаря чему ядро представляется поперечно исчерченным. Эта исчерченность точно совпадает по своим масштабам с поперечной исчерченностью миофибрилл, однако не производит впечатления простого просвечивания фибрилл через ядро: от описываемых картин остается впечатление более интимной связи ядра и фибрилл. В литературе существует точка зрения, что ядра принимают непосредственное участие в формировании поперечно исчерченных миофибрилл (8-10). Есть основания считать, что только что описанные факты, а также отмеченный выше факт тесной связи вытянутых ядер и фибрилл, свидетельствуют в пользу этой точки зрения. Было бы, однако, неправильным предполагать, что только темно красящиеся ядра имеют значение для возникновения поперечной исчерченности фибрилл. На стадиях, когда в мышечной закладке еще мало темно красящихся ядер, поперечно исчерченные фибриллы могут быть обнаружены в таких участках закладки, где темно окрашенных ядер совсем нет; зато в участках, где есть поперечно исчерченные фибриллы и нет темно окрашенных ядер, всегда могут быть обнаружены светлые вытянутые ядра, тесно прилегающие к фибриллам. Таким образом, если правильна точка зрения о непосредственном участии ядер в миофибриллогенезе, следует допустить, что в этом процессе играют роль не только темно красящиеся, но вообще все вытянутые ядра, прилегающие к фибриллам.

Согласно изложенному можно истолковать способность части вытянутых ядер сильно краситься железным гематоксилином как крайнее выражение сдвига в физиологическом состоянии ядер, принимающих участие в формировании поперечно исчерченных фибрилл.

Поступило  
5 V 1951

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> V. K. Schmidt, Zs. mikrosk.-anat. Forsch., 8 (1927). <sup>2</sup> I. G. Weed, Zs. Zellforsch. u. mikrosk. Anat., 25 (1937). <sup>3</sup> О. В. Красовская, Развитие яйца кролика и роль его в происхождении тератом, Диссертация, М., 1946. <sup>4</sup> Г. А. Шмидт, ДАН, 80, № 1 (1951). <sup>5</sup> Ch. R. Bardeen, Hopkins Hospital Reports, 9 (1900). <sup>6</sup> E. Y. Carey, Journ. Morphology, 37 (1922). <sup>7</sup> А. А. Волохов, Закономерности онтогенеза нервной деятельности, М., 1951. <sup>8</sup> С. А. Усов, Гистогенез мускулатуры у *Bombux mori*, Н. К. З. Моск. центр. шелководная станция, Кабинет гистол. и эмбр., 1, в. 4, 1926. <sup>9</sup> C. McGill, Anat. Rec., 4 (1910). <sup>10</sup> V. K. Schmidt, Zs. mikrosk.-anat. Forsch., 20 (1930).