

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. И. ЕФИМОВ

**О МЕХАНИЗМЕ ДЕЙСТВИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ
НА ОКРУЖАЮЩУЮ ЕЕ МЕЗЕНХИМУ ПРИ ЗАКЛАДКЕ
ОСЕВОГО СКЕЛЕТА В ОНТОГЕНЕЗЕ У АКСОЛОТЛЯ**

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 12 XI 1951)

В ряде предшествующих работ ⁽¹⁾ мною было обосновано положение о ведущей роли центральной нервной системы (ц. н. с.) в процессе развития хрящевого осевого скелета у позвоночных животных в онтогенезе. Данное положение базируется на специально проведенных опытах по гетеротопному развитию атипичного хрящевого осевого скелета трансплантата ц. н. с. При изучении механизма действия трансплантата ц. н. с. на окружающую его мезенхиму мне не удалось обнаружить в трансплантате особых веществ, действующих на мезенхиму.

На основе гистологического изучения подопытного материала и литературных данных я пришел к заключению, что активность трансплантата ц. н. с., выявляющаяся в ее действии на окружающую его мезенхиму, связана с тем, что нервные клетки внутри трансплантата сохраняют полностью свою жизнедеятельность и дают рост нейритов.

В данной работе передо мной встала задача подойти к изучению этого же вопроса, т. е. вопроса о механизме действия ц. н. с. на окружающую ее мезенхиму, но уже в процессе закладки осевого скелета в онтогенезе.

Работа велась в двух направлениях: 1) путь обнаружения в ц. н. с. особых веществ, активно действующих на мезенхиму в период формирования осевого скелета; 2) путь гистологического изучения ц. н. с. в период закладки осевого скелета.

Серия I. В данной серии работа велась первым путем. Опыт ставился в определенной последовательности. Вся личинка или извлеченная из нее ц. н. с. растиралась в ступке. В ступку одновременно помещалось 5 личинок или 5 ц. н. с. К образовавшейся массе добавлялось несколько капель воды и она переносилась в маленький фарфоровый желобок. Затем в этот желобок добавлялось несколько капель крови аксолотля. Кровь образовывала сгусток, в который составной частью входила лежащая на дне желобка масса. Сгусток крови подсушивался и разрезался на 3 кусочка, которые затем пересаживались под кожу плавника аксолотля.

Данная серия включала 5 групп, отличавшихся друг от друга возрастом донора: в 1-й группе — личинки, только что вышедшие из яичевых оболочек; во 2-й группе — личинки в возрасте 15 дней; в 3-й группе — 30 дней; в 4-й группе — 45 дней; в 5-й — 60 дней. Для опыта брались в 1-й и 2-й группах личинки целиком, в остальных группах только ц. н. с. В 1-й и 2-й группах было произведено по 12 пересадок, в 3—4-й группах — по 9 пересадок, в 5-й группе — 19 пересадок.

Операции проведены в конце марта 1950 г. В послеоперационном периоде можно было наблюдать медленное рассасывание трансплантата при отсутствии разрастания тканей в этой области. 23 VIII 1950 г. материал был подвергнут фиксации. Гистологическому обследованию подверглось 50 кусочков, примерно поровну от каждой группы. Срезы окрашивались выборочно по Ван-Газону. Гистологическая картина во всех случаях в основном была однотипна. Можно было обнаружить в большей или меньшей степени выраженные следы трансплантата и следы воспалительной реакции тканей, окружавших трансплантат. Признаков развития атипичного осевого скелета около трансплантата ни в одном случае не обнаружено.

Отрицательный результат данной серии опытов свидетельствует о том, что или ц. н. с. на окружающую мезенхиму действует не через выработку и выделение особых веществ, или для выявления этих веществ требуются более тонкие методы исследования.

Серия II. В данной серии работа велась по второму пути. Для гистологического исследования осевых органов аксолотля были зафиксированы аксолотли в возрасте 1, 5, 10, 15, 30, 45, 60 дней. Обработка аксолотлей каждой группы велась двумя способами. В одном случае фиксация аксолотлей производилась в жидкости Ценкера с последующим окрашиванием парафиновых серийных срезов по Маллори. В другом случае аксолотли фиксировались в нейтральном формалине, серебрились по Бильшовскому — Буке, заливка велась в парафин.

Проведенным исследованием выявлено, что формирование осевого скелета у аксолотля осуществляется в течение нескольких месяцев. У аксолотля в возрасте 2 мес. как черепная коробка, так и позвоночный столб далеко еще не закончили своего формирования. Закладке осевого скелета предшествуют довольно сильные изменения ц. н. с., сопровождающие также его формирование и протекающие в определенной форме и последовательности. Изменения ц. н. с. идут по пути разделения ее на три слоя: на внутренний — эпендимный слой, средний — ядерный или плащевой слой и наружный — безъядерный слой или краевую вуаль. В безъядерном слое прорастают нейриты нейронов, развитие которых приводит к формированию проводящих путей ц. н. с. и тем самым предопределяет последующее деление стенки нервной трубки на белый мозг, состоящий из проводящих путей ц. н. с., и серый мозг, содержащий нейроны. Нейроглиальные элементы имеются в обоих отделах мозга. Раньше всего эти изменения наступают в головном мозгу, затем они переходят на спинной, причем чем ближе отдел спинного мозга лежит к головному, тем раньше в нем наступают эти изменения.

В течение первых 15 дней жизни личинки отделы ее ц. н. с. находятся на различной стадии дифференциации. В головном мозгу и в участке спинного мозга, примыкающего к головному, стенка нервной трубки разделена на ядросодержащую и безъядерную часть. Последней принадлежит пока еще $\frac{1}{4}$ или $\frac{1}{5}$ часть всей толщины стенки. Чем дальше отдел спинного мозга от головного, тем меньшую часть в нем занимает безъядерный отдел. В хвостовой части спинного мозга разделение нервной трубки на ядросодержащую и безъядерную еще не наступило. В этот период можно наблюдать гистогенез следующих хрящевых закладок: трабекул, парахордалий, слуховых капсул, хрящей обонятельных капсул. Все эти хрящевые закладки на данной стадии еще не срослись между собой. Признаки развития хряща в месте закладки позвоночного столба отсутствуют (см. рис. 1 на вклейке).

У 30-дневной личинки в ц. н. с. соотношение между безъядерной и ядросодержащей частями резко изменилось. В головном отделе и в первой трети спинного мозга безъядерная часть стенки нервной трубки равна ядросодержащей части, а местами даже больше ее. В средней трети спинного мозга безъядерная часть в 2 раза, а в последней трети в 3—4

раза тоньше ядросодержащей части. Трабекулярные хрящи в передней части соединились друг с другом и образовали межсосовую пластинку. Хрящи обонятельных капсул срослись с передними концами трабекул. Задними своими концами трабекулярные хрящи срослись с парахордалиями. Произошла закладка хрящей в склере глазных яблок. Слуховые капсулы увеличились в размерах и срослись с парахордалиями. Парахордалии срослись друг с другом и совместно со слуховыми капсулами образовали основание и боковые стенки черепной коробки. В жаберном отделе туловища хорошо развита верхняя хрящевая дуга позвонка, охватывающая ц. н. с. и упирающаяся своими незамкнутыми концами в хорду. В этом месте появляются первые признаки развития хряща вокруг хорды в виде хрящевого кольца. Хрящевая дуга над ц. н. с. развита на протяжении всего туловища, только ее толщина убывает от головы к хвосту. В проксимальной половине хвоста верхняя дуга позвонка в верхней своей части не замкнута, а в дистальной ее половине имеются лишь самые первые признаки развития хряща. В этих местах и соотношение между безъядерной и ядросодержащей частью ц. н. с. равно 1 : 4. Первые признаки хряща при закладке позвонков появляются около нижней части боковых сторон ц. н. с., т. е. там, где раньше всего появляется безъядерная часть стенки ц. н. с. (см. рис. 2).

У личинки в возрасте 2 мес. соотношение между безъядерной и ядросодержащей частями стенки ц. н. с. в разных отделах различно, причем эти изменения колеблются между соотношением 1 : 1 до соотношения 2,5 : 1. Осевой скелет в этом возрасте приобретает ряд новых особенностей. В передней части хрящевой коробки сильнее развиты хрящи обонятельных капсул. В отделе слуховых капсул, расположенных ближе к парахордалиям, заложившиеся хрящи создали над ц. н. с. верхний свод, завершая ее окружение со всех сторон. Впереди этого свода лежит еще значительный участок головного мозга, не имеющий хрящевой крыши и основания. Над спинным мозгом по всему его протяжению произошла закладка верхних хрящевых дуг позвонков. Около хорды образовались хрящевые кольца. Эти хрящевые кольца располагаются на тех участках, которые лежат между дугами позвонков. В том месте, где над хордой лежит верхняя дуга позвонка, там хрящ располагается на хорде только с нижней ее стороны или внутри ее.

Приведенные материалы свидетельствуют о том, что дифференциация стенки ц. н. с. на безъядерную и ядросодержащую идет от головного конца к хвостовому. В спинном мозгу она начинается с нижней части боковых стенок трубки. В такой же последовательности происходит закладка осевого скелета. Во всех случаях развитие хряща было только в тех местах, где уже произошла указанная дифференциация ц. н. с. Есть все основания считать, что эти два процесса не только следуют один за другим, но и находятся в причинной зависимости. Вслед за делением стенки ц. н. с. на безъядерную и ядросодержащую части в безъядерной части происходит развитие нейритов нейронов, из которых формируются проводящие пути ц. н. с. О времени формирования проводящих путей ц. н. с. у аксолотля можно сказать следующее. При обработке аксолотлей по Бильшовскому в модификации Буке удалось выявить проводящие пути ц. н. с. как в головном, так и в спинном мозгу у личинок в возрасте 45 дней (см. рис. 3). У аксолотлей 30 дней и моложе этого получить не удалось, но работа в этом направлении продолжается.

Выше мною было указано, что развитие атипичного осевого скелета около трансплантата ц. н. с. находится в причинной связи с ростом нейритов нейронов в трансплантате. Одновременно с этим мною в одной из работ было доказано, что взаимоотношения ц. н. с. с окружающими ее тканями при ее трансплантации и в онтогенезе сходны. В данной работе при изучении формирования осевого скелета около ц. н. с. в онтогенезе мною по существу обнаружена та же картина, т. е. рост нейритов

нейронов в ц. н. с. с последующей закладкой около нее осевого скелета.

Приведенные материалы дают основание считать, что в онтогенезе закладка и развитие осевого скелета находятся в зависимости от дифференциации ц. н. с. или от развития в ней проводящих путей.

Развитие же проводящих путей или рост нейритов нейронов определяется наследственной основой организма и теми взаимоотношениями, которые организм имеет с окружающей его средой. Наследственная основа организма определяет развитие связей между отдельными частями организма, лежащих в основе безусловной рефлекторной деятельности организма. Взаимодействие организма с окружающей его средой определяет развитие связей, лежащих в основе условной рефлекторной деятельности. Между этими двумя формами рефлекторной деятельности, согласно учению И. П. Павлова, не существует пропасти и условные рефлексы могут переходить в безусловные.

Дифференциация ц. н. с. у аксолотля протекает при его активной жизнедеятельности во внешней среде и, очевидно, связана с развитием как безусловной, так и условной рефлекторной деятельности организма.

Выдвинутые в данной работе положения находятся в стадии дальнейшей экспериментальной разработки. Полученные предварительные данные полностью их подтверждают. Так, в частности, в одном из опытов мною показано, что позвонки не развиваются в тех частях личинки, в которых предварительно произведено удаление спинного мозга.

Киргизский государственный
медицинский институт

Поступило
2 VI 1951

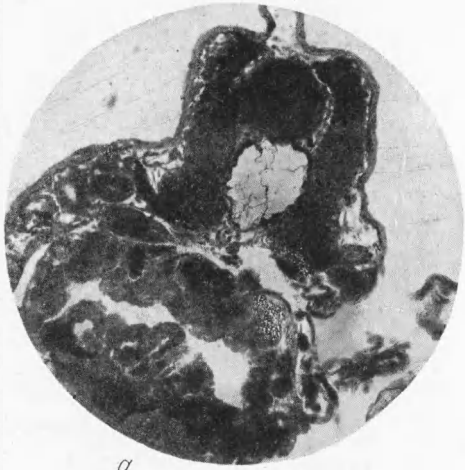
ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

М. И. Ефимов, ДАН, 59, № 9 (1948); 64, № 5 (1949); 65, № 3 (1949); 71, № 5 (1950); 76, № 1 (1951); 76, № 2 (1951).

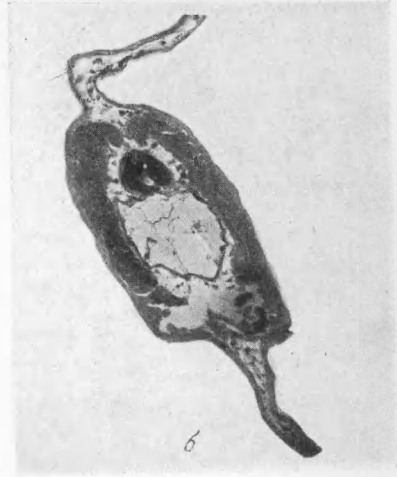
Рис. 1. 10-дневный аксолотль. *а* — туловище на уровне жабр. Безъядерная часть нервной трубки мала. Признаки развития хрящевого позвоночного столба отсутствуют. *б* — хвост в средней части. Дифференциация нервной системы отсутствует и нет признаков закладки позвоночного столба. × 60

Рис. 2. 30-дневный аксолотль. *а* — туловище на уровне жабр. Безъядерная часть нервной трубки равна ядросодержащей. Заложилась верхняя дуга позвонка. *б* — хвост в средней части. Безъядерной части принадлежит $\frac{1}{3}$ нервной трубки. Период формирования верхней дуги позвонка. × 25

Рис. 3. 45-дневный аксолотль. *а* — треть туловища, примыкающая к голове. Видны проводящие пути центральной нервной системы в безъядерной части спинного мозга. *б* — видны проводящие пути центральной нервной системы в безъядерной части продолговатого мозга. × 60

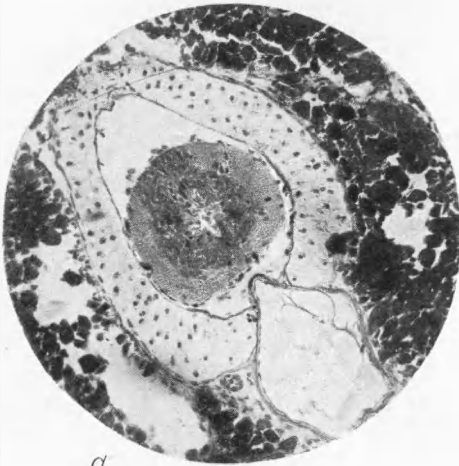


а



б

Рис. 1



а



б

Рис. 2



а



б

Рис. 3