Доклады Академии наук СССР
1955. Том 101, № 5

ЭМБРИОЛОГИЯ

Г. Л. БРАУДЕ

О ФОРМИРОВАНИИ НЕМЕТАМЕРНЫХ СПИННЫХ МЫШЦ У ЗАРОДЫША КОРОВЫ

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 13 I 1955)

До сих пор имеются лишь единичные работы, в которых сколько-нибудь подробно рассматривается формирование неметамерных скелетных мышц из метамерных закладок в онтогенезе высших позвоночных ([9,10,15]). Среди этих работ статья Млодовской ([15]) выделяется постановкой вопроса о роли в указанном процессе мезенхимы не миотомного происхождения; однако Млодовской не удалось сделать свои выводы достаточно убедительными ([7,4]). Между тем решение этого вопроса должно дать возможность составить более полное представление о роли миотомных закладок и мезенхимы ([17,12]) в развитии поперечно-полосатой мускулатуры млекопитающих и птиц.

При исследовании развития спинных мышц кролика автор ([4]) наблюдал картины, подтверждающие выводы Млодовской ([15]). В настоящей работе прослежен ход исчезновения метамерии в закладке длиннейшего мускула спины у зародыша коровы. При этом было уделено внимание топографическим соотношениям мышечных закладок с закладками соседних органов.

Зародыши коровы были собраны на московском мясокомбинате; их возраст определен на основании коллекции датированных зародышей Лаборатории общей и сравнительной эмбриологии Института морфологии животных АН СССР ([19]). Фиксация — жидкостью Ценкера; заливка — в парафин; резка серийная, толщина срезов 8 μ. Окраска — железным гематоксилином Гейденгайна и по тройному методу Маллори.

Проведенные наблюдения показали, что предпосылкой исчезновения метамерии в закладках неметамерных спинных мышц является разрыхление дерматомов, начинающееся, как известно ([2]), в их средних областях; к началу этого процесса зародыш коровы (около 28 суток развития) обладает хорошо сформированными I, II и III жаберными дугами и закладками конечностей в виде вздутий. Примерно против той области дерматома, которая подвергается разрыхлению, наблюдается увеличение толщины миотома и, как следствие этого, некоторое выпячивание последнего по направлению к нервной трубке; выпячивание миотома обусловлено, повидимому, проникновением элементов дерматома в миотомную закладку ([8]). Одновременно происходит и разделение миотомов на верхнюю и нижнюю части, т. е. на закладки дорзальной и вентральной мускулатуры. В дальнейшем будет идти речь лишь о первых.

По мере прогрессирующего разрыхления дерматомов выпячивание миотомов по направлению к нервной трубке становится все более значительным, и у зародыша около 31 суток, у которого уже нет следов дерматомов в прежнем виде, достигает максимума (ср. рис. 1*а*, *б*). Между выпяченными миотомами вдаются «бухты» мезенхи-

мы, склеротомной по происхождению. В это время на I и II жаберных дугах зародыша уже имеются бугорки формирующегося наружного уха, и закладки передней и задней конечностей разделены на проксимальную и дистальную части.

На внутренней поверхности миотома, и особенно в той ее области, которая наиболее близка к нервной трубке, в ходе выпячивания всегда имеются малодифференцированные клеточные элементы (проникающие из дерматома — см. выше), которые постепенно преобразуются в направлении элементов миотомной закладки (ядра их вытягиваются, в них образуются миофибриллы).

Выпячивание свойственно не всем уровням миотомов. В склеротомной мезенхиме у зародыша коровы к 28 суткам развития уже хорошо выражены каудальный (более плотный) и краниальный (более рыхлый) склеротомиты. Выпячивание миотомов наблюдается на тех уровнях, где разница в плотности склеротомитов значительна (начиная примерно от уровня середины ганглиев вниз); выше, где разница в указанной плотности постепенно сглаживается, выпячивание миотомов практически отсутствует.

Верхние, невыпяченные части миотомов увенчиваются не разрушающимися относительно долго (до 31 суток развития включительно) эпителиальными «шапочками» ([2]). Ряд признаков позволяет считать (в отличие от ([2],[13])), что на основе верхних уровней миотомов с указанными «шапочками» формируется медиальный тяж спинной мускулатуры.

Область миотомов, захваченная выпячиванием, на разных своих уровнях обладает разными признаками, а именно:

а) В пространстве между уровнем середины спинальных ганглиев и уровнем, где из нервных корешков формируются нервные стволы соседние миотомы разделены лишь узким слоем неклеточного основного вещества; по мере разрыхления дерматомов и сопутствующего ему выпячивания миотомов через это вещество прорастают, как описано Годлевским ([10]), миофибриллы, существовавшие в миотомах до их выпячивания. Таким образом, в указанном пространстве миотомы, путем соединения своих латеральных слоев, образуют единую цепь.

б) Книзу от уровня, где из нервных корешков формируются нервные стволы, соседние миотомы разделены, уже начиная с 30 суток развития, языками плотной мезенхимы (рис. 1 *г*), сформированными в основном за счет каудальных склеротомитов. С чем связано такое разделение миотомов на описываемых уровнях, пока не ясно. Языки мезенхимы, разделяющие миотомы, являются закладками поперечно-реберных (или, ближе к головному концу зародыша — поперечных) отростков позвонков; заключенные между ними части миотомов являются закладками межпоперечной мускулатуры.

Из описанных разных уровней миотомов только те уровни, где миотомы соприкасаются своими краями, являются основой для сформирования закладок латеральных неметамерных тяжей спинной мускулатуры. У зародыша в возрасте около 32 суток, у которого прогрессировало развитие наружного уха и при наружном осмотре уже не видны метамеры в передней половине тела, исчезают границы, ранее четко прослеживавшиеся между выпяченными миотомами и бухтами мезенхимы ([8]); таким образом, указанные участки обоих родов соединяются в общую полосу (рис. 1 *в*), ширина которой определяется наиболее медиальными точками выпяченных миотомов. Участки полосы, соответствующие миотомам, содержат миофибриллы, и ядра их клеточных элементов вытянуты вдоль длинной оси зародыша; участки, соответствующие бухтам «склеротомной» мезенхимы, содержат клеточные элементы с округлыми ядрами и не содержат миофибрилл. Миофибриллы, образовавшиеся в выпячиваниях миотомов, расположены

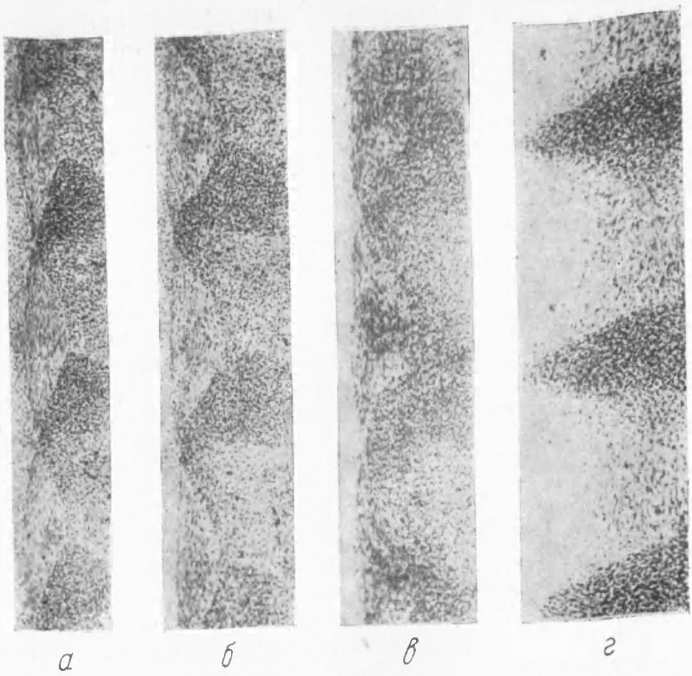


Рис. 1. Зародыши коровы. Фронтальные разрезы через закладки спинной мускулатуры. В каждом случае изображена область слева от нервной трубки. Железный гематоксилин. × 65. *а* — начало 31 суток развития зародыша; *б*, *г* — 31 сутки; *в* — 32 сутки. *а*, *б*, *в* — разрезы в средних уровнях закладки неметамерных спинных мышц; *г* — разрез на уровне закладки межпоперечных мышц

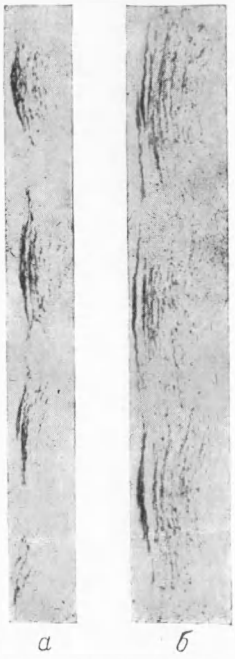


Рис. 2. Зародыши кролика. Те же области мышечных закладок, что на рис. 1 *а* — *в*. Окрашен только гликоген (докраски препаратов не производилось). × 100. *а* — 13 суток; *б* — 13,5 суток после оплодотворения

все в общем параллельно длинной оси зародыша; таким образом, после исчезновения границ между миотомами и мезенхимой, концы миофибрилл (кроме миофибрилл, проросших из миотома в миотом в латеральной области последних) оказываются обращенными к мезенхиме бухт. Кнутри от описанной полосы мышечной закладки, в каудальных склеротомитах, заметны первые намеки на появление закладок невральных дуг. В дальнейшем указанные закладки будут разрастаться вдоль длинной оси зародыша, лишь относительно слабо увеличиваясь в направлении, перпендикулярном этой длинной оси.

Немногие часы спустя, в начале 33 суток развития, у зародыша, морфологический уровень которого лишь незначительно отличается от уровня только что описанного зародыша, бухты мезенхимы между выпяченными миотомами показывают признаки преобразования в мышечную закладку: ядра их клеточных элементов вытягиваются вдоль оси зародыша, в плазме же появляются миофибриллы, в образовании которых, повидимому, играют роль «затравки» ([16]) миофибриллы, расположенные в выпячиваниях миотомов. С возрастом зародыша указанные преобразования (характерные, как упоминалось, для тех уровней, где в более раннем возрасте миотомы соприкасались своими краями) прогрессируют, и к 35 суткам (когда развивающийся теленок уже вступает в ранний предплодный период развития ([19])) структура участков, соответствующих бухтам мезенхимы, уже очень мало отличается от структуры участков, соответствующих выпяченным миотомам; описываемая часть закладки спинной мускулатуры имеет теперь вид тяжа, единого по структуре. Немногие сутки спустя этот тяж (латеральный тяж спинной мускулатуры) показывает уже явственные признаки разделения на закладку длиннейшего мускула спины и закладку подвздошно-реберного мускула.

Заметим, что преобразование мезенхимы в мышечную закладку наглядно прослеживается на препаратах, окрашенных на гликоген по Шабадашу ([18]). Ввиду особых условий фиксации, трудно выполнимых при работе на мясокомбинате, указанная методика была применена к зародышам кролика. При сходном, в основных чертах, формировании неметамерных спинных мышц у зародышей кролика ([4]) и коровы картины, наблюдаемые у первых, с достаточным основанием можно считать характерными и для вторых. Гликоген появляется в «бухтах» мезенхимы преимущественно вдоль формирующихся миофибрилл в виде тесно прилегающих друг к другу весьма мелких зернышек. Он может появляться также в виде отдельных, более крупных зернышек в глубине бухт (рис. 2*а*, *б*). Всегда в местах появления гликогена ядра мезенхимных элементов в той или иной степени вытянуты вдоль длинной оси зародыша. С возрастом в «бухтах» увеличивается количество миофибрилл с расположенным вдоль них гликогеном, благодаря чему различие между миотомами и «бухтами» сглаживается.

Изложенные данные, подтверждая в общем выводы Млодовской ([15]), свидетельствует о том, что исчезновение метамерии протекает значительно сложнее, чем это описано ею и Годлевским ([9],[10]).

Бухты («Nischen» ([3])) мезенхимы между выпяченными миотомами преобразуются (на тех уровнях, где миотомы соединены своими краями) не в направлении скелетных закладок, как это принималось авторами, изучавшими формирование позвоночного столба ([3],[6]), а в направлении мышечной ткани. Таким образом, представление о миотомах как об единственных ([14],[1]) источниках материала для построения туловищной мускулатуры млекопитающих оказывается несостоятельным. Вместе с тем миотомное расположение клеточных элементов, вопреки ([5]), имеет несомненное значение в онтогенезе: метамерия исчезает там, где сросшиеся миотомы образуют единую цепь, т. е. где существуют явно

другие условия натяжения, чем на более высоких или более низких уровнях, в разъединенных мезенхимой областях миотомных закладок.

Полученные данные позволяют считать, что еще на сравнительно поздних стадиях развития (у коровы — 31—32 сутки) отсутствует необратимая детерминация определенных участков так называемой склеротомной мезенхимы ([11]); мезенхима этих участков, попав в соответствующие условия, преобразуется в направлении мышечной закладки.

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
19 V 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] L. B. Arey, Developmental Anatomy, Philadelphia and London, 1948. [2] C. R. Bardeen, Johns Hopkins Hosp. Reports, 9 (1900). [3] G. Bochmann, Gegenbaurs Morph. Jb., 79 (1937). [4] Г. Л. Брауде, Тр. Инст. морфол. жив. АН СССР, 12 (1954). [5] E. O. Butcher, Amer. J. Anat., 53 (1933). [6] B. Dawes, Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 218 (1930). [7] J. Duesberg, Arch. Zellforsch., 4 (1910). [8] A. Glücksmann, Zs. Anat. u. Entwgesch., 103 (1934). [9] E. Godlevski, Bull. intern. Acad. sci. Cracovie, 1901. [10] E. Godlevski, Arch. mikr. Anat. u. Entwgesch., 60 (1902). [11] R. G. Harrison, ibid., 46 (1895). [12] З. С. Кацнельсон, Тр. I Лен. мед. инст., 1935. [13] А. Ф. Климов, Анатомия домашних животных, 1, М., 1950. [14] F. Maurer, in O. Hertwig's Handb. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere, 3, 1 (1906). [15] J. Mlodovska, Bull. intern. Acad. sci. Cracovie, 1908. [16] А. В. Румянцев, В. В. Сунцова, Тр. Инст. эксп. морфогенеза, 3 (1935). [17] V. K. Schmidt, Zs. mikr.-anat. Forsch., 8 (1927). [18] А. Л. Шабадаш, Гистохимия гликогена нормальной нервной системы, М., 1949. [19] Г. А. Шмидт, Тр. Инст. морфол. животных АН СССР, 12 (1954).