

Н. И. ДРАГОМИРОВ

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ИНДУКЦИЯ СЕТЧАТКИ У ЗАРОДЫШЕЙ
АМФИБИИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 27 II 1937)

Сближая зачатки органов в искусственных сочетаниях, удается осуществить такие индукционные воздействия, которые немислимы в нормальном эмбриогенезе. Применяв этот метод к изучению дифференцировки хрусталика, я показал, что расположение его гистологических компонентов подвержено посторонним воздействиям (1929 г.). Впоследствии оправдалось и вытекавшее отсюда предположение, что в нормальных условиях контакт с глазным бокалом является одним из факторов, организующих гистогенез закладки хрусталика (1932 г.). Таким образом были еще несколько детализированы сведения об этом примере зависимого органогенеза, который вот уже скоро сорок лет как стал объектом работ по механике развития амфибий (Шпеман, 1901 г., и многие другие).

Перейдя затем к проблеме дифференцировки глазного бокала, т. е. основного зачатка глаза, происходящего от мозговой трубки, я нашел, что наряду с хорошо известной способностью к самостоятельному развитию этот зачаток тоже может отвечать на соприкосновение другого органа глубоким изменением своей структуры. Реакция выражается образованием лишней сетчатки, следовательно, как и в хрусталике, постороннее воздействие может вмешиваться в организацию зачатка, причем опять-таки картины, наблюдаемые в опыте, заставляют задуматься о дифференцирующей роли соседних частей в нормальных условиях. Данные о реактивных свойствах глазного бокала и являются собственно темой настоящего сообщения.*

Впервые индукция сетчатки наблюдалась у тритона в регулятивных глазных бокалах, развившихся из кусочков, пересаженных в ушную область головы. Индукционный эффект состоял в изменении пигментного листка глазного бокала и уподоблении его молодой ретинальной ткани в том месте, где он соприкасался с эпителиальным зачатком внутреннего уха (Драгомиров, 1935 г.). Предпринятые затем пересадки целых глазных бокалов к слуховому пузырьку у *Triton taeniatus* и *Pelobates fuscus* подтвердили толкование слабых изменений в пигментном листке как начальных стадий преобра-

* Работа в более полном изложении готовится к печати.

звания последнего в ретинальную ткань, так как были фиксированы различные степени индукционных изменений, от едва заметного местного утолщения и ослабленной пигментации эпителия вплоть до образования настоящей второй сетчатки со всеми ее слоями и зрительными окончаниями (1936 г.). После этих предварительных изысканий были развернуты на том же материале основные опыты в виде нескольких дополняющих одна другую серий.

Пересадка глазного пузыря к дну зачаточного лабиринта у чесночницы дала довольно высокий процент отчетливой индукции, тогда как зачаток глаза, помещенный латерально от слуховой плагоды между двумя слоями эпидермиса, только в одном единственном случае приобрел вторую сетчатку. Насколько можно судить по препаратам, трансплантат, засунутый в толщу эпидермиса, хотя обычно и погружается под кожу, имеет меньше шансов на достаточно тесное сближение с индуктором. В этом вероятно основная причина различия. Кроме того со стороны лабиринта повидимому наиболее энергично действуют рецепторные участки эпителия, которые первое время сосредоточены в донной части слухового пузырька. Однако в обеих сериях найдены доказательства того, что контакта с перепончатой стенкой лабиринта достаточно для индукции. Реакция, как кажется, происходит только при условии непосредственного соприкосновения эпителиальных поверхностей, хотя у фиксированных объектов иногда можно видеть прослойку соединительной ткани между индуктором и индуцированной ретиной, но эта прослойка либо явно вторичного происхождения либо ничтожно тонка и образовалась скорее всего из разрозненных клеток мезенхимы, сдавленных между обоими зачатками и ранее не препятствовавших их сближению.

Реципрокная пересадка (слухового пузырька к глазу) у чесночницы вообще не вызывает индукции, а у тритона, глазной эпителий которого вообще чувствительнее, индукционные изменения происходят довольно часто, но прогрессируют относительно медленно. Поскольку индуктор развивается на новом месте достаточно хорошо, слабое действие едва ли можно отнести на его счет. Я объясняю этот результат внутренней корреляцией в развитии листков глазного бокала, которая отчетливо выступает при пересадке его фрагментов (Драгомиров, 1933, 1935 гг.) и должна быть особенно сильной в нетронутом глазу, сохраняющем нормальные связи с окружением, а потому может препятствовать нарушению организации зачатка.

Чтобы ослабить внутренние связи и облегчить индукцию, на том же тритоне одновременно был поставлен другой опыт; после пересадки слухового пузырька экстирпировалась центральная часть будущей сетчатки вместе с покрывающей ее эктодермой. Однако выключить влияние сетчатки не удалось, потому что обширный дефект восполнялся неожиданно быстро, и ко времени фиксации, через 5—8 дней, глаз обычно приобретал уже нормальное строение, оставаясь только немного уменьшенным. Благодаря этому операция не только не облегчила индукционного воздействия, но, напротив, стимулируя усиленное развитие регенерирующей сетчатки, привела к явному торможению реакции в пигментном листке; индукционный эффект оказался относительно редким и крайне ослабленным.

Остается упомянуть еще о трансплантации обонятельного мешка. Этот зачаток, тоже плакодного происхождения, интересен для нас тем, что в отличие от слухового пузырька у нормальных зародышей образуется возле самого глаза, а у тритона иногда даже соприкасается с пигментным листком глазного бокала. Как-раз у этого вида в опыте легко осуществить еще более тесный контакт между ними, тогда как у чесночницы пересаженный обонятельный мешок обычно далеко отодвигается от глаза. Тем не менее опыт на тритоне дал отрицательный результат. Этого и следовало ожидать потому,

что в природе реакция на близость этого зачатка привела бы к уродованию глаза, если не у всех, то по крайней мере у очень многих особей, а следовательно в процессе филогенетического развития должна быть так или иначе исключена.

Поскольку слуховой лабиринт как посторонний орган нельзя считать специфичным индуктором сетчатки, остается допустить, что реакция со стороны глаза хотя и дифференцирована, но не слишком узко. Не всякое соприкосновение интенсифицирует гистогенез пигментного листка и приводит к превращению его в сетчатку. Кроме обонятельного мешка пассивными в этом отношении оказываются также нервные ганглии головы и ткань различных отделов мозга. Все это — компактные образования из нервной ткани. Естественно, что контакт с объемистым, но тонкостенным, слуховым пузырьком создает совершенно иные условия; здесь только тонкий слой ткани отделяет поверхность глаза от обширной полости, наполненной жидкостью, к тому же во многих случаях индукции, а может быть и всегда, эпителии обоих органов слипаются, и именно в этом месте возникает вторая сетчатка. В нормальных условиях сетчатка тоже образуется в контакте с тонким протоплазматическая связь обоих вполне реальна и даже ощутима при операции. В опыте наиболее эффективным бывает соприкосновение с высоким эпителием слухового пятна; может быть и в норме действие эктодермы усиливается по мере утолщения линзогенного участка, когда закладка хрусталика, возвышаясь в виде подушечки как раз против центра будущей сетчатки, напоминает в грубых чертах слуховое пятно. Обрисованное сейчас сходство побудило меня заняться вопросом о морфогенетическом воздействии покровной эктодермы на глазной бокал, — вопросом, который до сих пор только вскользь затрагивался в литературе (если не считать старых, чисто умозрительных заключений о механическом формировании глазного бокала под давлением хрусталика, оказавшихся неверными) и был заключен очевидной способностью глазного зачатка к самодифференцировке. В помещенном ниже кратком сообщении приведены первые положительные результаты опытов в этом направлении.

Принимая во внимание черты, отличающие глазной бокал от действующих на него частей зародыша, следует ожидать, что глазной бокал и прочие индукторы структур хрусталика должны удовлетворять иным требованиям, чем индукторы сетчатки*. Действительно, есть основания подозревать, что обе эти индукции, не требуя узко специфичных возбудителей, по участвующим в них факторам являются, так сказать, негативным изображением друг друга. А именно: в противоположность глазному бокалу хрусталик легко реагирует на соприкосновение тканей нервной системы, например *pars optica retinae*, слухового ганглия; слуховой пузырек хотя и действует на него, но, как кажется, только своими нейроэпителиальными участками (Драгомиров, 1929, 1932, 1933 гг.). Впрочем этот интересный вопрос не может быть окончательно решен на основании немногих имеющихся наблюдений, он принадлежит уже к более широкой проблеме эмбриональной индукции и выдвигает на очередь особые экспериментальные исследования.

Лаборатория органогенеза.
Институт эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
27 II 1937.

* Это относится только к живым индукторам. Данные последних лет (работы Гольфретера и других) показывают, что убитые ткани, коагуляты соков и иные, в основном химические возбудители, будучи часто весьма активными индукторами, отличаются еще менее специфичным действием, чем живые части зародыша.