

Н. И. ДРАГОМИРОВ

**О ВЛИЯНИИ ПРИЛЕГАЮЩЕЙ ЭКТОДЕРМЫ НА ОРГАНИЗАЦИЮ  
ЗАЧАТКОВ ГЛАЗ**

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

Как известно, зачатки глаз у амфибий детерминированы уже в самом начале формирования зародыша. При всевозможных трансплантациях и при культуре *in vitro* глазной материал обнаруживает способность к самодифференцированию и часто дает в общих чертах правильный орган<sup>(16)</sup>. Более того, активность эмбрионального глаза не ограничивается его собственной тканью, он мощно воздействует на покровную эктодерму, обуславливая развитие из нее хрусталика, и недаром это воздействие стало классическим примером зародышевой индукции.

Некоторые новые исследования, в особенности Эдельмана<sup>(1)</sup> и Альдермана<sup>(2)</sup>, вскрывают зависимость детерминации презумптивных глазных закладок от подстилающей их энтодермы. Относительно более поздних стадий тоже едва ли мыслимо, чтобы даже прочно детерминированный зачаток, находясь в неоднородном организованном окружении, дифференцировался вполне независимо. В частности следовало ожидать, что его тесная связь с линзогенным эпителием, содействуя образованию хрусталика, отражается и на самом глазном бокале. И, действительно, Гаррисон<sup>(15)</sup> выявил определенное взаимодействие между этими компонентами глаза, а именно—взаимное регулирование роста. Что же касается морфогенетической корреляции, то она до последнего времени представлялась довольно одностороной. Кроме многочисленных сведений о зависимости хрусталика в литературе есть, насколько мне известно, только указания на связь между наличием хрусталика и замыканием хориоподальной щели в глазном бокале<sup>(3)</sup>, на некоторые колебания толщины сетчатки и мощности ее ганглионарного слоя, связанные с зависимым ростом глазного яблока<sup>(15)</sup>, и наконец старые данные в пользу секреторного равновесия между хрусталиком и глазным яблоком, исключающего регенерацию лишнего хрусталика от края радужины<sup>(18)</sup>.

Мои опыты над факторами гистологической дифференцировки хрусталика выяснили, что влияние со стороны глазного бокала не ограничивается индукцией целой закладки, но имеет и более детальное значение: контакт с будущей *pars optica retinae* побуждает клетки эпителиального пузырька к превращению в волокна, слагающие ядро хрусталика, и таким образом участвует в образовании гетерополярной структуры последнего<sup>(4, 6, 8)</sup>.

Если ожидать строго равноценного обратного действия, то придется допустить, что контакт с линзогенной эктодермой должен побуждать прилегающую стенку глазного пузыря к превращению в сетчатку. Это предположение кажется тем более правдоподобным, что в норме как-раз только та часть глазного эпителия дает сетчатку, которая всей своей поверхностью соприкасается с линзогенным участком эктодермы. Нас не должно смущать то обстоятельство, что зачаток глаза, даже будучи лишен этого предполагаемого фактора дифференцировки, например при ранней трансплантации, тем не менее способен к типичному развитию. В самом деле, и закладка хрусталика, вопреки всей своей зависимости, все же проявляет иногда в аналогичных условиях не менее высокую органообразовательную активность (5, 14).

Однако доказательство интересующего нас сейчас влияния затруднено некоторыми привходящими моментами и требует серьезной экспериментальной работы. Первым шагом на этом пути было открытие, что глазной бокал действительно способен реагировать образованием сетчатки на контакт с другим эпителиальным зачатком. Это было продемонстрировано пересадками зачаточного глаза к слуховому лабиринту (9, 10, 12) и реципрокной трансплантацией слухового пузырька (12). Полученные результаты, выяснив возможность индукции сетчатки, позволили уже перейти к изучению реакции глазного бокала в нормальном окружении. Ориентировочные опыты показали, что высказанное выше предположение правильно.

Для опыта выбраны зародыши аксолотля, из хвостатых амфибий, и квакши-древесницы (*Hyla arborea*),—из бесхвостых. Эксперимент состоял в обрачивании глазного зачатка таким образом, чтобы его латеральная стенка, т. е. презумптивная сетчатка, была направлена медиально, а к покровной эктодерме была обращена та сторона, которая в нормальном положении дает пигментный эпителий. Обычно зачаток опрокидывался дорсальным концом вниз, чтобы всячески затруднить возврат его в первоначальное положение и неизбежное в таком случае восстановление стебелька, соединяющего глазной бокал с мозгом. Покрывающая эктодерма, в том числе и линзогенный слой, разумеется предварительно приподнималась, а затем возвращалась на место. Операции всегда были автопластическими и дали в основном одинаковые результаты у обоих подопытных видов. Все случаи можно разбить на четыре группы.

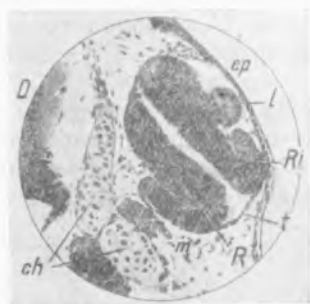
а) Оперированный правый глаз ко времени фиксации (через 10—11 дней) ориентирован нормально и отличается от контрольного левого главным образом запоздалым гистогенезом и несколько меньшими размерами.\* Соответственно развит и его хрусталик. В опытах на аксолотле этот результат повторяется во всех без исключения случаях, если оперируемый глаз был еще очень молод, в виде первичного пузыря; напротив, у древесницы при операции на такой же стадии и у аксолотля—на более поздней стадии глазных бокалов—столь полная регуляция наблюдается только в единичных случаях.

Такой исход операции едва ли следует объяснять полным поворотом всего зачатка в первоначальное положение. Учитывая также иные результаты (см. ниже), я полагаю, что презумптивный пигментный листок, будучи прижат к эктодерме, меняет направление своего развития и, входя в обычные для сетчатки отношения с образующимся хрусталиком, превращается в ретинальную ткань, а презумптивная сетчатка, наоборот, пре-

\* Обращение дорсо-вентральной оси так же мало сказывается, как и поворот проксимо-дистальной; зрительный нерв, если он уже успел образоваться, отходит, как нормально, от вентральной половины глаза [ср. (17, 19)].

образуется в пигментный эпителий. При этом не только происходит переопределение судьбы различных частей глазного бокала *in situ*, но его клетки неизбежно должны группироваться соответственно новой ситуации, образуя утолщенную дистальную стенку и тонкий листок на ее медиальной поверхности. Эти преобразования не покажутся неожиданными, если напомнить, что при пересадках кусочков презумптивная сетчатка легко превращается в пигментный эпителий, и обратно, причем переплавляется и регулируется также и самая форма трансплантатов (7, 9). Наконец мной были уже получены довольно веские, хотя и косвенные указания на возможность искусственно изменять не только полярность целого зачатка, но даже полярность его эпителиальной ткани; при этом опять-таки контакт с молодым хрусталиком или с соседним эпидермисом стимулировал ретиальную дифференцировку (11).

б) В двух случаях у аксолотля оперированный глаз крайне мал и лежит свободно в мезенхиме, не достигая эктодермы; зрачок обращен при-



Фиг. 1.—Фронтальный срез через голову личинки аксолотля. В оперированном глазу две сетчатки, первичная (*R*) и индуцированная (*Ri*), в общем пигментном эпителии (*t*). *l*—хрусталик (на срез попала только небольшая его часть); *ep*—эпителий роговицы; от внутреннего слоя которого отшнуровался хрусталик; *D*—мозг; *ch*—хрящи; *m*—мышкул. 11 дней после обращения глазного бокала



Фиг. 2.—Поперечный срез через оперированный глаз у головастика древесницы. *di*—кусочек мозга, захваченный со стельком глазного пузыря и развившийся в придаток, связанный с дорсальной поверхностью глаза. Остальные обозначения,—как на фиг. 1. 10 дней после операции

близительно медиально; хрусталик отсутствует. Таким образом уменьшенный зачаток, не подвергаясь воздействию извне, развивается автономно и сохраняет приданную ему искусственно ориентацию.

в) Третью группу составляют случаи образования двух сетчаток—латеральной и медиальной,—спаянных между собой или отдельных, в общем для обеих пигментном эпителии. Латеральная всегда заключает в своем зрачке хрусталик и обычно бывает крупнее противоположной, которая открывается в мезенхиму, но иногда обе почти одинаковы (фиг. 1 и 2). Повидимому утолщение стенки и ретиальная дифференцировка наступают на двух полюсах глазного пузыря, причем первичная сетчатка развивается самостоятельно из лабильно детерминированного участка, обращенного медиально, а кроме нее возникает вторая, индуцированная вследствие контакта с эктодермой. Подобные картины напоминают случаи индукции добавочной сетчатки слуховым пузырьком, только здесь место последнего занимает хрусталик, и первичная ретина по понятным причинам оказывается более слабой из двух.

г) Наконец к четвертой группе следует отнести очень уродливые глаза, строение которых, правда, может быть истолковано с развитой выше точки зрения, однако мало ее подкрепляет. Такие сильные уродства представляют исключение у аксолотля, но довольно часты у древесницы. Это различие можно объяснить более ранней детерминацией, свойственной *Anura*, благодаря которой у древесницы нарушения, вызванные операцией, оказываются более стойкими.

Индукционная активность эктодермы повидимому не предполагает оформления закладки хрусталика.\* Быстрый гистогенез сетчатки, который не может происходить одновременно с ее усиленным формообразованием<sup>(9)</sup>, и противоречащее с таким постоянством прекрасное развитие хрусталика, которое может быть обеспечено, как известно, только контактом именно с ретинальной стенкой глазного бокала<sup>(16)</sup>, говорят скорее о почти нормальной последовательности в развитии обоих. Повидимому сначала, в силу контакта с эктодермой, происходит перестройка повернутого глазного бокала, а затем его присутствие создает близкие к нормальным условия для образования хрусталика. В особенности у древесницы—вида с весьма зависимым развитием хрусталика<sup>(13)</sup>—иное положение вещей едва ли мыслимо.

Дальнейшие исследования должны решить этот и некоторые другие вопросы; но уже приведенные здесь факты позволяют утверждать, что в нормальном эмбриогенезе контакт глазных пузырей с покровной эктодермой облегчает развитие сетчаток и содействует правильной организации глаз.

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

Поступило  
27 II 1937.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> H. B. Adelmann, J. Exp. Zool., **57**, 223 (1930). <sup>2</sup> A. L. Alderman, J. Exp. Zool., **70**, 205 (1935). <sup>3</sup> Coga J. Beckwith, J. Exp. Zool., **49**, 217 (1927). <sup>4</sup> N. Dragomirov, Roux' Arch., **116**, 633 (1929). <sup>5</sup> N. Dragomirov, Roux' Arch., **123**, 206 (1930). <sup>6</sup> N. Dragomirov, Roux' Arch., **126**, 241 (1932). <sup>7</sup> N. Dragomirov, Roux' Arch., **129**, 522 (1933). <sup>8</sup> М. Драгомиров, Збірн. дослід. над індивід. розв. тварин, № 6, 73 (Инст. зоол. та біол. УАН) (1933). <sup>9</sup> М. Драгомиров, Труды Инст. зоол. та біол. УАН, **8**, 25 (1935). <sup>10</sup> N. Dragomirov, Roux' Arch., **134**, 716 (1936). <sup>11</sup> М. Драгомиров, Труды Инст. зоол. та біол. АН УССР, **17**, 3 (1937). <sup>12</sup> Н. И. Драгомиров, ДАН, II, № 1 (1937). <sup>13</sup> G. Ekman, Arch. Entw. mechan., **39**, 328 (1914). <sup>14</sup> R. G. Harrison, Proceed. Soc. Experim. Biol. a. Med., **17**, 199 (1920). <sup>15</sup> R. G. Harrison, Roux' Arch., **120**, 1 (1929). <sup>16</sup> O. Mangold, Erg. Biol., **7**, 493 (1931). <sup>17</sup> T. Sato, Roux' Arch., **128**, 342 (1933). <sup>18</sup> H. Wachs, Arch. Entw. mechan., **39**, 384 (1914). <sup>19</sup> M. W. Woerdeman, Proceed. Kon. Akad., Wetensch. Amsterdam, **37**, 762 (1934).

\* Об этом см. также в предыдущем сообщении<sup>(12)</sup>.