

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

Г. П. ГОРБУНОВА

**К ВОПРОСУ ОБ ИНДУКЦИОННЫХ СВОЙСТВАХ ПРОДОЛГОВАТОГО
МОЗГА У ЗАРОДЫШЕЙ АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 16 III 1939)

В литературе имеются данные, указывающие, что продолговатый мозг является индуктором слухового пузырька, однако единства мнения по этому вопросу нет. Ряд авторов (1-5) на основании своих экспериментальных работ на амфибиях устанавливает, что продолговатый мозг является индуктором слухового пузырька. Dalcq (6) предполагает, что первичный «индукционный центр» лабиринта у *Discoglossus* расположен в области серого полумесяца. Szepesnwol (7) считает на основании своих экспериментов над эмбрионом цыпленка, что «индукционным центром» лабиринта является не зачаток продолговатого мозга, а ganglion facialis.

Настоящее сообщение содержит данные, подтверждающие индукционные свойства продолговатого мозга, и касается изменения этих свойств с возрастом индуктора. Объектом исследования служили эмбрионы *Triton taeniatus*, *Amblystoma mexicanum*, *Rana arvalis*, *Rana esculenta* и *Bombinator igneus*. Эксперимент заключался в следующем: часть закладки продолговатого мозга трансплантировалась под эктодерму правой стороны другого зародыша. Донорами служили зародыши на стадиях от 15 до 29 (по Harrison). Реципиенты во всех опытах соответствовали стадии 20. Фиксировались личинки обычно через 3-6 дней после операции. Опыты велись при температуре 18-20°.

При обработке результатов весь полученный материал разделен по группам соответственно возрасту донора. В первую группу вошли операции при донорах на стадиях 13-14, во вторую—операции при донорах на стадиях 15-17, в третью—операции при донорах на стадиях 18-21, в четвертую—операции при донорах на стадиях 22-29.

В результате обработки всего подопытного материала выявилось два закономерно повторяющихся явления, имеющих значение для всех серий и диктующих определенную классификацию полученных данных. Во-первых, выяснилось, что индукция лабиринта у эмбрионов на стадии поздней нейрулы возможна только в ограниченной области. Во-вторых, что действие трансплантата может выражаться не только в индукции добавочного лабиринта, но и в изменении формы и размеров близлежащего лабиринта реципиента.

Мы не ставили перед собой задачу исследовать региональные свойства эктодермы в отношении возможности образования лабиринта. Результаты наших исследований позволяют только указать, что если трансплантат

попал под эктодерму в область предпочки, в область жабр или сердца, индукции не было. Поэтому все случаи, где трансплантат в момент фиксации находится в перечисленных областях, отнесены в группу «неудачных» операций. С другой стороны, в большом числе случаев, если трансплантат попал в непосредственную близость к месту закладки нормального лабиринта, отмечается увеличение и изменение формы последнего, носящее закономерный характер. Нам не удалось установить, когда происходит деформация лабиринта. Вероятно, ранняя закладка нормального лабиринта полностью или частично соединяется с индуцированной. Возможно даже, что под двойным действием нормального продолговатого мозга реципиента и трансплантата закладка лабиринта с

Таблица 1

Стадия донора	Число «удачных» операций	Число случаев индукции	% индукции	Образование добавочных слуховых пузырьков	Только увеличение правого лабиринта
13—14	3	2	67	2	—
15—17	13	13	100	9	4
18—21	36	21	58	19	2
22—29	16	5	31	3	2

самого начала захватывает большую область эктодермы. Это предположение подтверждается случаем из серии операций на *Triton taeniatus*, где продолговатый мозг частично подвергся процессу распада. В связи с этим на контрольной стороне лабиринт в момент фиксации представляет еще не отпичуровавшееся впячивание эктодермы, тогда как на стороне, где находился трансплантат, имеется лабиринт увеличенных размеров. Увеличенный слуховой пузырек правой стороны образовался повидимому в результате одновременного действия трансплантата и продолговатого мозга на закладку лабиринта. Во всех случаях деформация лабиринта реципиента под влиянием трансплантата отличается характерными особенностями: лабиринт увеличен главным образом за счет удлинения его в краниокаудальном направлении; в большинстве случаев в каудальной части лабиринт подразделен на два пузырька; образование полукружных каналов отсутствует; чувствующие пятна уменьшены. Такие случаи деформации лабиринта рассматриваются нами тоже как проявление индуцирующих свойств трансплантата и включены в общее число индукций.

Переходим к данным, полученным по отдельным сериям с трансплантацией закладки продолговатого мозга на *Triton taeniatus*, *Rana esculenta*, *Bombinator igneus*. В серии с *Triton taeniatus* всего было изучено 88 оперированных эмбрионов. Из них у 41 хорошо выражена индукция слухового пузырька. О распределении материала и о частоте индукции по возрастным группам дает представление табл. 1. В таблицу не включены случаи «неудачных» операций, о которых сказано выше.

В двух первых группах индуцированные лабиринты находятся на более ранней стадии развития, чем лабиринты реципиента. Стенки их состоят из кубического эпителия. По размерам они отстают от контрольных лабиринтов. В третьей группе индуцированные слуховые пузырьки размерами мало отличаются от нормальных. Дифференциация эпителия имеется, но чувствующий эпителий занимает значительно меньшую площадь, чем в нормальных слуховых пузырьках. Полукружные каналы не намечены. В последней группе индуцированные слуховые пузырьки значительно крупнее нормальных лабиринтов (стадии фиксации те же, что и в предыдущих группах) и обнаруживают сходство с ними только по общей

конфигурации. Стенки их состоят из плоского эпителия. Никаких признаков дифференциации не отмечается. Наибольший процент индукции включает вторая группа, где доноры находились на стадии широкой медуллярной пластинки с оформленными валиками.

В серии с *Rana esculenta* в качестве донора были взяты эмбрионы на стадиях, соответствующих только двум средним группам в предыдущей серии. Исследовано по этой серии всего 34 случая (табл. 2).

В первой группе индуцированные слуховые пузырьки имеют несколько меньшие размеры, чем лабиринты реципиента. Стенки пузырьков состоят

Таблица 2

Стадия донора	Число «удачных» операций	Число случаев индукции	% индукции	Образование добавочных слуховых пузырьков	Только увеличение правого лабиринта
Нейрула до замыкания медуллярной трубки	7	4	57	4	—
Нейрула с замкнутой медуллярной трубкой	12	9	75	7	2

из кубического эпителия, который в чувствующем пятне принимает форму эпителия цилиндрического.

Во второй группе нет однородной картины в строении индуцированных слуховых пузырьков. Часть пузырьков по строению близка к лабиринтам реципиента. Другая часть имеет вид растянутых пузырьков со стенками из плоско-

го эпителия. Резкой разницы в обеих изученных группах как в отношении возможностей индукции, так и в отношении дальнейшего развития индуцированных пузырьков, не найдено.

В серии с *Bombinator igneus* исследован 31 случай (табл. 3).

Таблица 3

Стадия донора	Число «удачных» операций	Число случаев индукции	% индукции	Образование добавочных слуховых пузырьков	Только увеличение правого лабиринта
Нейрула до замыкания медуллярной трубки	13	7	54	4	3
Нейрула с замкнутой медуллярной трубкой	7	4	57	3	1

Количественного различия индукций в обеих группах не найдено. Индуцированные слуховые пузырьки в обеих группах по размерам отстают от лабиринтов реципиентов. Чувствующие пятна их меньше, чем в контрольных лабиринтах. В них, как правило, отсутствует образование полукружных каналов. Строение слухового пузырька не зависит от того, был ли трансплантат взят от ранней или поздней нейрулы.

В аналогичных опытах, поставленных на эмбрионах *Amblystoma mexicanum*, из 28 изученных случаев имеется хорошо выраженная индукция только в 2 случаях. В операциях, сделанных на *Rana arvalis*, из 6 возможных случаев индукционное действие трансплантата выражено в 3 случаях.

В дополнение можно упомянуть об опытах по исследованию индукционных свойств спинного мозга на *Triton taeniatus*, *Bombinator igneus* и *Rana esculenta*.

Эксперимент заключался в следующем: вырезанный участок продолговатого мозга помещался на место изъятной части закладки спинного мозга того же эмбриона, а часть закладки спинного мозга трансплантировалась на место изъятной части продолговатого. Такая постановка опыта позволяет выяснить способность эктодермы в области спинного мозга реагировать на действие нормального индуктора лабиринта и одновременно судить об индукционных свойствах спинного мозга по его влиянию на эктодерму слуховой области.

В серии с *Triton taeniatus* было сделано 15 операций, из них изучено 6 случаев. У двух объектов, оперированных на стадии 20, найдена индукция добавочных лабиринтов. Добавочный лабиринт в обоих случаях расположен с правой стороны. Он лежит между глазом и нормальным лабиринтом. Размеры добавочных лабиринтов меньше нормальных на этой стадии. Стенки индуцированных пузырьков состоят из кубического эпителия, переходящего на медиальной стенке в цилиндрический. В серии с *Bombinator igneus* всего было сделано 14 операций. У 2 личинок обнаружены добавочные слуховые пузырьки, расположенные возле трансплантата.

В одном из случаев мозговая трубка на месте передней части продолговатого мозга явно обнаруживает строение спинного мозга. На этом уровне находится первая пара лабиринтов. В обоих лабиринтах чувствующее утолщение эпителия выражено плохо. Медиальная часть лабиринтов образована плоским эпителием. Позади этих лабиринтов по бокам от каудальной части продолговатого мозга находится вторая пара лабиринтов, меньших по размерам. Эти пузырьки образованы кубическим эпителием. Во втором случае индукции добавочный слуховой пузырек имеется только с правой стороны зародыша. С левой стороны лежит один, но значительно увеличенный лабиринт.

В аналогичных опытах на *Rana esculenta* из 17 изученных объектов ни в одном случае не наблюдалось явлений индукции.

Во всех сериях ни в одном случае не было обнаружено индукции слухового пузырька в области спинного мозга трансплантатом, происходящим из продолговатого мозга. Иногда только над трансплантатом имелись утолщение и пальцеобразные выросты эктодермы. Результаты этих серий еще раз подтверждают предположение, что индукция слуховых пузырьков (на исследованных стадиях развития) возможна только в ограниченной области, недалеко от нормального лабиринта.

В ы в о д ы. 1. Закладка продолговатого мозга обладает способностью индуцировать лабиринт. Трансплантация части продолговатого мозга под эктодерму вызывает образование добавочного слухового пузырька. Кроме того индукционная способность выг а ж а е т с я в явлениях увеличения и изменения формы близлежащего лабиринта реципиента. 2. Для того, чтобы индукция слуховых пузырьков произошла, необходимо определенное состояние эктодермы, которое связано с региональным положением ее. 3. Индукционные свойства продолговатого мозга изменяются по мере развития медуллярной трубки.

Лаборатория органогенеза
Института эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
16 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- * ¹ R. J. Harrison, *Anat. Rec.*, **64**, 38 (1935). ² H. Albaum, H. A. Nestler, *J. Exper. Zool.*, **75**, 1—10 (1937). ³ C. Guareschi, *Rivista Biol.*, **22**, 230 (1937). ⁴ Г. А. Шмидт, *Архив анат., гист. и эмбр.*, **18**, 298—344 (1938). ⁵ L. S. Stone, *Science*, **74**, 577 (1931). ⁶ A. Dalcq, *Arch. d'anat. microsc.*, **29**, 389—420 (1933). ⁷ J. Szepsenwol, *Arch. d'anat. microsc.*, **29**, 5—94 (1933).