

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

Б. И. БАЛИНСКИЙ

О ДЕТЕРМИНАЦИИ ЭНТОДЕРМАЛЬНЫХ ОРГАНОВ У АМФИБИЙ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 23 V 1938)

Экспериментально-эмбриологические работы последних десятилетий дали значительный материал по вопросу о детерминации эктодермальных и мезодермальных органов у амфибий. В то же время детерминация энтодермальных органов исследована еще очень слабо. В сущности единственной работой, посвященной специально детерминации энтодермальных органов у амфибий, является работа Гольтфретера⁽³⁾. В этой работе Гольтфретер пользовался методом эксплантации и интерплантации (всаживание испытуемых кусков старшей личинке) и пришел к выводу, что зачатки отдельных энтодермальных органов (печени, поджелудочной железы, кишки) уже детерминированы на стадии средней гастрюлы. Дальнейшие работы Гольтфретера⁽⁴⁾ укрепили его в этом мнении и позволили распространить вывод о ранней детерминации энтодермальных органов на стадию начала гастрюляции. В противоположность эктодерме и мезодерме, обладающим высокой регуляционной способностью до конца гастрюляции, энтодерма оказывалась таким образом уже на ранних стадиях мозаичной системой.

Мне казалось желательным исследовать детерминацию энтодермы тем же методом, которым были выполнены классические работы Шпемана⁽⁵⁾ и Мангольда⁽⁶⁾ по детерминации эктодермы, а именно методом трансплантации. Соответствующие опыты были мною выполнены весной 1937 г.

Приживление рыхлых энтодермальных трансплантатов в моих опытах достигалось тем, что я всаживал исследуемые куски энтодермального материала в бластоцель бластул или ранних гаструл. Для того чтобы можно было проследить за судьбой трансплантатов, я применял ксенопластическую (*Triton taeniatus* \rightleftharpoons *Amblystoma mexicanum*, *Tr. cristatus* \rightarrow *A. mexicanum*) и гетеропластическую (*Triton cristatus* \rightarrow *Tr. taeniatus*) пересадку либо, если операции были гомопластическими (*Triton taeniatus*), я брал трансплантат от окрашенного заранее нильбляусульфатом зародыша. Примененные способы пересадки позволяли у живых подопытных зародышей проследить судьбу (в особенности положение) трансплантата, а при ксенопластических пересадках (трифон—аксолотль) и на срезах отличить ткань трансплантата и реципиента по размерам клеток и ядер (клетки и ядра аксолотля заметно крупнее). Изучение оперированных зародышей, в особенности зародышей с ксенопластическими трансплантатами, показало, что трансплантированный энтодермальный материал не погибал, но присоединялся к энтодермальному материалу реципиента и при этом, как правило, гармонически входил в состав кишечного тракта реципиента,

образуя различные его части в зависимости от того, куда попадал трансплантат.

Трансплантаты я брал от зародышей, находящихся на различных стадиях развития, а именно на стадиях ранней гаструлы, поздней гаструлы и нейрулы. Трансплантаты состояли из кусков энтодермального зачатка зародыша, место изъятия которых точно отмечалось путем записей и протокольных рисунков. Всего было выполнено свыше 280 операций. Значительное число погибло или было фиксировано раньше времени, у многих зародышей нельзя было с полной уверенностью установить положение или дифференцировку трансплантатов. В 50 случаях однако и происхождение, и положение, и дифференцировка трансплантатов были установлены с полной достоверностью. Так как при всаживании в бластоцель не удается по произволу локализовать трансплантаты, то довольно часто трансплантат попадал в ту же область зародыша, из которой он первоначально был взят. Однако еще чаще трансплантат частично или целиком попадал в чуждую ему область, и эти случаи могут дать ответ на вопрос о детерминации энтодермального материала зародыша.

Как уже было сказано, в подавляющем большинстве случаев трансплантат образовал органы и ткани кишечного канала, соответствующие его новому положению. Ткань трансплантата, как правило, врастала совершенно гладко, не нарушая строения кишечного тракта в данном участке (полная инкорпорация). Такой результат операции указывает на отсутствие детерминации частей энтодермы или во всяком случае на значительную лабильность этой детерминации. Замечательно, что сообразно новому своему положению дифференцировались не только трансплантаты, взятые от зародышей в стадии ранней и поздней гаструлы, но также и трансплантаты, взятые от зародышей на стадии нейрулы. Из 14 успешных трансплантатов, относящихся к этой стадии, 6 дали дифференцировки, не соответствующие их проспективному значению, но соответствующие новому положению (в остальных 8 случаях трансплантаты попали приблизительно в ту же область, из которой были взяты).

На основании полученных результатов приходится сделать вывод, что энтодерма не является мозаичной системой не только на стадии ранней и поздней гаструлы, но и на стадии нейрулы. Отдельные ее части не являются строго детерминированными для образования тех или иных энтодермальных органов. В одном случае, повидимому, энтодермальный трансплантат образовал даже хрящ типа жаберных хрящей, выйдя таким образом за пределы своего зародышевого листка. Самодифференцировка энтодермальных частей в опытах Гольцфретера происходила, следовательно, не на основе стойкой детерминации и, возможно, даже не соответствовала проспективному значению испытуемых частей [ср. чуждую происхождению самодифференцировку в опытах Куше (5) и Баутцмана (2)].

Выше был оставлен открытым вопрос, является ли энтодерма на исследованных стадиях вполне недетерминированной или ее детерминация является лабильной. В пользу второй альтернативы говорит один полученный мной случай, в котором против обыкновения трансплантат сохранил собственное направление развития. Трансплантат, взятый на стадии поздней гаструлы, должен был образовать самую переднюю часть кишечного тракта. Попад в туловищную область, трансплантат не вошел в состав стенки кишечного тракта, но образовал пузырь, эпителий которого явно имеет характер ротового (или глоточного) эпителия. Очевидно тот факт, что трансплантат не врос в стенку кишечного тракта, дал ему возможность удержать и развить свою лабильную детерминацию, теряющуюся у других трансплантатов, сраставшихся более тесно с энтодермой реципиента. С представлением о лабильной детерминации лучше согласуются и данные

Гольцфретера. Впрочем нет необходимости думать, что лабильно детерминированы отдельные органы энтодермального зачатка, достаточно было бы наличия некоторых градуальных различий (градиент !?), определяющих общий региональный характер энтодермального материала.

Так или иначе, для нас является несомненным, что детерминация энтодермы наступает очень постепенно, не раньше, а позже, чем у экто- и мезодермы (что соответствует и более поздней дифференцировке частей кишечного тракта). Судьба отдельных частей энтодермы определяется не мозаично заложенными факторами самодифференцировки, но развитие идет при участии взаимодействия частей. Когда части кишечного тракта становятся необратимо детерминированными и наступает ли вообще такой период, — мои опыты не могут показать.

Следует отметить, что к представлению о значительной лабильности энтодермального зачатка пришли и авторы, исследовавшие детерминацию энтодермы у птиц (?). Сходство данных этих авторов с моими указывает на значительное единообразие процессов детерминации энтодермы в различных классах позвоночных.

Замечательно, что некоторые энтодермальные части, несмотря на отсутствие детерминации, оказывают определенное влияние на развитие других частей зародыша. Доказана ведущая роль энтодермы в развитии всей жаберной области⁽⁸⁾; мной в предыдущей работе⁽¹⁾ вскрыта своеобразная зависимость между энтодермой и развитием балансеров. Очевидно, активное участие зародышевых тканей во взаимодействии с другими частями возможно и без наличия в них стойкой детерминации.

Поступило
25 V 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. И. Балинский, ДАН, XVII, № 9 (1937). ² H. Bautzmann, Naturwiss., 17 (1929). ³ J. Holtfreter, Roux'Arch., 105 (1925). ⁴ J. Holtfreter, Roux'Arch., 134 (1936). ⁵ W. Kusche, Roux'Arch., 120 (1929). ⁶ O. Mangold, Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Mech., 100 (1923). ⁷ D. Rudnicka, M. E. Rawles, Physiol. Zool., 10 (1937). ⁸ A. E. Severinghaus, Journ. Exp. Zool., 56 (1930). ⁹ H. Spemann, Arch. f. Entw. Mech., 48 (1921).