

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЗООЛОГИЯ

Г. В. ЛОПАШОВ

ОБ ОРГАНООБРАЗОВАНИИ У БЕЗНЕРВНЫХ ОРГАНИЗМОВ*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 4 IV 1937)

Если бы удалось у каких-нибудь организмов воспрепятствовать образованию нервной системы, не нарушив в остальном их строения, мы могли бы решить этим путем целый ряд проблем. В конце операционного сезона 1936 г. я разработал для этой цели особую методику. Она состоит в том, что у зародыша амфибий на стадии поздней гаструлы осторожно снимается вся эктодерма, из которой должна была бы образоваться нервная система. На ее место сажается таких же размеров кусок эпидермиса брюха ранней нейрулы. Так как последняя потеряла уже способность превратиться в ткани нервной системы, зародыш, полученный таким путем, оказывается нормальным по строению, но нервная система у него отсутствует.

Опыты были поставлены на *Triton taeniatus*, *Bombina bombina*, *Rana esculenta* и осенью 1936 г. на аксолотле. Вполне удовлетворительные результаты получаются только на тритоне (почти в 100% случаев); на остальных видах операции столь трудны и так редко удаются, что я совершенно отказался от них. Подопытные зародыши, которых я буду называть просто «безнервными», не могут конечно питаться, но за счет запаса желтка живут до 15—20 суток. Каждый безнервный имел 2 контрольных зародыша, которые служили для сравнения и фиксировались вместе с ним. Всего до сих пор получено 27 удачных случаев, у которых или полностью отсутствует нервная система или остались ее небольшие участки в той или другой части тела. Последние еще более интересны, чем первые.

Не описывая деталей развития безнервных (это будет сделано в основной работе), перейду прямо к проблемам работы.

Первая проблема—чем и когда индуцируются носовая плакода и слуховой пузырек. Индуцируют ли их некоторые общие воздействия данного уровня тела, исходящие как от мезодермы, так и от мозга этого уровня, или же их могут индуцировать только отделы мозга? Безнервные дают на этот вопрос ясный ответ. Лишь в тех случаях, когда в них есть соответственные участки мозга, присутствуют и эти органы; если нет мозга, органы всегда отсутствуют. Если есть только левая или

* Доложено на заседании Отдела механики развития Института экспериментальной биологии 16 X 1936 г.

правая половина мозга, с той же стороны лежит нос или ухо; если мозг асимметричен по размерам, то рядом с более массивной стороной лежит и орган больших размеров, и наоборот.

Я поставил дополнительные опыты на аксолотле (32 пары случаев). Изолировались головная энтомезодерма и головная нервная пластинка ранней нейрулы и заворачивались в ее брюшную эпидермис. Эксплантаты жили до 22 суток. Лишь отделы мозга индуцировали в эпидермисе носовые плакоды и слуховые пузырьки, развивавшиеся из мозга глаза индуцировали линзы. Энтомезодерма ничего не индуцировала в эпидермисе.

Вывод отсюда—индукция головных органов идет в 2 этапа; первый—энтомезодерма индуцирует мозг; второй—отделы мозга индуцируют носовую плакоду и слуховой пузырек подобно тому, как глаз индуцирует линзу. Эти органы могут возникнуть только из эпидермиса нейрулы. При действии того же индуктора на эктодерму гастрюлы из нее возникнут отделы мозга; они в свою очередь индуцируют слуховой пузырек или носовую плакоду. Так как индуцировать нервную систему в эктодерме гастрюлы может и энтомезодерма и нервная система, опыты по индукции в эктодерме гастрюлы не могли решить вопроса, что же непосредственно индуцирует нос и ухо.

Вторая проблема—эквипотенциальность соединительной ткани разного происхождения. Известно, что хрящевой висцеральный скелет в основной массе происходит из мезектодермы, т. е. соединительной ткани, мигрирующей из нервных валиков. Ее нет у безнервных: произойдет ли ее компенсация за счет соединительной ткани, происходящей из других источников? На этот вопрос я надеюсь дать ответ лишь после некоторых дополнительных опытов. Что же касается других производных нервных валиков—пигментных клеток и мезенхимы плавника, то всегда, когда остается участок нервной системы, около него возникает плавничок, и кругом расплозаются отдельные пигментные клетки. Однако, когда в безнервном остаются отделы головного мозга, пигментные клетки отсутствуют.

Третья проблема—развитие подпорок (балансеров) и наружных жабер в отсутствие мезектодермы и нервной системы. Сюда относятся едва ли не самые интересные результаты опытов с безнервными. Еще примерно за сутки до их появления у контрольных на переднем конце тела безнервных начали расти подпорки. Жабры также заложились раньше времени. И те и другие по толщине значительно превышают контрольные. Но отсутствует типичная форма: и подпорки и жабры представляют собой прямые трубки. Жабры не ветвятся, подпорки не булавовидны; и те и другие примерно вполвину короче контроля (у которого органы пришли уже к окончательному виду). Мезенхима жабер и подпорок происходит из мезектодермы, и во всех случаях, где жабры и подпорки имеют описанный вид, внутри них отсутствует мезенхима. Они представляют собой широкие полые эпителиальные трубки; эпителий несколько беспорядочен и сильно утолщен, так что масса его едва ли меньше, чем в нормальных органах. Ряд случаев позволяет допустить, что иннервация тут не при чем; рядом с такими органами лежали иногда участки головного мозга.

Я позволю себе высказать гипотезу в объяснение этих данных. Развитие жабер и подпорок начинается с того, что возникают качественно-особые клетки эпителия подпорок и эпителия жабер; они образуются повидимому в результате индукции. Без взаимодействия с мезенхимой, наполняющей

их полость, они способны развиваться лишь в прямые невзрачные трубки. Подобное взаимодействие тканей представляет повидимому особый принцип формообразования. Его не надо смешивать с индукцией, при которой возникают качественно-новые типы клеток. При взаимодействии клетки качественно не меняются, но система разнородных клеток приобретает особую форму, которую не может создать ни один из составляющих типов клеток по отдельности. Так, ни эпителий жабер ни их мезинхима не могут в одиночку принять форму жабер. Их форма—результат взаимодействия качественно-разнородных типов клеток и не может быть приписана только одному из них.

Четвертая проблема—развитие конечностей в отсутствие нервной системы. Значение этой проблемы общеизвестно, ей посвящено немало работ. К сожалению безнервные не были доведены до стадий дифференцированной конечности. Что же касается почек конечностей, они безусловно могут развиваться и в отсутствие нервной системы одновременно с контрольными. В единственном случае, где контроль достиг стадии двупалой почки, конечности безнервного имели вид остроконечной удлинненной почки; она была по размеру больше контрольной, но пальцев не было. Выводы отсюда преждевременны; необходимо довести ряд безнервных до более поздних стадий, что безусловно возможно.

Пятая, последняя проблема—иннервация и функция органов. Тут особенно важны безнервные, у которых остались участки мозга. Вполне безнервные лежат неподвижно, на уколы не отвечают, сердца у них бьются. В тех случаях, когда нервная система присутствует в туловище, зародыши сокращаются в ответ на уколы. Но в случаях, когда у них есть лишь отделы головного мозга, уколы не действуют. В одном случае удалось наблюдать развитие иннервации зародыша. Участок нервной системы остался у него только в хвосте (там они остаются чаще всего). Контроль уже два дня двигался, но он еще лежал неподвижно. Затем хвост, а потом постепенно и весь безнервный стал дрожать в ответ на уколы. Причем (повидимому по мере роста нервов) стала дрожать сначала задняя часть туловища, затем передняя, наконец голова.

Здесь особенно много неясностей. Предстоит выяснить: 1) связь иннервации с развитием движений зародыша; 2) роль отделов нервной системы в движении. Необходима также детальная обработка материала специальными методами (материал, зафиксированный с этой целью, еще не обработан).

Я больше не возвращаюсь к выводам—они были сделаны уже раньше. Задачей дальнейших опытов является в первую очередь доведение безнервных до более поздних стадий. Другие опыты надо поставить для выяснения роли нервной системы и мезектодермы в формообразовании отдельных органов и одновременно для выяснения роли отделов нервной системы в движении. Эти опыты будут состоять в трансплантации в брюхо безнервным тритонам головных или туловищных отделов нервной системы бесхвостых амфибий. На литературе и прочих выводах я не останавливаюсь—они будут приведены в основной работе.