

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

А. С. ГИНЗБУРГ

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ДЕТЕРМИНАЦИИ ЛАБИРИНТА У *TRITON TAENIATUS*

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 29 XII 1938)

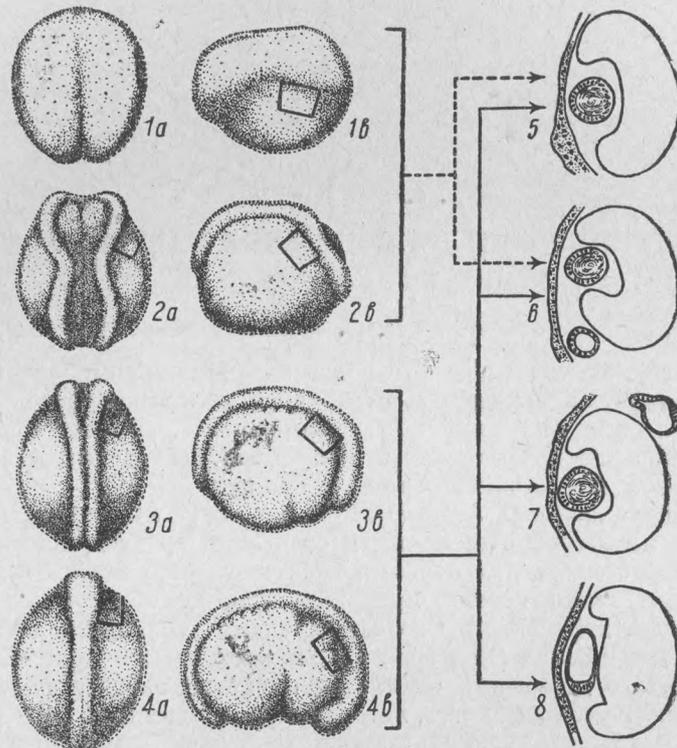
Изучая явление индукции органов в эмбриональном развитии амфибий, мы подвергали эктодерму из области презумптивного лабиринта действию чуждого индуктора—глазного бокала. Проведенные опыты позволили проследить изменение потенций этой эктодермы у зародышей *Triton taeniatus* на ранних стадиях развития.

Релих⁽¹⁾ для аксолотля, а Чои⁽²⁾, Домакавали⁽³⁾ и Сидоров⁽⁴⁾ для некоторых *Anura* показали, что, начиная со стадии средней нейрулы, эктодерма слуховой области при пересадке в чуждое окружение может развиваться соответственно своему происхождению и образовать лабиринт (обычно, правда, дефектный). Соответствующих данных для тритона нет. Старые работы Шпемана⁽⁵⁾ и Леви⁽⁶⁾ не дают нам возможности судить непосредственно о детерминированности слуховой эктодермы у тритона, так как перешнуровка зародыша, которую производили эти исследователи, затрагивала материал предполагаемого индуктора лабиринта—продолговатого мозга.

Наши опыты состояли в трансплантации участка эктодермы из области, где находится материал будущего слухового пузырька, в область глаза. Донорами служили зародыши *Triton taeniatus* на различных стадиях развития, начиная со стадии ранней нейрулы, когда только что появилась спинная бороздка и медуллярные валики еще не приподняты, и кончая стадией замкнувшейся нервной трубки (стадии от 13 до 21 по Гаррисону). В качестве реципиентов были взяты зародыши того же вида, главным образом на стадии замкнувшейся нервной трубки и ранней хвостовой почки.

У донора, предварительно окрашенного нильблаусульфатом, вырезался квадратный лоскут эктодермы слуховой области, заключающий в себе образовательный материал лабиринта (фиг. 1). По размерам трансплантат значительно превышал будущую слуховую плакоду, так как нужно было учесть возможность индивидуального колебания в величине и положении ее презумптивной закладки. На всех изученных стадиях, за исключением последней, эктодерма в этой области морфологически ничем не отличается от окружения. Только на 21 стадии, вскоре после замыкания нервной трубки, впервые намечается утолщение глубокого слоя эктодермы, которое впоследствии должно превратиться в обособленную слуховую пластинку, инвагинировать и дать первичный слуховой пузырек.

У реципиента с правой стороны удалялся линзообразующий участок эпителия вместе с наружным слоем и на обнажившийся глазной пузырь помещался лоскут эктодермы донора. Трансплантат хорошо приживлялся. К моменту фиксации он покрывал не только глаз эмбриона, но и прилежащие части головы. Зародыши выращивались до стадии цилиндрического зачатка передней конечности или до появления на конечности двух зачаточных пальцев. Было изучено 63 таких личинки.



Схема, иллюстрирующая происхождение трансплантата и его развитие. 1—4 стадии доноров (*a*—вид со спинной стороны, *b*—вид сбоку); 1—ранняя нейрула, 2—средняя нейрула, 3—поздняя нейрула, 4—зародыш с замкнувшейся нервной трубкой. Очерчен участок эктодермы, который брался для пересадки. 5—8—образования, развившиеся из пересаженной эктодермы в зрачке и вне глаза (на поперечных срезах головы реципиента).

Рассмотрим отдельно судьбу той области трансплантата, которая после операции вступает в контакт с ретинальным листком глазного бокала, и судьбу остальных его частей.

Последние, расположенные вне зрачка глаза, часто образуют пузырьки и дефектные лабиринты.

Эктодерма от ранней и средней нейрулы (стадии 13—17 по Гаррисону) дает только небольшие пузырьки от 50 до 120 μ в диаметре, как правило по одному в каждом случае, изредка по два. Пузырьки имеют правильно шаровидную или овальную форму и не обнаруживают никаких признаков разделения на отделы. Их стенка образована цилиндрическим, кубическим или плоским эпителием и не имеет характерных для лабиринта утолщений—чувствующих пятен. Различие в строении стенки связано со стадией фиксации реципиента: у зародышей, фиксированных на относительно более поздних стадиях, пузырьки имеют более низкий эпителий. Несколько зародышей было зафиксировано через 2 дня после операции. У трех из них

были найдены пузырьки, которые все имели очень маленькую полость и толстую стенку с клеточными ядрами, расположенными иногда на разных уровнях, и были очень похожи на молодые нормальные слуховые пузырьки. На 6—7 дней позже (стадия двулучевой конечности) стенка пузырьков имеет уже характер плоского эпителия, сходного с эпителием индифферентной части стенки нормального лабиринта на той же стадии.

Эктодерма, взятая от поздней нейрулы и от зародыша с замкнувшейся нервной трубкой, наряду с такими пузырьками образует и другие, обычно несколько более крупные, у которых мы находим утолщенные участки стенки характерного строения и небольшой пальцевидный или вздутый придаток, несомненно представляющий собой ductus endolymphaticus. Эти структуры—чувствующие пятна и эндолимфатический придаток—встречаются как порознь, так и вместе, у одного и того же пузырька. Пузырьки подобного рода должны быть признаны за настоящие, хотя и дефектные лабиринты.

Изменение свойств эктодермы слуховой области в течение нейруляции отражается не только на строении развивающихся из нее

пузырьков—увеличивается также общий % случаев их возникновения. Это можно видеть из таблицы, обобщающей результаты экспериментов.

Таким образом уже на стадии ранней и средней нейрулы эктодерма из области презумптивного лабиринта у тритона не является индифферентной—при пересадке в область глаза она проявляет, по крайней мере в некоторых случаях, тенденцию к впячиванию и образованию пузырька (что соответствует первой фазе нормального развития лабиринта). Дальше образования пузырька дело не идет; стенка пузырька постепенно утончается, но не обнаруживает никакой дифференцировки. На стадиях поздней нейрулы и замыкающейся нервной трубки та же слуховая эктодерма оказывается детерминированной (быть может, еще не у всех особей) на образование лабиринта, что проявляется в чуждом окружении образованием в значительном % случаев пузырьков с характерными для этого органа структурами*. Развития из пересаженной эктодермы лабиринтов, близких по строению к нормальным—с полукружными каналами, подразделением на sacculus и utriculus и т. п., не наблюдалось. Либо условия среды в данных опытах неблагоприятны для нормальной дифференцировки перепончатого лабиринта, либо к концу нейруляции процесс детерминации этого органа еще не закончен.

Остановимся теперь на развитии той части трансплантата, которая после операции находилась в контакте с посторонним индуктором—глазным бокалом. Эктодерма ранней и средней нейрулы всегда образует здесь хруста-

Стадия донора (по Гаррисону)	Количество изученных случаев	Наличие эпителиальных пузырьков	
		Всего	С характерными для лабиринта структурами (чувств. пятна, ductus endolymphaticus)
13	4	1	—
14	4	—	—
15	9	1	—
16	15	2	—
17	5	2	—
18	7	1	1
20	11	7	3
21	8	6	3
Всего . . .	63	20	7

* Совершенно так же характеризует ход детерминации лабиринта у тритона серия ксенопластических пересадок слуховой эктодермы того же *Triton taeniatus* в область глаза зародышей *Bombinator igneus*.

лик—обычно один, реже два или даже три. Если имеется один хрусталик, то он меньше, чем хрусталик левого (неоперированного) глаза, и нередко слабее дифференцирован. Различие иногда настолько значительно, что оно не может быть полностью отнесено за счет более молодого возраста донора, повидимому оно хотя бы отчасти обусловлено некоторой местной спецификой трансплантируемой эктодермы, свойства которой затрудняют образование из нее иного органа, кроме лабиринта. Собственные тенденции развития этой эктодермы однако еще недостаточно сильны, чтобы противостоять индуцирующему воздействию глазного бокала.

Эктодерма, взятая от зародышей на более поздних стадиях развития, не всегда ведет себя подобным же образом. В 3 случаях в углублении глазного бокала на месте хрусталика были найдены дефектные лабиринты, ничем не отличающиеся от тех, которые образуются вне глаза. Хотя пузырьки вплотную прилегают к ретине, глаз не оказывает никакого специфического влияния на их дифференцировку. Два из этих лабиринтов образованы эктодермой, взятой от поздней нейрулы, один—эктодермой от зародыша с замкнувшейся нервной трубкой. Это свидетельствует о том, что на стадии поздней нейрулы, еще до морфологического обособления слуховой плакоды, эктодерма в области презумптивного лабиринта может обладать определенными и настолько сильными тенденциями развития, что она развивается соответственно своему происхождению не только в нейтральном окружении, но и при контакте с активным чуждым индуктором.

В ы в о д ы: 1. Эктодерма из области презумптивного лабиринта, взятая от зародыша *Triton taeniatus* на стадии ранней или средней нейрулы и пересаженная в область глаза старшего зародыша того же вида, может образовать более или менее самостоятельно только недифференцированные эпителиальные пузырьки. На контакт с глазным бокалом этот материал отвечает образованием хрусталика.

2. На стадии поздней нейрулы и замыкающейся нервной трубки тот же участок эктодермы оказывается более специфичным; при пересадке в область глаза он дает пузырьки, имеющие характерные для лабиринта структуры—чувствующие пятна и ductus endolymphaticus. Тенденции к образованию лабиринта в эктодерме слуховой области на этой стадии бывают, по крайней мере у некоторых особей, уже настолько сильны, что взятый отсюда трансплантат продолжает развиваться в детерминированном направлении, даже находясь в контакте с чуждым индуктором.

Лаборатория органогенеза
Института эволюционной морфологии
им. акад. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
15 I 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ K. Röhlich, Roux' Arch., 118, 164—199 (1929). ² M. H. Choi, Fol. anat. jap., 9, 315—332 (1931). ³ A. Domacavalli, Rivista di biol., 22, 245—248 (1937). ⁴ О. Сидоров. Архив анат., гист. и эмбр., 16, 25—71 (1937). ⁵ H. Spremann, Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., 15, H. 3 (1902). ⁶ O. Levy, Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., 20 (1906).