

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

Р. Е. КОГАН

**ИНДУЦИРУЮЩЕЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА НА  
ТУЛОВИЩНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 14 III 1939)

Общепринято для всех исследователей, работающих над вопросами, связанными с детерминацией слухового органа, что слуховые пузырьки—образования зависимые, что они формируются из эпителия, очевидно, под индукционным влиянием закладок других органов (Шпеман, Гольт-фретер, Дальк, Мантольд, Шмидт, Сидоров, Лопашев). Можно считать доказанным, что, начиная со стадии замкнувшихся нервных валиков, индукционные влияния широко разлиты в голове эмбриона (12, 8-10, 5).

Где располагаются индукционные центры или где расположена область индукционных влияний на более ранних стадиях, на стадиях средней и поздней нейрулы, когда слуховые пузырьки уже отчасти детерминированы, как происходит на этих стадиях распространение этих влияний, каков их характер,—в точности неизвестно.

В кратком сообщении Стоун (11) указывает, что при пересадке части нервной пластинки амфибий, соответствующей зачатку *medulla oblongata*, в бок животного, под влиянием зачатка продолговатого мозга индуцируется несовершенный слуховой пузырек вместе с слуховым ганглием.

Ряд авторов (3, 4, 10) указывает, что возможным индуктором слухового пузырька является продолговатый мозг. Некоторые полагают, что слуховые пузырьки индуцируются не из одного, а из нескольких центров, что помимо продолговатого мозга индуцирующей способностью обладает подстилающая мозг мезодерма (2), крыша первичной кишки, включая мезэнтодерму (1), и ганглионарная пластинка (3).

В настоящей работе была сделана прямая попытка испытать способность продолговатого мозга индуцировать слуховые пузырьки путем пересадки продолговатого мозга под брюшной эпителий другого зародыша. Эксперименты были начаты в 1936 г. в лаборатории механики развития Всесоюзного института экспериментальной медицины по предложению и под руководством Г. А. Шмидт и продолжены в Институте экспериментального морфогенеза под руководством Д. П. Филатова.

Пересадки продолговатого мозга с целью получения индуцированных слуховых пузырьков делались Эльбаумом и Нестлером (1). Однако в отличие от наших опытов они подсаживали продолговатый мозг под эпителий другого зародыша главным образом на уровне продолговатого мозга хозяина. В этих экспериментах индуцированные слуховые пузырьки располагались на уровне слуховых пузырьков хозяина несколько вентраль-

нее или позади их. Возможно, что в этих опытах индуцированные пересаженным продолговатым мозгом слуховые пузырьки подвергались дополнительным региональным индукционным воздействиям, свойственным головной области эмбриона.

В наших опытах продолговатый мозг пересаживался на брюхо или в бок зародыша. Индуцированные слуховые пузырьки возникли в результате воздействия на эпителий, исходящего только из пересаженного кусочка нервной системы.

Вначале опыты делались ксено- и гетеропластически. Реципиентом служили тритон (*Triton taeniatus*), донором—зеленая лягушка (*Rana esculenta*), жерлянка (*Bombina bombina*) и аксолотль. Ксено- и гетеропластика применялись для того, чтобы устранить при изучении препаратов всякие сомнения в возможности занесения вместе с имплантатом зачатка слухового пузырька донора. Оказалось, что в 170 случаях пересадки тщательно очищенного от посторонних клеток продолговатого мозга не было ни одного случая занесения слухового пузырька донора. Гомопластические опыты производились на аксолотле.

Мы брали продолговатый мозг от зародышей, находившихся на стадии слившихся нервных валиков, и пересаживали в эпителиальный карман зародышей тритона, находившихся на различных стадиях развития, начиная со стадии поздней гастролы и кончая различными возрастами нейрулы. Некоторые авторы считают одним из возможных индукторов слуховых пузырьков ганглионарную пластинку, поэтому для чистоты опыта имплантат с особенной тщательностью освобождался от закладки ганглионарной пластинки.

Выяснилось, что индукция слухового пузырька из туловищного эпителия затруднена уже на стадии ранней нейрулы, а в более поздних стадиях вовсе не происходит. Наиболее благоприятными и удобными стадиями для этих операций были стадия спинной борозды и стадия пигментированной нервной пластинки, когда будущая нервная пластинка хорошо отличается по цвету от окружающих тканей, но нервных валиков еще нет.

Надо думать, что эпителий подвергается индуцирующему воздействию не в момент операции, а несколько позже. Например, если операция совершалась на стадии нервной пластинки (валики отсутствуют), то индуцирующее действие осуществлялось на стадии ранней нейрулы.

Настоящее исследование показало, что туловищный эпителий тритона на стадии гастролы (валики еще отсутствуют) способен отвечать на индуцирующее воздействие продолговатого мозга образованием слуховых пузырьков. Если принять, что у тритона время детерминации слухового пузырька совпадает со временем детерминации у амблостомы<sup>(6)</sup> *Rana temporaria* и *Bufo bufo*<sup>(7)</sup>, то следовательно к моменту детерминации туловищный эпителий тритона теряет способность образовывать слуховые пузырьки.

Под индуцирующим воздействием продолговатого мозга зеленой лягушки и жерлянки из туловищного эпителия тритона образуются хорошо сформированные слуховые пузырьки, ничем не отличающиеся от нормальных пузырьков на ранних стадиях. В некоторых случаях они плотно прилегают к эпителию, иногда заметна непрерывная связь индуцированных пузырьков с эпителием; в других случаях они утратили эту связь и свободно лежат между эпителием и имплантированным продолговатым мозгом. Иногда в результате индукции возникают из эпителия дефектные образования в виде чрезвычайно маленьких пузырьков, небольших эпителиальных утолщений, скоплений ядер и т. д. Ткани лягушек и жерлянки при окраске эмбрионов борным кармином резко отличаются по цвету

и по величине ядер от тканей тритона. Эмбрионы фиксировались на 4—5 день после операции, когда личинки хорошо плавали и хвост был окаймлен плавниковой оторочкой. Необходимо отметить, что индуцированные пузырьки всегда были на более ранней стадии развития, чем слуховые пузырьки хозяина.

При гомопластических пересадках у аксолотля под индуцирующим влиянием продолговатого мозга в 60 зафиксированных случаях не наблюдалось ни одного случая образования слуховых пузырьков из туловищного эпителия.

Чтобы испытать индуцирующую способность продолговатого мозга аксолотля, мозг последнего имплантировался под эпителий тритона, так как из наших предшествовавших опытов было известно, что эпителий тритона способен образовывать слуховые пузырьки под индуцирующим воздействием мозга зеленой лягушки и жерлянки. Оказалось, что в таком случае под влиянием трансплантата из эпителия тритона возможно в такой же степени, как и в предыдущей серии опытов, образование слуховых пузырьков. Именно в этой серии опытов наблюдались слуховые пузырьки, по своей внешней форме и по положению по отношению к имплантированному продолговатому мозгу не отличающиеся от нормальных слуховых пузырьков ранних стадий развития.

Следовательно продолговатый мозг аксолотля, так же как и продолговатый мозг жерлянки и зеленой лягушки, обладает индуцирующей способностью. Под влиянием продолговатого мозга аксолотля брюшной эпителий гастролы, стадий нервной борозды и нервной пластинки тритона способен образовывать слуховые пузырьки.

Очевидно туловищный эпителий аксолотля на этих стадиях в силу своих повидному видовых особенностей не способен отвечать на воздействие продолговатого мозга образованием слуховых пузырьков.

Данные эксперименты не решают вопроса, специфично ли действие продолговатого мозга на эпителий, отвечает ли эпителий образованием слуховых пузырьков только на воздействие продолговатого мозга или же на воздействие вообще любого участка нервной трубки.

В некоторых случаях пересаживался кусок нервной трубки, лежащей впереди от зачатка слухового пузырька, соответствующий приблизительно среднему мозгу, т. е. вырезывался кусок нервной системы между зачатками слуховых пузырьков и зачатками глаз. Этот участок индуцировал слуховые пузырьки так же, как и продолговатый мозг. Однако из этих экспериментов нельзя сделать заключение, что средний мозг обладает такой же индуцирующей способностью, как и продолговатый мозг. В наших опытах донор всегда был на стадии слившихся нервных валиков, на этой стадии нет четкой границы между средним и продолговатым мозгом, и поэтому вполне вероятно, что при вырезывании среднего мозга захватывалась и часть продолговатого мозга.

Это последнее обстоятельство может быть основанием для заключения, что и при вырезывании продолговатого мозга может быть захвачен материал соседнего участка нервной трубки. Возникает мысль, не создавались ли в туловище хозяина на месте имплантата условия, соответствующие региональности головы эмбриона? Однако препараты показывают, что в большинстве случаев имплантат развивался на месте пересадки только в хорошо сформированный продолговатый мозг.

Может возникнуть сомнение, все ли индуцированные пузырьки идентичны слуховым пузырькам, не являются ли они просто индифферентными пузырьками, получившимися в силу свойственной эпителию особенности образовывать эпителиальные впячивания, жемчужины и т. д.? Не предвещающая ли это качественных особенностей (на это дадут ответ дальней-

шие эксперименты), хочется отметить их совершенно закономерное образование только под влиянием имплантата и их полное сходство с нормальными слуховыми пузырьками на ранних стадиях развития вскоре после отделения последних от эпителия.

Все изложенное позволяет нам сделать вывод, что продолговатый мозг зеленой лягушки, жерлянки и аксолотля на стадии слившихся нервных валиков обладает индуцирующей способностью (возможно наряду и с другими закладками) к образованию из брюшного эпителия гастролы, стадий нервной борозды и нервной пластинки тритона первоначальных стадий слуховых пузырьков.

Отделение органогенеза  
Института экспериментального морфогенеза  
Московского государственного университета.

Поступило  
10 III 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Albaum a. Nestler, Journ. of exp. Zoology, **75** (1937). <sup>2</sup> R. Harrison, Anat. Rec., **64** (1935). <sup>3</sup> W. Holtfreter, Roux' Archiv, **134**, H. 3 (1936). <sup>4</sup> Лопашев, ДАН, XV, № 5 (1937). <sup>5</sup> Пономарева, Арх. анат. и эмбр., XVIII, вып. 3 (1938). <sup>6</sup> W. Röhlich, Roux' Archiv, **118** (1929). <sup>7</sup> Сидоров, Арх. анат., гист. и эмбр., XVII (1937). <sup>8</sup> Шмидт, Бюлл. эксп. биол. и медиц., II, вып. 5 (1935). <sup>9</sup> Шмидт, Archiv de Biologie, XLVIII (1937). <sup>10</sup> Шмидт, Арх. анат., гист. и эмбр., XVIII, вып. 3 (1938). <sup>11</sup> L. S. Stone, Science, **74**; Nat. Ac. of Sci., **571** (1931). <sup>12</sup> C. L. Yntema, Journ. Exp. Zoology, **46** (1926).