

ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Н. А. МАНУИЛОВА

**ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИНЗОБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ СВОЙСТВ
ТУЛОВИЩНОГО ЭПИТЕЛИЯ У *RANA TEMPORARIA* И *RANA
ESCULENTA***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 9 III 1939)

Опыты с глазом, особенно исследование линзобразовательных свойств эпителия, показали, какое значение имеет сравнительно-экспериментальный метод для изучения закономерностей детерминационного процесса. Первые опыты Шлемана (1) по экстирпации материала глаза на нейруле только у *Rana fusca*, правильно указавшие на зависимое развитие линзы у этого вида, дали тем не менее повод к неправильному обобщению этого вывода на всех позвоночных. Наблюдения других авторов (2,3), а затем и дальнейшие опыты Шлемана (4), сделанные уже на других амфибиях, показали, что даже у видов, близко стоящих друг другу, имеется различная степень зависимости закладки линзы от глазного материала. Исследование линзобразовательных свойств туловищного эпителия у амфибий также показало его видовую особенность. Сравнительный метод не следует однако ограничивать только введением разнообразия объектов, не меньшее значение имеет сравнительное исследование какого-либо процесса не только на разных объектах, но и на разных стадиях развития.

Многочисленные пересадки глазного пузыря под туловищный эпителий или, наоборот, туловищного эпителия на глаз показали его неодинаковую способность к превращению в линзу у разных амфибий. Так например, у *Rana temporaria* туловищный эпителий, приведенный в соприкосновение с глазным пузырем, как правило, развивается в линзу, в то время как у *Rana esculenta* эта способность туловищного эпителия значительно понижена, а у *Bufo viridis* и вовсе отсутствует. Возникает вопрос, существует ли действительно такая резкая видовая особенность эпителия, или возможно, что в основе их различий лежат неодинаковые возрастные изменения, приводящие к тому, что тождественными по способности эпителия к линзобразованию оказываются разные стадии отдельных представителей, а поэтому одноименные стадии у них могут быть резко различными.

Для разрешения этого вопроса следовало испытать на разных стадиях развития свойства эпителия хотя бы двух видов, обладающих эпителиями с неодинаковой линзобразовательной способностью. Тогда в случае справедливости последнего из указанных предположений картины линзобразования на разных стадиях у этих видов должны быть сходны, раз-

лично же будут стадии, которые окажутся эквивалентными в этом отношении.

Я начала работу с поздних стадий; более ранние—эктодерма гастрюлы—очень полно исследованы А. П. Шейна, на данные которой, с ее разрешения, я сошлюсь ниже.

Мои опыты были произведены на зародышах *Rana temporaria* и *Rana esculenta* подмосковных водоемов. На *R. temporaria* свойства туловищного эпителия исследовались путем пересадок глазного пузыря под туловищный эпителий следующих 2 стадий: на первой—хвостовой зачаток принимает вид плавника, жабры представлены двумя выростами. Зародыши, находясь еще в оболочках, начинают двигаться. Закладка линзы представлена в виде многослойного утолщения. На второй—головастики уже выплываются. Жабры на этой стадии хорошо разветвлены. Линза уже отделилась от эпителия и представляет полный пузырек.

На зародышах *R. esculenta* я ограничилась более ранними стадиями, так как у нее даже на стадии хвостовой почки линза из туловищного эпителия образуется не так закономерно, как у *R. temporaria* (5). Поэтому я исследовала раннюю и позднюю стадии хвостовой почки. На первой из них появляется почка хвоста. Глазной зачаток на разрезе представляет полный пузырек. В будущем линзовом эпителии никаких изменений не наблюдается. На второй стадии хвостовая почка вытянута, жаберный бугор разделен на лопасти. Зачаток линзы представляет утолщение эпителия.

Операция заключалась в пересадке участков туловищного эпителия на глазной пузырь взамен удаленного линзового эпителия.

Таким образом во всех сериях, как на *R. temporaria*, так и на *R. esculenta*, разные стадии туловищного эпителия испытывались всегда глазным пузырем со стадии ранней хвостовой почки.

Всего на зародышах *R. temporaria* было проделано 75 операций на обеих стадиях, на срезах были исследованы 51, так как у остальных трансплантат выпал. Из 25 зародышей, оперированных на первой из указанных стадий, глазной пузырь развился в чашу у 20, однако закладка линзы образовалась только у трех из них, у остальных никаких изменений в эпителии не наблюдается. У трех полости чаш заполнены мезенхимными клетками. Образованные закладки линз через 2 дня после операции представлены в виде маленьких пузырьков, еще соединенных с эпителием. Обычно же при пересадке глазного пузыря под туловищный эпителий хвостовой почки, через 2 дня после операции, образованные закладки линз больше, всегда уже отделены от эпителия, и в них намечается утолщение для образования волокнистой части.

На более поздней стадии исследованы 26 зародышей. Процент хорошо развитых чаш здесь меньше, чем на предыдущей стадии. Это объясняется тем, что чем позднее стадия эпителия, тем труднее подсадить трансплантат, и тем легче последний повреждается при операции. Из 16 зародышей с хорошо развитой чашей только у 4 наблюдается закладка линзы, которая у двух не развилась дальше утолщения эпителия, у других двух представляет очень маленькие пузырьки. На этой стадии получились приблизительно такие же результаты, как на предыдущей. Если сравнить с тем, что наблюдается при подобных же пересадках на стадии хвостовой почки, то легко можно убедиться в том, что с возрастом способность туловищного эпителия к линзообразованию изменяется; на поздних стадиях линза закладывается редко, даже при условии хорошо развитой чаши, а те линзы, которые образуются, развиваются дефектно.

На *R. esculenta* на обеих стадиях исследованы 50 зародышей. Глазные чаши у всех развиты, как на неоперированных сторонах. На стадии ранней хвостовой почки оперированы 36 зародышей, закладка линзы образова-

лась у всех, причем у 11 линза развита так же, как на неоперированной стороне у тех же зародышей, и находится на стадии закладки волокнистой части. У остальных закладки линз не развились дальше стадии маленьких пузырьков, а у некоторых даже представляют только утолщение эпителия. Эти результаты сходны с тем, что получила Гостеева (5) при исследовании туловищного эпителия *R. esculenta* путем пересадки глазного пузыря под туловищный эпителий. Правда, наряду с дефектными закладками она наблюдала и полное их отсутствие при правильной чаше. Из туловищного эпителия поздней хвостовой почки линзообразование затруднено больше, только у 3 зародышей отмечено небольшое утолщение эпителия несмотря на 3-дневный срок фиксации. У 3 зародышей линза образовалась из края чаши, у остальных никаких изменений в эпителии не наблюдается несмотря на правильное развитие чаши. Интересно, что такой низкий процент закладки линз и их дефектное развитие было отмечено и для *R. temporaria*, но на более поздней стадии, когда головастики уже вылупляются. Очевидно то, что получено для *R. esculenta* на стадии ранней хвостовой почки, соответствовало бы у *R. temporaria* стадии, немного более ранней, чем, первая из взятых здесь.

Таким образом на разных стадиях развития у *R. temporaria* и *R. esculenta* наблюдается одинаковая реакция туловищного эпителия на действие глазной чаши; более ранняя стадия одного вида—поздняя хвостовая почка *R. esculenta*—соответствует более поздней другого—стадии вылупления *R. temporaria*. На основании этого мы можем сказать, что ослабление линзообразовательных свойств туловищного эпителия с возрастом у этих видов протекает с неодинаковой скоростью, и именно это обстоятельство и обуславливает их видовые различия.

Такое заключение еще больше подтверждается опытами А. П. Шейна, которая исследовала линзообразовательные свойства эктодермы и показала, что эктодерма гастролы всех исследованных ею видов, в частности и *R. temporaria* и *R. esculenta*, приведенная в соприкосновение с глазным пузырем, одинаково хорошо развивается в линзу.

Следовательно гастрол оказалась еще такой стадией, на которой будущий брюшной эпителий всех исследованных амфибий одинаково развивается в линзу независимо от его видовой принадлежности. Только впоследствии и очевидно вскоре после гастролы начинаются его возрастные изменения, которые протекают с неодинаковой скоростью у разных видов и приводят к тому, что уже на стадии хвостовой почки линзовые свойства эпителия у них оказываются неодинаковыми. Поэтому, вырывая одну какую-нибудь стадию развития, обычно стадию хвостовой почки, на которой всегда испытываются линзообразовательные свойства эпителия, приходили к заключению, что линзообразовательные свойства туловищного эпителия неодинаковы у разных видов. Между тем оказалось, что на более ранней стадии линза одинаково хорошо развивается у разных амфибий, и дальнейшие картины линзообразования у них сходны, но стадии одних не соответствуют стадиям других. Поэтому, говоря о линзообразовательных свойствах эпителия какого-либо вида, следует оговаривать стадию, к которой это относится.

Эти опыты, указывающие на возрастные изменения линзообразовательных свойств туловищного эпителия, не совпадают с данными тех опытов, в которых испытываются свойства эпителия, пересаживаемого в полость чаши (6), и которые показали, что у всех амфибий и даже на более поздних стадиях туловищный эпителий развивается в полноценную линзу. Различия результатов этих опытов обуславливаются неодинаковыми методами исследования. В приведенных здесь опытах испытываются свойства эпителия, находящегося в его естественном положении, когда он остается

связанным с остальным покровом животного, в то время как при пересадках кусочков эпителия в полость чаши эпителий оказывается оторванным от системы целого. Данные и тех и других опытов правильны. Бесспорно, что свойства эпителия с возрастом изменяются и что превращение эпителия в линзу облегчается при изоляции эпителия от целой системы. Последнее обстоятельство является решающим для исхода опыта, так как контакт эпителия с глазом, отсутствие которого приводит к ослаблению линзообразования, сохраняется; во всех сериях поздний эпителий приводится в соприкосновение с глазным пузырем. Если же для более позднего эпителия оказывается недостаточным то влияние глазного зачатка, которое оказывается до начала его инвагинации, то и это указывает на ослабление линзообразовательных свойств эпителия с возрастом, так как на более ранних стадиях такого контакта пузыря с эпителием достаточно для развития полноценной линзы.

В заключение можно сказать, что только сравнительное изучение линзообразовательных свойств туловищного эпителия *R. esculenta* и *R. temporaria* на разных стадиях позволило сделать вывод о том, что туловищные эпителии этих видов обладают одинаковой линзообразовательной способностью и что изменение этих свойств в процессе развития протекает с различной скоростью.

Эмбриологическая станция
Наркомпроса Грузии.
Тбилиси.

Поступило
10 III 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Spremann, Verhandl. Anat. Ges., (1901). ² Mencl, Arch. f. Entw.-Mech., XVI (1903). ³ King, Arch. f. Entw. Mech., XIX (1905). ⁴ Spremann, Zool. Jahrb., XXII (1912). ⁵ Гостеева, Биолог. журн., IV, № 3 (1935). ⁶ Попов, Биолог. журн., VII, № 3 (1938).