

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

Н. И. ДРАГОМИРОВ

**МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЛАЗНОГО ЗАЧАТКА  
И ПОКРОВНОЙ ЭКТОДЕРМЫ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 19 II 1939)

В предыдущем сообщении <sup>(1)</sup> было показано, что контакт с линзогенным эпителием содействует дифференцировке глаза. Дальнейшие эксперименты позволили уточнить выводы и наглядно показали простой механизм интеграции этого органа, образующегося из зачатков различного происхождения.

В настоящее время мы располагаем следующими данными относительно индукции ретины эктодермой.

В глазном бокале, повернутом на 180° вокруг дорзовентральной оси, у аксолотля закономерно образуется вторая сетчатка в результате соприкосновения презумптивного пигментного листка с материалом хрусталика. Тот же эффект получен у *Hyla arborea* и *Rana arvalis* при операции на стадии оформленных глазных пузырей с тонкой медиальной стенкой и у *Rana esculenta*—на стадии поздней нейрулы, когда зачатки глаз имеют еще вид компактных выступов медуллярной трубки. Первичная ретина в этих случаях обращена медиально, зрачок ее пуст или с сомкнутыми краями; добавочная ретина находится в нормальных отношениях к дериватам эктодермы.

Поворот первичного глазного пузыря у аксолотля всегда сопровождается регуляцией глаза: развивается единственная ретина с хрусталиком в обращенном латерально зрачке.

При обращении глаза вместе с линзогенным эпителием у *Pelobates fuscus* (операционные стадии от медуллярной трубки до зародыша с плоским хвостом и мешковидными хрусталиками) довольно часто наблюдается индукция ретины в той части глазного бокала, которая прилежит к эктодерме, надвинувшейся на место вырезанной закладки хрусталика. Несколько не вполне четких случаев этого рода найдены у аксолотля и *Triton taeniatus*.

Трансплантация глазного зачатка, когда стенки его уже неравномерной толщины, но дистальная еще не начала впячиваться, под кожу головы у *Pelobates* тоже дала положительный результат.

Наконец в одном случае у аксолотля, фиксированного через 48 часов после операции, глазной бокал, пересаженный на 26-й стадии (по таблицам Гаррисона) в область пронефроса, развил лишнюю ретину, которая плотно прижата к эктодерме.

Всего получен 31 случай явной индукции; из этого числа 15 падает на влияние презумптивной закладки хрусталика. Более или менее нормальное развитие органа в правильной ориентации часто должно быть отнесено на счет вращения его после операции; но иногда несомненно происходит полная перестройка раннего зачатка (100% регуляции при опытах над первичным глазным пузырем у аксолотля). Отрицательный результат обычен, если глаз отделен от эпидермиса прослойкой соединительной ткани. Кроме того встречаются случаи более или менее вероятной индукции, а также уродства, допускающие различное толкование. Нарушения, подобные индуцированным, возникшие без видимых причин, единичны.

Об относительной частоте индукции в условиях опыта можно судить по следующим цифрам. В результате реплантации перевернутого глазного бокала у аксолотля удвоение сетины наблюдается в 90% случаев. У *Pelobates* глаз, повернутый (на разных стадиях) вместе с закладкой хрусталика и более или менее сохранивший приданное ему положение, имеет вторую сетину в 30% случаев, а в остальных—к коже обращен пигментный эпителий, на котором закладывается сосудистая оболочка.

Таким образом соприкосновение глазного зачатка с покровной эктодермой определенно является ретиногенным фактором. Особенно энергично индуцирует повидимому презумптивная закладка хрусталика, т. е. именно тот участок эктодермы, который и в норме прилегает к главному пузырю.

Другая сторона взаимодействия—индукция хрусталика сетиной—известна уже давно и экспериментально исследована рядом авторов (2). В нашем опыте она выступает понятно лишь в тех случаях, где глаз мог влиять на постороннюю эктодерму, и то не всегда; образование хрусталика является вторичным эффектом взаимодействия и требует более продолжительного контакта, чем закладка сетины. Все встреченные случаи относятся к *Pelobates*; в 3 из них хрусталик развился из эктодермы, надвинувшейся на место вырезанного линзогенного участка, а в 2 других—индуцирован в ином пункте, дорзально от глаза реципиента. Особенность этих случаев по сравнению с известными в литературе в том, что здесь индуктор (вторая сетина) сам образовался под воздействием эктодермы, в которой он впоследствии вызывает дополнительное образование.

Новая комплексная система возникает явно в результате взаимодействия частей эмбриона, которые в своем предыдущем развитии были подготовлены к этому только в общих свойствах. Оба компонента будущего глаза проявляют морфогенетические потенции соответственно своей принадлежности к определенной реактивной системе (покровная эктодерма, глазной пузырь), но узкая специфика их устанавливается именно в процессе взаимодействия, причем ни одному из них нельзя приписать преимущественно детерминирующего значения.

Контакт не является однако единственной причиной образования сетины и хрусталика. Презумптивная закладка глаза, трансплантированная гораздо раньше, на стадии нейрулы, обнаруживает способность к самодифференцировке, а покровная эктодерма после заблаговременного удаления глаза может, по крайней мере у некоторых видов, дать ослабленную, правда, закладку хрусталика (2). Опыты автора на разных видах *Urodela* и *Anura* показали, что самодифференцирование не предполагает обязательно детальной детерминации зачатка: кусочек пигментного или ретинального листка глазного бокала, пересаженный в нейтральное окружение, может превратиться в целый глазной бокал, с соответственно дифференцированными частями (3, 4). У *Triton taeniatus* удалось выявить, что в первичном глазном пузыре потенции частей не разграничены и детер-

минированной закладки ретины нет. Намечены только градуальные отличия дистального полюса, причем его специфика закрепляется постепенно уже в период контакта с эктодермой (4). Таким образом, оценивая факторы нормального развития глазного бокала, следует учитывать как раннюю анизотропию в его материале, так и контактное влияние. Видовые различия еще предстоит изучить; весьма вероятно, что у разных форм темпы детальной детерминации не одинаковы, и соответственно глаз дифференцируется то более, то менее автономно. Относительно образования хрусталика достоверно известно, что у большинства бывших под опытом амфибий роль индукции очень велика; без глазного бокала хрусталик либо вовсе не образуется, либо представлен рудиментарной закладкой (2, 5). Тем не менее закладочный материал не вполне пассивен и у некоторых видов отчетливо обнаруживает тенденцию давать хрусталик (1, 2).

Следовательно в естественных условиях в контакт вступают те места глаза и эпидермальной эктодермы, где способность к морфогенетической реакции наиболее высока.

В общих чертах взаимодействие можно охарактеризовать как активацию компонентов, которая, обостряя градуальные различия в их материале, вызывает или по крайней мере усиливает определенный морфогенетический эффект. В обоих случаях вследствие локализованного характера индукции коррелятивно устанавливаются пространственные соотношения и пропорции закладок. Взаимодействие выступает таким образом не только как фактор дифференцировки эмбриона, но также как фактор интеграции целостной системы, прежде всего органа, составного по своему происхождению.

Значение обоюдной индукции очевидно тем больше, чем лабильнее предшествующие фазы развития и чем менее координированы детерминационные и формообразовательные процессы на ранних стадиях. Судя по сильной индивидуальной изменчивости эмбрионов, вероятны относительные сдвиги презумптивных закладок, причем, как и во всяком вариационном ряду, небольшие отклонения от нормы должны происходить наиболее часто. Нетрудно видеть, что разбираемая здесь корреляция (как и другие подобного же характера) может выступать в качестве нормирующего фактора. Не следует впрочем приписывать этому моменту абсолютное значение; результаты экспериментальной индукции подтверждают правило, что вполне нормальный орган может образоваться только на нормальном месте, т. е. при наличии определенного комплекса условий.

Факт взаимодействия систем, в той или иной мере способных к самодифференцировке, уже сам по себе заставляет задуматься об историческом развитии корреляции. Выработалась ли индукционная связь в процессе эволюции, по мере объединения образований различного происхождения в один орган, или же система возникла на основе взаимодействия и прогресс заключается в независимой детерминации компонентов? Решение этого вопроса затруднено, поскольку происхождение глаз позвоночных в сущности неизвестно. Тем не менее сравнительно-экспериментальные исследования на ныне живущих формах могут дать очень много для понимания закономерностей эволюции организующих факторов. Как раз относительно динамики развития глаза сравнительное направление наметилось уже давно; возникло оно впрочем чисто эмпирически. Ряд работ посвящен варьирующей зависимости образования хрусталика (2, 5). Хотя до сих пор не удалось связать ее степени с положением того или иного вида в системе, в литературе существуют высказывания в пользу эволюции от полной зависимости в сторону самодифференцировки (Г. Шпеманн, Б. Дюркен, Д. П. Филатов, А. А. Машковцев). Относительно глазного бокала вопрос не обостряли, поскольку многократно доказана его спо-

способность к самодифференцировке. Теперь мы имеем основания рассматривать эту способность тоже на фоне взаимодействия и ставить вопрос об изменчивости ее удельного веса.

Едва ли можно говорить об автономизации закладок в процессе эволюции, как о некоторой общей закономерности. Эмбриогенез позвоночных животных, в том числе и наиболее прогрессивных классов (теплокровные), относится к регулятивному типу. Морфогенетические корреляции здесь весьма распространены, имеют глубокое организующее значение в развитии особи и должны отражаться на филогенетических преобразованиях. Акад. И. И. Шмальгаузен, разбирая многостороннюю проблему развития организма как целого, считает вероятной прогрессивную дифференцировку корреляций при одновременном упрощении и уточнении связей, обуславливающих каждое отдельное образование (6). Этот взгляд можно повидимому принять в качестве рабочей гипотезы для дальнейших исследований.

Лаборатория органогенеза.  
Институт эволюционной морфологии  
им. акад. А. Н. Северцова.  
Академия Наук СССР.  
Москва.

Поступило  
19 III 1939.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. И. Драгомиров, ДАН, XV, 1, 61—64 (1937). <sup>2</sup> O. Mangold, Erg. Biol., 7, 193—403 (1931). <sup>3</sup> N. Dragomirov, Roux' Arch., 123, 522—560 (1933). <sup>4</sup> Н. Драгомиров, Тр. Ин. зоол. та биол. АН УРСР, VIII, 25—144 (1935). <sup>5</sup> В. Попов, М. Кислов, М. Никитенко, П. Чантуришвили, Тр. Ин-та эксперим. морфогенеза МГУ, VI, 149—176 (1938). <sup>6</sup> И. И. Шмальгаузен, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии (1938).