

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

Н. А. МАНУИЛОВА, А. И. МАЧАБЕЛИ, Т. А. СИХАРУЛИДЗЕ

**ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ГЛАЗНОЙ
ЧАШИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 15 II 1938)

Экспериментальное исследование процесса развития глаза первое время сводилось к разрешению одного основного вопроса—является ли процесс развития линзы зависимым или независимым, т. е. может ли линза закладываться и развиваться без глазного зачатка, или ее образование находится в зависимости от последнего и после его удаления не происходит.

Первые опыты Шпемана по экстирпации глазного материала на нейруле у *Rana temporaria* показали, что линза в отсутствие материала чаши не закладывается⁽¹⁾, и привели Шпемана к правильному заключению о формообразующем действии чаши на хрусталиковый материал при типичном развитии. Дальнейшее сравнительно-экспериментальное исследование морфогенных свойств чаши на амфибиях показало, что степень зависимости развития линзы от глазного зачатка выражена неодинаково у разных видов; имеется ряд постепенных переходов от видов, у которых после удаления материала глаза на нейруле развивается хорошо дифференцированная линза, до таких, у которых после такой же операции линза не закладывается вовсе.

Формообразующее значение чаши при этом остается неизменным и сохраняет свою силу одинаково у всех видов, независимо от того, может ли у них линза закладываться в отсутствие чаши или нет.

Все эти опыты по исследованию морфогенного действия глазной чаши относятся к той стадии, на которой линза закладывается при типичном развитии. Естественным следствием этих работ явилось стремление выяснить, ограничивается ли формообразующее влияние глазной чаши той стадией, на которой необходимо ее действие для закладки линзы при типичном развитии, или способность чаши к индукции линзы сохраняется дольше. Еще в работе 1905 г. Шпеман⁽²⁾ высказал предположение о том, что индуцирующие свойства глазного зачатка не ограничиваются одной определенной стадией его развития.

Систематическое исследование линзообразующих свойств глазной чаши старших стадий, начатое Мануиловой, показало, что способность чаши к индукции линзы не определяется тем периодом, когда необходимо ее влияние для закладки линзы в нормальном онтогенезе. Чаша сохраняет свое формообразующее действие на эпителий даже после того, как ее функция в отношении закладки типичной линзы в основном уже выпол-

нена⁽³⁾. Первоначально свойства поздней чашы испытывались или на эпителии, затягивающем чашу после удаления линзового материала, или на туловищном эпителии, посаженном на чашу, и привели к заключению, что, хотя поздняя чаша и сохраняет индуцирующие свойства, ее линзообразовательная способность с возрастом изменяется так, что, чем позднее стадия чашы, тем более дефектна индуцированная ею закладка линзы. Последний вывод оказался неправильным; последующие опыты показали, что развитие таких дефектных линз было обусловлено не изменением индуцирующих свойств чашы с возрастом, а изменением условий ее действия на эпителии. На стадии хвостовой почки, когда обычно закладывается линза, глазной зачаток в виде полого пузыря приходит в плотное соприкосновение с эпителием, тогда как на поздних стадиях пузырь превращается уже в вогнутый двустенный бокал, и слой ретины не только не соприкасается с эпителием, покрывающим чашу, но даже отстоит от него на некотором расстоянии. Этот момент повидимому играет существенное значение при индукции.

Принимая его во внимание, опыт был видоизменен—эпителий пересаживался уже не на чашу, а в ее полость, в сферу ее наибольшего действия. Оказалось, что при таких условиях и хорошо вогнутая чаша индуцирует полноценную линзу, дифференцирующуюся на эпителиальный слой и волокнистую массу. Это обстоятельство дало основание Мануиловой предположить, что глазная чаша очень долго сохраняет индуцирующие свойства, может быть и всегда. Однако такое предположение требовало подтверждения; мы продолжили эти опыты и поставили своей задачей испытать морфогенные свойства чашы еще более поздних стадий.

Одновременно с нами подобные же опыты на больших головастиках и даже взрослых формах были Никитенко поставлены в Институте экспериментального морфогенеза. Его данные, о чем можно судить по предварительному сообщению⁽⁴⁾, подтвердили предположение о том, что чаша сохраняет детерминационные свойства в течение всего онтогенеза.

Указание Никитенко на то, что Мануилова в своих работах пришла к неточному заключению «о прекращении детерминационного влияния со стороны глазной чашы к концу ее инвагинационного периода», неправильно. В своих даже первых работах по исследованию возрастных изменений линзообразующих свойств чашы Мануилова нигде не говорит о прекращении детерминационного влияния глазной чашы и указывает только на то, что «детерминирующие факторы чашы, вызывающие образование линзы в эмбриональном эпителии, сохраняют свою индуцирующую способность по крайней мере до стадии отделения от эпителии нормальной линзы», т. е. той стадии, которая в опыте была взята самой поздней. В последней работе (сдана в печать в декабре 1936 г., доложена 14 XII 1936 г. в Институте экспериментального морфогенеза), с данными которой очевидно Никитенко незнаком, Мануилова пересаживала уже эпителий не на чашу, как в первых опытах, а в ее полость и, получив индукцию хорошо дифференцированной линзы, пришла к заключению, что «глазной зачаток, получив способность к индукции, этой способности, может быть, и совсем не лишается».

Наличие линзообразовательной способности в чаше взрослых форм амфибий является существенно важным фактом для исследования процесса восстановления хрусталика путем его образования из верхнего края ириса. До сих пор неизвестно, каковы те факторы, которые обуславливают этот сложный и важный процесс восстановления органа. Впервые факт восстановления линзы наблюдал Коллючи на тритоне, исследуя регенерирующие свойства глаза. Первое детальное описание этого процесса принадлежит Вольфу, почему образование линзы из материала глаза

и было названо вольфовской регенерацией линзы. Не будем останавливаться на работах, касающихся преимущественно описательной стороны этого процесса, укажем лишь только на то, что экспериментальное исследование процесса регенерации хрусталика у разных амфибий показало, что у бесхвостых амфибий возможность к восстановлению линзы ограничивается довольно ранней стадией онтогенеза, тогда как у тритона оно имеет место и во взрослом состоянии. Этот факт неодинаковой способности к восстановлению хрусталика у бесхвостых и хвостатых амфибий мы решили использовать в своей работе для выяснения тех факторов, которые лежат в основе этого явления. Но прежде чем приступить к выяснению механизма восстановления линзы из края чаши, мы сочли необходимым определить ту стадию, на которой восстановление линзы у бесхвостых амфибий становится невозможным.

Здесь очень коротко будут изложены данные наших опытов: 1) по исследованию морфогенных свойств глазной чаши больших головастика и 2) по выяснению той предельной стадии, на которой материал глаза у бесхвостых амфибий утрачивает способность к восстановлению линзы.

Обе серии опытов были проведены на головастиках *Rana ridibunda* и *Bufo viridis*.

Первая серия опытов заключалась в удалении линзы на разных стадиях развития головастика и последующей пересадке в полость чаши кусочков эмбрионального туловищного эпителия (хвостовая почка). Во второй серии мы ограничились удалением линзы на разных стадиях развития головастика с тем, чтобы проследить за изменением верхнего края приса безлинзовых животных.

Стадий реципиентов в обеих сериях были одни и те же.

1. Головастики с внутренними жабрами. Почка конечностей еще не появились. Длина головастика 10—11 мм.

2. Крупные головастики с внутренними жабрами. Появление почек задних конечностей. Длина головастика 25—26 мм.

3. Головастики с расчлененными задними конечностями.

4. Головастики с расчлененными передними и задними конечностями. В момент операции хвост представлен в виде плавника.

Результаты опытов по исследованию морфогенных свойств глазной чаши поздних стадий показали, что чаша больших головастика сохраняет способность к индукции линзы.

Эмбриональный туловищный эпителий развивается в хорошо дифференцированную большую линзу, если он был посажен на место удаленной линзы в полость чаши головастика с хорошо расчлененными задними конечностями. Однако сравнение результатов опытов по стадиям показывает, что при пересадке туловищного эпителия в полость чаши более ранних стадий линза образуется почти у всех оперированных животных, в то время как у головастика с хорошо расчлененными задними конечностями процент образования линзы значительно снижается.

По прошествии 2—3 дней после операции линзы уже дифференцируются на эпителиальный слой и волокнистую массу.

Об их происхождении из трансплантата можно судить на основании того, что эпителиальный слой некоторых линз остается связанным с остатками трансплантата, у многих клетки эпителиального слоя линзы расположены беспорядочно и не составляют правильного ряда, как обычно. Кроме того иногда в линзах между эпителиальным слоем и волокнистой массой обнаруживаются клетки, содержащие пигмент. Последние представляют остатки трансплантата. Все эти явления при образовании линзы из края чаши нами не обнаруживаются. Относительно тех линз, которые фиксированы через большие сроки после операции (39 дней), трудно сказать,

из чего они образовались, так как остатки трансплантата к этому сроку уже совсем рассасываются, а неправильности в строении эпителиального слоя линзы сглаживаются. Но и на основании тех немногих случаев, где совершенно точно установлено происхождение линз из трансплантата, можно сделать заключение о наличии формообразовательной способности в чаше больших головастиков.

Большая часть опытов проделана на головастиках *Rana ridibunda*. На головастиках *Bufo viridis* пересадка туловищного эпителия производилась только в полость чаши головастиков с расчлененными задними конечностями. Опыты дали положительные результаты, так же как у *Rana ridibunda*.

Что касается способности чаши к восстановлению линзы, то результаты получились различные для *Rana ridibunda* и *Bufo viridis*. В то время как у первой линза может восстанавливаться даже у головастиков с двумя парами хорошо расчлененных конечностей (имеется несколько случаев), у *Bufo viridis* на этой же стадии не обнаружено даже каких-либо изменений в верхнем крае ириса. К сожалению на более ранних стадиях у *Bufo viridis* линза не удалялась, так что у нас нет материала для того, чтобы судить о том, возможно ли у нее восстановление линзы на ранних стадиях развития.

Чем можно объяснить это различие результатов для двух исследованных форм, сейчас сказать трудно. Выше мы видели, что чаша больших головастиков *Bufo viridis* не лишена способности к индукции линзы из эпителия. Следовательно, если образование линзы из края чаши обуславливается формообразовательным влиянием чаши, то причину отсутствия линзы у головастиков *Bufo viridis* следует искать в том материале, который подчиняется этому действию чаши. Но разрешение этого вопроса является следующим этапом нашей работы.

Невозможность образования линзы из края чаши у головастиков *Bufo viridis* дает нам лишнее основание считать, что все линзы, образованные у головастиков этого вида при пересадке эпителия в полость чаши больших головастиков, развились из эпителия.

Таким образом приведенные здесь результаты опытов позволяют сделать следующие два основных вывода:

1. Глазная чаша головастиков с хорошо расчлененными задними конечностями сохраняет способность к индукции линзы как у *Rana ridibunda*, так и у *Bufo viridis*.

2. Восстановление линзы из края чаши у головастиков с двумя парами хорошо расчлененных конечностей наблюдается только у *Rana ridibunda* (единичные случаи), в то время как у *Bufo viridis* такая же операция и на той же стадии не сопровождается даже какими-либо изменениями в верхнем крае ириса.

Эмбриологическая станция
Народного комиссариата просвещения Грузии.
Тбилиси.

Поступило
22 II 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Spremann, Roux' Archiv, 12 (1901). ² Н. Spremann, Zool. Anz., 28 (1905). ³ Н. А. Мануилова, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 14, вып. 3 (1935). ⁴ М. Ф. Никитенко, ДАН, XVI, № 9 (1937).