

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ

Н. И. ДРАГОМИРОВ

РЕГИОНАЛЬНАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ ЗАРОДЫША У ОКУНЯ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 1 III 1940)

В эмбриональном развитии позвоночных процесс гастрულიзации в основном определяет расположение будущих органов. Если трансплантировать верхнюю губу бластопора у амфибий или соответственный край бластодиска у костистых рыб, а у птиц переднюю часть первичной полоски, то удается получить лишнюю закладку эмбриона. При этом пересаженный материал хорды и сомитов обнаруживает способность к самодифференцировке и, кроме того, индуцирует нервную трубку в эктодерме. В литературе неоднократно отмечено, что лишняя система органов бывает тем полнее, чем дальше вперед продвинулась ее закладка. Иногда наблюдается поразительное соответствие ее с региональностью реципиента, т. е. одноименные органы обоих развиваются на одном поперечном уровне. Шпеман<sup>(1)</sup> анализировал это явление в опытах на *Triton taeniatus*. Он применял два способа: а) трансплантацию верхней губы бластопора от гаструл разного возраста и б) всовывание в бластоцель соответствующего отрезка, взятого уже прямо из крышки первичной кишки. В передней половине гастрюлы трансплантаты разного происхождения индуцировали головной мозг с органами чувств, тогда как в задней половине к этому оказалась способной только головная хордомезодерма, туловищная же вызывала образование спинного мозга. Таким образом выяснилось, что характер индукции связан с региональностью зародыша и что индукционные свойства хордомезодермы не одинаковы на всем ее протяжении\*. Структуры, наиболее сходные с нормальными, получались в тех случаях, когда определенный отрезок «подстилки» действовал на эктодерму на соответствующем уровне тела.

Весной 1939 г. я проделал аналогичный опыт на икринках окуня (*Perca fluviatilis* L.). Представляет интерес сравнить соотношение обоих факторов—качества индуктора и местных условий органогенеза—в развитии добавочных структур у представителей разных классов, резко отличающихся по способу формирования зародыша.

Из двух методов, примененных Шпеманом, я пользовался только вторым, а именно имплантировал отрезки готовой хордомезодермальной подстилки под бластодерму. Донором обычно служила средняя гастрюла ( $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$  обрастания желтка). Имплантируемые кусочки не содержали краевого материала. Они происходили из прямоугольника, расположенного

\* Этот вывод подкрепляется также наблюдениями других авторов. Литература по вопросу о региональной детерминации приведена в книге Шпемана<sup>(2)</sup>.

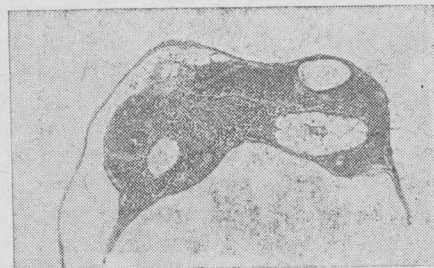
вдоль переднего отдела будущей хорды и несколько выступающего в пре-хордальную область. Обычно такой прямоугольник разрезался поперек на две части, обозначаемые как передний и задний отрезки. Отделение подстилки от поверхностных слоев, т. е. от эктодермы, одетой перидермом, удается без труда, после того как гастрюла снята с желтка и развернута. Взятый кусочек подсовывался затем под край обрастания, без ранения тканей реципиента. В немногих случаях реципиент был на стадии бластулы, тогда имплантат просто втискивался в зернистую массу клеток, в нижней половине колпачка.

При  $+15$ — $+20^\circ$  развитие идет настолько быстро, что уже через 4 дня образуется эмбрион со всеми основными органами, пигментированный и энергично бьющий хвостом и в ответ на прикосновение.

Результаты не представляют каких-нибудь закономерных различий в зависимости от исходной стадии. Это понятно, если принять во внимание,



Фиг. 1. Эксп. Pf=20 ('39). Поперечный срез посредине длины эмбриона. Слева—органы реципиента, справа—индуцированная медуллярная трубка; между ними—растянутый трансплантат из переднего отрезка хордо-мезобласта.



Фиг. 2. Эксп. Pf=8 ('39). Поперечный срез через туловище. Слева—органы реципиента; справа—дорзально-индуцированный продолговатый мозг с одним из двух слуховых пузырьков, под ним—сомиты и хорда трансплантата. Трансплантирована большая часть осевой «подстилки».

что операция всегда производилась до начала собственно органогенеза и структурной дифференцировки.

Ни в одном случае не было индукции второго эмбриона, вроде полученных Шпеманом и другими у амфибий, при трансплантации дорзальной губы бластопора, или Лютером<sup>(3)</sup> у форели и Опшенгеймером<sup>(4)</sup> у *Perca* и *Fundulus* при трансплантации соответствующего края гастрюлы. Почти всегда лишний комплекс структур слит с телом реципиента; только в одном случае он лежит отдельно в стенке желточного мешка, а в двух других—наблюдается продольное расщепление эмбриона.

В области головы добавочные органы и ткани всегда составляют одно целое с массивной головой реципиента. В туловищной области обычно образуется поперечная закладка, отходящая под прямым углом от основной и слитая с нею своим основанием. На хвостовом конце тела трансплантат чаще всего дает короткий выступ или бугор.

Для поперечных закладок характерно положение медуллярной трубки на дистальном конце. Вся закладка выглядит как бы сжатой между желтком и эктодермой (фиг. 1). Повидимому, при перемещении материала в процессе гастрюляции и обрастания желтка трансплантат растягивается в направлении к оси тела реципиента и сдвигается из-под индуцированной им медуллярной пластинки.

Когда на грани головы и туловища развивается лишний комплекс органов с головным мозгом, он обнаруживает признаки полярной органи-

зации. При этом главная масса мозга тоже развивается дистально и именно этот полюс соответствует по строению головному концу.

Регуляторный характер процессов, так часто наблюдаемый в опытах над эмбрионами, в данном эксперименте почти не выражен. Эктодермальные органы уже по самому своему происхождению расположены не так глубоко, как дериваты прочих зародышевых листков. Ближе всего к желтку находится кишечник; хорда и сомиты часто лежат на одном, среднем, уровне. Эти отношения соответствуют норме. В поперечных закладках вентродорзальная ось становится наклонной и приближается к проксимодистальной, т. е. различные органы и ткани располагаются черепицеобразно или даже в один ряд. В остальном организация добавочных комплексов весьма беспорядочна. Компоненты их развиты непропорционально, осевые органы местами прерываются и сформированы почти всегда уродливо. Спинной мозг, кишечник, вольфов проток часто имеют трубчатое строение, но диаметр и длина их сильно варьируют. Ткань хорды обнаруживает тенденцию оформляться в виде цилиндрического тяжа, но иногда дает разветвления или вакуолеобразные вкрапления в других тканях. Осевая мезодерма залегает в виде сегментированных асимметричных масс разной величины и формы. Правильнее всего строение локализованных зачатков—слуховых пузырьков и обонятельных мешков, возникших в результате индукции.

Имплантат всегда включал материал хорды и осевую мезодерму. Между тем ткань хорды образовалась только в 19 случаях из 33. Сомиты развились в 31 случае; в остальных двух—мезодерма представлена недифференцированной массой. Повидимому, детерминация хорды на этих стадиях не абсолютна, и ее материал может входить в мезодермальные структуры. Вольфов проток в трансплантате формируется довольно редко, только в 7 случаях. Такова же частота развития лишней боковой пластинки. Но только в 2 случаях они развились вместе. Кишечник, в виде трубки или энтодермального тяжа, образуется в 19 случаях, безотносительно к тому, содержит ли трансплантат хорду или нет.

Индукция спинного мозга в эктодерме—обычное явление (20 случаев). В 7 случаях индуцировавший его трансплантат не содержит хорды; сомиты присутствуют всегда. Структуры головного мозга возникают гораздо реже (в 11 случаях; из них в 5—как продолжение спинномозговой трубки).

Региональное распределение структур выступает довольно отчетливо. Хорда, мускульные сегменты и недифференцированная компактная ткань встречаются, начиная от уровня слуховых пузырьков и кончая хвостом. Добавочные вольфовы протоки, боковые пластинки, а также кишечная трубка или энтодермальные тяжи образуются исключительно в туловищной области (только в одном случае кишечник продолжается несколько каудальнее).

Спинной мозг никогда не развивается впереди его нормальных уровней, но структуры головного мозга иногда возникают в области туловища (фиг. 2). Эти отношения напоминают доминирование факторов, определяющих головные структуры, встреченное Шпеманом<sup>(1)</sup> в его опытах на тритоне.

Лишний головной мозг развивается как пристройка к мозгу реципиента или отдельно, в виде крупной массы нервной ткани. В нем обычно лучше всего развиты продолговатый мозг и смежные отделы; ни в одном случае дело не дошло до образования глазных пузырей. Обонятельные плакоды и, в особенности, слуховые пузырьки легко возникают в результате вторичной индукции, причем их локализация более связана с положением и строением мозга, чем с уровнем в эктодерме.

Имплантация длинного лоскута из осевой части гастрального выступа дает наибольший эффект. Именно этим путем получены самые сложные



избыточные образования и головные структуры (фиг. 2); имплантат занимает относительно много места и его влияние, как правило, распространяется на смежные области головы и туловища. Передний отрезок хордомезобласта ни разу не попал в область головы. На более каудальных уровнях он непосредственно дает и индуцирует соответственные, туловищные или хвостовые, структуры. Пересаженный задний отрезок в 2 случаях оказался в области головы и индуцировал здесь головной мозг. На уровнях туловища и хвоста задний отрезок ведет себя так же, как и передний.

В общем полученные результаты показывают, что условия органогенеза не одинаковы вдоль оси эмбриона, и это относится ко всем зародышевым листкам. Особенности головной, туловищной и хвостовой областей благоприятствуют развитию соответствующих органов и тканей. Региональные различия частей переднего отдела хордомезобласта в данном опыте не выступают\*. Как индукционное действие, так и собственная дифференцировка пересаженного кусочка обнаруживают глубокую зависимость от новой ситуации. Вместе с тем большое значение имеет величина имплантата: наиболее крупные кусочки подстилки индуцируют наиболее сложные структуры и, взаимодействуя с материалом реципиента, могут нарушать его региональность.

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

Поступило  
7 III 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Н. S p e m a n n, Roux'Arch., **123**, 390—517 (1931). <sup>2</sup> Н. S p e m a n n, Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung, Berlin (1936). <sup>3</sup> W. L u t h e r, Biol. Zbl., **55**, 114—137 (1935). <sup>4</sup> J. M. O p p e n h e i m e r, Journ. Exp. Zool., **72**, 409—437 (1936). <sup>5</sup> R. M. E a k i n, Roux'Arch., **139**, 274—281 (1939).

---

\* Недавно Eakin (<sup>5</sup>) выявил различия в действии частей подстилки на эктодерму у ручьевой форели (*Salmo fario*). Для этого он завертывал отрезок гастрального выступа в лоскут внезародышевой бластодермы и всаживал затем в желточный мешок личинки.