

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

РАЗВИТИЕ СЛУХОВЫХ ПУЗЫРЬКОВ В ОТСУТСТВИИ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА У АМФИБИЙ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 12 V 1940)

Шпеман (1), Шпеман и Гильда Мангольд (2) и другие показали, что при экспериментальной индукции добавочных медуллярных трубок часто развивается целая система органов. Явилось предположение, что органы чувств закладываются в зависимости от соответствующих участков мозга и в частности слуховые пузырьки развиваются как результат воздействия продолговатого мозга на соседнюю эктодерму. Здесь мыслимы влияния на ранних стадиях, когда презумптивный мозг и слуховая эктодерма расположены рядом в крыше гастролы и ранней нейрулы, и затем контактное взаимодействие медуллярной трубки с эктодермой на более поздних стадиях.

Возможность контактной индукции доказана посредством трансплантации презумптивного продолговатого мозга в опытах Стоуна, Альбаум и Нестлера, Горбуновой, Коган (3-6) на многих видах амфибий: *Amblystoma mexicanum*, *Triton taeniatus*, *Bombinator igneus*, *Rana pipiens*, *Rana arvalis* и *Rana esculenta*. При этом выяснилось, что индукция осуществляется легче всего в слуховой области головы и затруднена в других местах эктодермы (4, 5).

Однако роль контактной индукции в нормальном развитии не ясна, поскольку детерминация лабиринта начинается раньше, чем образуется медуллярная трубка. По данным Льюиса (7) у *Rana sylvatica* на стадии поздней медуллярной пластинки лабиринт уже детерминирован. В опытах Релиха (8) на *Amblystoma punctatum* на стадии поздней медуллярной пластинки лабиринт уже детерминирован. В опытах Релиха (8) на *Amblystoma punctatum* Сидорова (9), на *Rana temporaria*, *Rana ridibunda* и *Bufo bufo* и Домаковалли (10) на *Rana esculenta* и *Bufo vulgaris* (*Bufo bufo*) презумптивный материал лабиринта, трансплантированный на стадии средней нейрулы в разные области тела, развивался соответственно своему происхождению и давал слуховые пузырьки. Еще более раннюю детерминацию обнаружил Чои (11) у *Bufo japonicus*, трансплантируя соответствующий участок эктодермы на стадии первого появления медуллярных валиков в область предпочки. При пересадках в области головы слуховые пузырьки образуются из материала ранней нейрулы также у *Amblystoma punctatum* [Интема (12)] и *Amblystoma mexicanum* (Гинзбург, неопубликованные данные).

Вопрос о роли индукции со стороны продолговатого мозга как одного из факторов детерминации лабиринтов может быть выяснен при помощи прямого опыта. Гаррисон⁽¹³⁾ удалял у *Amblystoma punctatum* на стадии ранней медуллярной пластинки презумптивный продолговатый мозг с одной стороны головы и замещал его вектральной эктодермой; лабиринт все же развивался на своем нормальном месте. Лопашов⁽¹¹⁾ замещал презумптивную медуллярную пластинку гастрюлы брюшным эпидермисом ранней нейрулы у *Triton taeniatus*. У полученных этим способом «безнервных организмов» органы чувств отсутствовали; если же некоторые участки мозга восстанавливались, то при них развивались и соответственные органы, в том числе и слуховые пузырьки. Различия результатов, полученные Гаррисоном и Лопашовым, вероятно, объясняются тем, что Гаррисон замещал сравнительно небольшой участок нейрулы, а Лопашов, исключая развитие медуллярной пластинки, резко нарушал всю эмбриональную систему. Не исключена, однако, зависимость результатов от стадии операции, а также видовые различия факторов органогенеза у объектов, с которыми работали эти авторы.

Ниже приведены некоторые новые данные по этому вопросу.

У *Amblystoma mexicanum* по окончании гастрюляции, когда медуллярная пластинка еще не обозначена (стадия 13), удалялась головная часть медуллярной эктодермы вместе с подстилающей хордомезодермой. Личинки фиксированы рано, на стадии, когда лабиринты имеют еще вид однокамерных пузырьков.

У двенадцати личинок регуляция далеко не заполнила дефекта; мозг отсутствует не только в слуховой области, но также роstralно и каудально от нее. Несмотря на это слуховые пузырьки образовались на своих нормальных (приблизительно) местах и лежат свободно в рыхлой мезенхиматозной ткани.

Опыты на *Bombinator igneus* были сделаны на 13-й стадии и на стадии медуллярной пластинки с явственными валиками (стадия 15). Личинки фиксированы на 4-й и 8-й день после операции.

У девяти личинок мозг в слуховой области отсутствует, несмотря на это оба лабиринта—налицо. По величине они в большинстве случаев значительно меньше нормальных, развившихся в контакте с мозгом, более округлы и не имеют типичной грушевидной формы. Дифференцировка частей довольно хорошо выражена (фиг. 1). У всех без исключения лабиринтов дифференцированы чувствующие пятна (от одного до трех), и почти всегда есть *recessus endolymphaticus*; у большинства начинается образование полукружных каналов (фиг. 1). В некоторых случаях можно видеть первые стадии образования хрящевой капсулы. У двух из четырех личинок, оперированных на стадии нейрулы, левый лабиринт имеет зачаточную *lagena*. Ганглий образуется почти всегда.

Сходные результаты получены в опытах на *Bufo bufo* (3 случая).

Кроме того, были проделаны опыты удаления правого медуллярного валика у нейрулы *Bombinator igneus* на 15-й стадии, т. е. на стадии, когда валики уже вполне оформились. В двух случаях из этой серии операция вызвала значительное смещение материала правого лабиринта, который дал слуховой пузырек в вентральной части головы далеко от мозга. В одном из этих случаев образовался лабиринт, не на много меньший по размерам, чем нормальный левый, но значительно уступающий ему в степени дифференцировки. Он имеет два плохо выраженных чувствующих пятна и две септы, из которых одна едва намечена, а также *recessus endolymphaticus*, в то время как в контрольном лабиринте намечены глубокие септы трех каналов и отчетливо выражены чувствующие участки эпителия (фиг. 2). В другом случае, у личинки, достигшей того же воз-

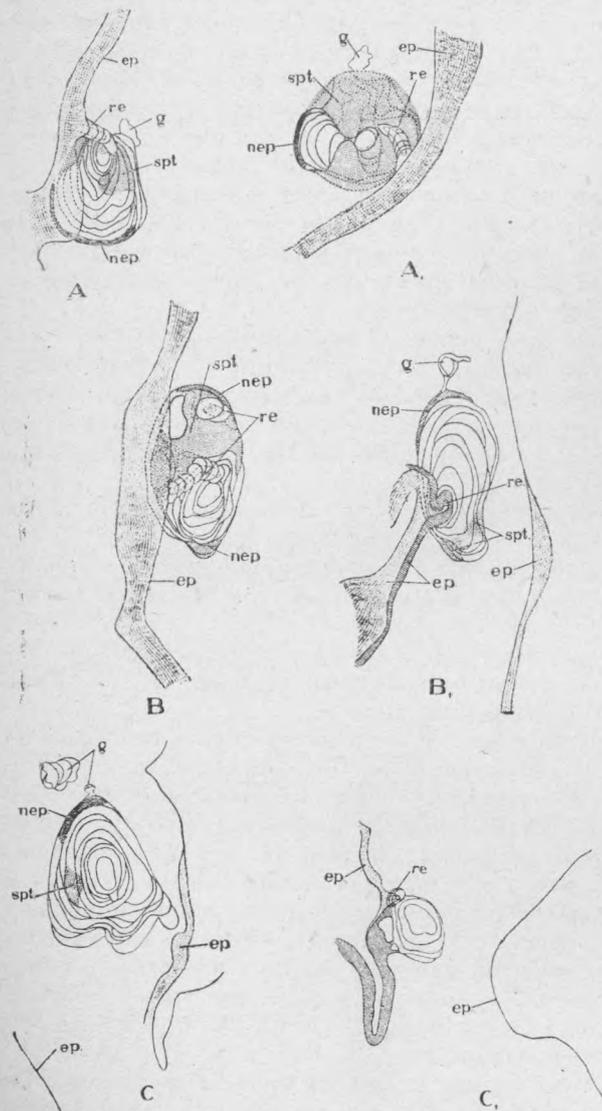
раста и дифференцировки, лабиринт на оперированной стороне во много раз уступает по размерам контрольному и имеет только одно пятно нейроэпителлия; септы не намечены.

Хотя слуховые пузырьки, образовавшиеся без влияния мозга на своих нормальных местах, отстают от контрольных по величине и развиваются

в разных случаях неодинаково, но в общем показывают способность к далеко идущей дифференцировке.

Таким образом у ряда амфибий (*Amblystoma mexicanum*, *Bombinator igneus*, *Bufo bufo*), начиная со стадии ранней нейрулы, присутствие продолговатого мозга не имеет решающего значения для образования закладок лабиринтов, формирования их основных отделов и дифференцировки нейроэпителлия.

По своей способности к самодифференцировке материал лабиринта не представляет исключения среди других презумптивных закладок. Как показал Шпеман⁽¹²⁾ и др., в развитии хрусталика у амфибии значительную роль играет воздействие глазного бокала. Однако, если удалить материал будущего глазного бокала из ранней нейрулы, то у некоторых видов, например у *Rana esculenta*, хрусталик все же развивается. Такие хрусталики, так же, как и лабиринты в моих опытах, весьма варьируют по размерам и дифференцировке и никогда не достигают нормальной величины. Все же зависимость развития хрусталика от глазного бокала более высока, чем лабиринта от продолговатого мозга. При удалении индуктора хрусталик возникает далеко не так закономерно, как слуховой пузырек.

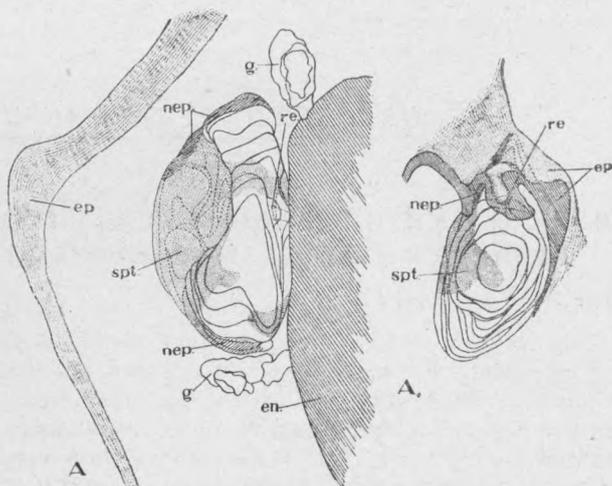


Фиг. 1. Графическая реконструкция слуховых пузырьков *Bombinator igneus*, развившихся в отсутствии мозга. А, А₁—эксперимент Вом. 72, вид сверху; В, В₁—эксперимент Вом. 88, вид сверху; С, С₁—эксперимент Вом. 85, вид снизу. Re—recessus endolymphaticus; nep—нервный эпителий, spt—септа, g—ганглий, ep—эктодермальный эпителий.

Этого и следовало ожидать, принимая во внимание, что глазной бокал и хрусталик развиваются в более тесном контакте и вместе образуют один орган. В соответствии с этим индукционное действие при трансплантации

глазного бокала проявляется гораздо чаще, чем при трансплантации продолговатого мозга*.

Судя по результатам различных экспериментов, некоторая детерминация лабиринтов осуществляется уже на стадии ранней нейрулы. Можно думать, что она происходит одновременно и в связи с детерминацией медуллярной пластинки. Позже контактное взаимодействие медуллярной трубки с эктодермой, очевидно, является существенным фактором развития слуховых плакод. Это видно в моих опытах, а именно, отсутствие мозга отри-



Фиг. 2. Графическая реконструкция слуховых пузырьков *Bombinator igneus*, развившихся после удаления правого медуллярного валика; А—левый нормальный лабиринт, А₁—лабиринт оперированной правой стороны, развившейся без влияния мозга, en—мозг.

цательно отражается на величине и дифференцировке лабиринтов, — они всегда недоразвиваются и притом в разных случаях в разной степени. Вероятно, еще более тесная зависимость развития устанавливается на тех более поздних стадиях, когда между лабиринтами и мозгом осуществляется нервная связь.

Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
16 V 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Spermann, Roux'Archiv, **123**, 389—517 (1931). ² Н. Spermann u. Hilde Mangold, Arch. f. microscop. Anat. u. Entw. mech., **100**, 599—638 (1924). ³ L. S. Stone, Science, **74**, 577 (1931). ⁴ Н. Albaum a. Н. A. Nestler, Journ. of Exp. Zool., **75**, 1—10 (1937). ⁵ Г. П. Горбунова, ДАН, XXIII, 3, 298—301 (1939). ⁶ Р. Е. Коган, ДАН, XXIII, 3, 307—310 (1939). ⁷ W. H. Lewis, Anat. Rec., **1**, 141—145 (1907). ⁸ К. Röhlich, Roux'Archiv, **118**, 164—199 (1929). ⁹ О. А. Сидоров, Архив анат., гист. и эмбр., **16**, 25—71 (1937). ¹⁰ A. Domacavalli, Riv. di Biol., **22**, 245—248 (1937). ¹¹ M. H. Choi, Folia Anat. Japan., **9**, 315—332 (1931). ¹² C. L. Intema, Journ. of Exp. Zool., **80**, 1—18 (1939). ¹³ R. G. Harrison, Anat. Record., **64**, 38—39 (1935). ¹⁴ Г. В. Лопашов, ДАН, XV, 283—285 (1937). ¹⁵ Н. Spermann, Zool. Jahrb., **32**, 1—98 (1912). ¹⁶ O. Mangold, Erg. Biol., **7**, 196—403 (1931). ¹⁷ В. Попов, М. Кислов, М. Никитенко, П. Чантуришвили, Тр. Ин-та эксп. морф. МГУ, **6**, 149—176 (1938).

* Литература по индукции хрусталика приведена у Мангольда (¹⁶) и в более новой работе Попова и др. (¹⁷); данные по частоте индукции лабиринта в работах Стоуна, Альбаум и Нестлера, Горбуновой, Коган (³⁻⁶).