

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Н. И. ДРАГОМИРОВА

**МОРФОГЕННАЯ РЕАКЦИЯ ГАСТРУЛЫ ТРИТОНА В ОПЫТАХ  
ГОМОПЛАСТИЧЕСКОЙ И КСЕНОПЛАСТИЧЕСКОЙ ИМПЛАНТАЦИИ  
ВЕРХНЕЙ ГУБЫ БЛАСТОПОРА**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 1 X 1946)

Вскоре после открытия „первичного организатора“ в области дорзальной губы бластопора при пересадках между различными видами тритона эксперименты ряда авторов показали, что соответствующий материал, взятый от зародыша *Anura*, тоже вызывает развитие второй системы осевых органов в гастрале *Urodela* (1,2). Было замечено, что при столь большом различии между донором и реципиентом чужой трансплантат не включается в состав индуцированных им органов, и этим результат ксенопластики главным образом отличается от результата пересадки между близкими видами. Кроме того, иногда проявляется антагонизм между чуждыми по происхождению тканями, приписываемый ядовитому действию, особенно со стороны пересаженного эмбрионального материала некоторых *Anura*. В остальном действие „организатора“ принято считать лишенным видовой и вообще групповой специфичности, по крайней мере в пределах класса амфибий. Дальнейшие исследования показали, что для „индукции“ лишних органов достаточно ввести в раннюю гастралу тритона мертвый кусочек какой-нибудь ткани животного происхождения (3); в таких случаях дело, главным образом, в свойствах зародыша как реагирующей системы. С другой стороны, выяснилось, что естественный индуктор осевых органов — крыша первичной кишки, материал которой заложен в области верхней губы бластопора, — довольно тонко приспособлен к своей морфогенетической функции, а именно, его головной конец и туловищная часть различаются по своему формативному действию (4,5). Таким образом, обострился вопрос о специализации эмбриональных индукторов в процессе дивергентной эволюции амфибий, а практически возникла необходимость продолжить опыты по сравнению результатов пересадок между близкими и далекими формами.

Я имплантировала среднюю часть дорзальной губы едва намечающегося или серповидного бластопора, т. е. материал „головного организатора“, по терминологии Шпемана, от ранней гастралы *Rana esculenta*, *R. ridibunda*, *R. temporaria* и *Bufo viridis* в бластоцель ранней гастралы *Triturus vulgaris*.

Для сравнения проделаны внутривидовые имплантации у того же тритона. Небольшое число гомопластических операций сделано на *Amblystoma mexicanum*, *Bufo bufo* и *Rana ridibunda*.

Опыты гомопластики на *Triturus* всегда давали положительный результат, если только не было болезненной задержки общего раз-

вития. В четырех случаях на брюшной стороне реципиента образовался целый добавочный зародыш. Два из них ориентированы соответственно полярности реципиента, причем у одного формируется даже передняя часть головы и есть глаз; еще один, тоже имеющий глаз, ориентирован перпендикулярно к главной оси, а в четвертом случае добавочный зародыш расположен в обратной, встречной ориентации относительно первичного. Отсюда видно, насколько сильно организующее действие имплантата. В остальных случаях под влиянием имплантата развилась на различном протяжении — иногда только на уровне головы — вторая медуллярная трубка вместе с хордой и сомитами; изредка встречаются одни только медуллярные структуры.

Очень эффектный результат дала единственная гомопластическая операция на *Rana ridibunda*. Зародыш фиксирован на третий день, на стадии поздней хвостовой почки. На нем, в передней половине слева, развился целый маленький придаточный зародыш, с головой, пропорционально развитым туловищем и свободным хвостом. Спина его обращена латерально, правый бок достигает уровня сомитов реципиента; передний край головы расположен на уровне глаза, а изогнутый набок хвост приходится посредине длины тела реципиента. Таким образом, голова образовалась в головной области, все же остальное тело маленького зародыша возникло впереди соответствующих туловищных органов реципиента. На срезах установлено, что у придаточного зародыша развиваются оба глаза, головной и спинной мозг, хорда и сомиты. Реципиент сформирован нормально, если не считать только что описанного придатка, и развивался нормальным темпом. Этот случай отчетливо показывает морфогенную активность „первичного организатора“ лягушки.

Опыты гомопластики на *Bufo bufo* и на *Amblystoma mexicanum* тоже дали положительный результат: в нескольких случаях образовалась вторая медуллярная закладка, развитие которой прослежено до стадии смыкания валиков.

Что касается ксенопластических пересадок тритону, то прежде всего следует отметить, что они почти не повышают процента смертности оперированных зародышей. Только в отдельных случаях можно обнаружить дегенеративные изменения тканей и пикноз клеточных ядер вокруг имплантата. Индукция медуллярной закладки получена под влиянием имплантатов от трех видов *Rana* и от *Bufo viridis*.

Наилучшие результаты дала серия опытов, в которых донором была *Rana esculenta*. Имплантат всегда развивался обособленно; он образует массивную хорду, ткань сомитов и, как правило, медуллярные структуры. В двух случаях развилась оформленная медуллярная трубка. Между тем, имплантат никогда не содержал презумптивного медуллярного материала. Хорда *Rana* часто бывает подковообразно изогнута, а медуллярная ткань имплантата расположена между ее плечами; медуллярная трубка формируется тогда под поляризующим в поперечнике влиянием двух концов хорды.

Частота индукции при ксенопластике ниже, чем при гомопластике. Основная причина этого состоит, по видимому, в угнетающем влиянии этого рода операций на общее состояние зародыша, потому что у всех без исключения развивавшихся нормальным темпом зародышей в обеих сериях опытов имплантат индуцировал вторую медуллярную трубку. Кроме того, следует учесть трудность распознавания индуцированной закладки, когда имплантат и реципиент принадлежат к одному виду. Возможно, что при гомопластике у ослабленных зародышей тритона вторая медуллярная трубка возникала в результате регулятивного развития имплантата из собственной ткани последнего.

Так или иначе, чужой имплантат действует на эмбриональные

ткани тритона менее активно, чем „организатор“ того же вида. Ни в одном случае ксенопластики не развился целый добавочный зародыш с закладками головных органов. Довольно часто рядом с имплантатом, состоящим из эмбриональных частей *Rana*, лежит медуллярная трубка из материала реципиента. Ни глазных зачатков, ни слуховых пузырьков не встречается. В большинстве случаев индуцирован спинной мозг на разных уровнях тела реципиента. Индукции головного мозга в туловище не наблюдается. В трех случаях „головной организатор“ лягушки попал в голову зародыша тритона. В одном случае голова спереди раздвоена; справа есть отдельная добавочная структура уродливого головного мозга тритона, непосредственно за которой расположен имплантат в виде хорды и сомитов. В другом — возле продолговатого мозга реципиента находится широко развернутая медуллярная трубка (индуцированный продолговатый мозг?), а под нею хорда лягушки; каудальнее передняя часть спинного мозга образует дивертикул в сторону пересаженной хорды. Третий случай представляет наибольший интерес. Имплантат лежит в голове, вентрально справа, он дифференцировался на хорду и мускульную ткань. Там, где хорда примыкает к эктодерме тритона, а именно у переднего ее конца на уровне глаз реципиента и в средней ее части на уровне продолговатого мозга, индуцированы две отдельные медуллярные трубки; обе они представляют собою типичный спинной мозг.

Как известно, в гомопластических опытах Шлемана на том же виде тритона, посвященных вопросу о региональности, „головные свойства“ всегда доминировали: пересаженный „головной организатор“ индуцировал головной мозг и в туловище, а „туловищный организатор“ в области головы вызывал развитие второго головного мозга<sup>(4)</sup>. Не так в данных опытах ксенопластики: здесь чужой имплантат, который всегда происходил из участка „головного организатора“ и всегда содержал самую переднюю часть презумптивной крыши первичной кишки, как правило, вызывает развитие спинного мозга в туловище и, по крайней мере в одном вполне инструктивном случае, вызвал два отрезка типичного спинного мозга в голове. Объяснение этого кроется скорее всего в том, что для развития структуры спинного мозга достаточно слабого влияния, а чужой имплантат действует относительно слабо. Последнее ясно из того обстоятельства, что он не индуцирует полноценной закладки придаточного зародыша в этих опытах.

Если допустить, напротив, что региональные различия — качественного порядка и „головной организатор“ отличается специфическими свойствами от туловищного, то такой результат непонятен. Если чужой имплантат действует в качестве индуктора, то по своему происхождению он должен был бы индуцировать головные структуры; если же ткань лягушки выступает в роли неспецифичного раздражителя, то она должна бы вызывать эффект в соответствии с региональностью реципиента. Этот принципиальный вопрос, важный для понимания механизма эмбрионального развития, заслуживает дальнейшего исследования, и метод ксенопластики может оказаться при этом весьма полезным.

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

Поступило  
1 X 1946

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> B. Geinitz, Roux' Arch., 106, 357 (1925). <sup>2</sup> H. Bytinski-Salz, *ibid.*, 118, 121 (1929). <sup>3</sup> J. Holtfreter, *ibid.*, 132, 307 (1934). <sup>4</sup> H. Spemann, *ibid.*, 123, 389 (1931). <sup>5</sup> J. Holtfreter, Biol. Zbl., 53, 404 (1933).