

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Н. И. ДРАГОМИРОВ

**ДЕЙСТВИЕ МЕЗЭКТОДЕРМЫ ЛЯГУШКИ В ДЕТЕРМИНАЦИОННОМ
ПОЛЕ БАЛАНСЕРОВ У ЗАРОДЫШЕЙ ТРИТОНА**

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

Как показал Гаррисон исследованиями на *Amblystoma*, мезэктодерма челюстной дуги играет важную роль в развитии балансера: она служит благоприятным субстратом для созревания эктодермы будущего балансера и доставляет материал для мезенхиматозной сердцевины зачатка⁽¹⁾. Равен, изучая индукционные свойства головной мезэктодермы при помощи метода ксенопластики, наблюдал в качестве наиболее постоянного результата удвоение или умножение балансеров у зародышей тритона под влиянием близлежащего имплантата, взятого от лягушки⁽²⁾. Наконец, Ротману удалось получить головастиков *Anura* с правильно расположенными балансерами, трансплантируя брюшную эктодерму тритона в лицевую область гастрюлы жерлянки; при этом индуцированный зачаток бывает выполнен мезенхимой реципиента⁽³⁾. Ясно, что чужая мезэктодерма способна усиливать процесс, ведущий к развитию балансеров, и пригодна для построения зачатка, между тем ни то ни другое не входит в ее нормальные функции, потому что балансеры — своеобразные личиночные органы многих *Urodela* — не встречаются у *Anura*. Возникает вопрос: имеем ли мы дело с относительно индифферентным материалом или же эти результаты отражают глубокое сходство его морфогенетических свойств в обеих, далеко разошедшихся в течение эволюции, группах амфибий? В самом деле, балансеры удваиваются и размножаются исключительно легко при всяких оперативных вмешательствах, и заполнение полого эпителиального выроста относится к общим свойствам мезенхимы, а с другой стороны, индукция балансера у жерлянки представляет собой самый яркий пример индукции чуждого органа и, скорее всего, должна быть отнесена на счет грубого подобия зародышей и гомологии местных влияний. Для экспериментального анализа этого явления необходимо выяснить, в какой мере челюстная мезэктодерма *Anura* способна к избирательному органообразующему воздействию на эктодерму *Urodela*. С этой целью и были проделаны приведенные ниже опыты, при которых мезэктодерма *Rana esculenta* имплантировалась зародышам *Triturus vulgaris*.

В одной серии опытов отрезок медуллярного валика с челюстным выступом, взятый от нейрулы, или материал из области челюстной дуги от старшего зародыша лягушки всаживался в бластоцель бластулы или гастрюлы тритона. Известно, что кусочки разных фиксированных тканей и живые части зародыша, будучи вложены в бластоцель, вызывают формативные процессы в разных местах тела, причем довольно часто возникают лишние балансеры, в комплексе с другими

органами или под непосредственным воздействием имплантата^(4, 5). Мезэктодерма лягушки, дающая отчасти хрящи, а главным образом рыхлую соединительную ткань, оказалась сравнительно слабым возбудителем. Как и в опытах Равена, ее присутствие отражалось только на ближайших презумптивных закладках, преимущественно на развитии балансеров, причиняя их удвоение или образование нескольких балансеров вместо правого или левого. Имплантат всегда находится вблизи двойного зачатка, но мезенхима лягушки не участвует в построении этих балансеров и даже не заходит в их базальные воронки. Заслуживает внимания следующая деталь: в случаях удвоения закладки, когда два балансера сидят тесно рядом, обычно один из них отходит на нормальном уровне, а другой, т. е. добавочный, вентрально от него, либо оба сдвинуты вентрально. Это наблюдается безотносительно к разному положению имплантата и должно быть отнесено на счет организующих факторов зародыша, а именно: напряженность местного детерминационного поля, повидимому, резко снижается в дорзо-латеральном направлении.

В другой серии опытов возрастные различия между донором и реципиентом были меньше. Зародыши тритона оперированы на стадии желточной пробки (стадия Н 12) или переходной от гастрюлы к нейруле (стадия Н 13). Имплантат всегда происходил от нейрулы *Rana esculenta* и всовывался под эктодерму. У фиксированных на стадиях Н 37—39 зародышей мезенхима лягушки занимает иногда значительное пространство, слегка приподнимая эпидермис реципиента. Она не влияет или влияет крайне неопределенно на эктодерму в области сердца и на более каудальных уровнях, а также на боковой поверхности головы, если же она вторгается в суборальную зону, то вызывает развитие лишнего балансера или смещение ближайшей закладки. В наиболее ярких случаях одновременно с нормальными балансерами появляется третий вырост того же типа, но гораздо более крупный, простой или раздвоенный, медиально позади рта. Такой вырост состоит из эпителия тритона снаружи и мезенхимы лягушки внутри; характерная базальная мембрана подстилает его эпителий и ее раштруб — воронка балансера кончается на рыхлой соединительной ткани имплантата; на дистальном конце выроста клетки эпителия, как нормально, производят липкие конусы. В другой группе случаев один из балансеров развивается не на своем месте, а сдвинут вентрально, к имплантату, от которого произошла его мезенхиматозная сердцевина. Смещенный зачаток тоже бывает двойным. Быстрый гистогенез, присущий эмбриональным тканям *Anura*, не ускоряет образования базальной мембраны; последняя, напротив, развивается слабо, вероятно потому, что гистогенное взаимодействие между чужой мезенхимой и эпителием несколько затруднительно. Возможность образования базальной мембраны в ксенопластически составных балансерах была показана Гаррисоном, который пересаживал готовую к образованию балансера эктодерму *Amblystoma punctatum* на голову младшим зародышам *Rana sylvatica*⁽¹⁾. Детерминированная эктодерма играет ведущую роль в этом процессе, похожем на образование кориума и не требующем от подкожной мезенхимы более узкой специализации.

На стадиях Н 12 и Н 13 и даже у ранней нейрулы потенции к образованию балансеров распространены еще довольно широко. Как нашли А. С. Гинзбург и О. И. Шмальгаузен, имплантация совсем постороннего возбудителя — кусочка фиксированной алкоголем мышью печени — зародышам *Triturus vulgaris* на этих стадиях относительно часто ведет к появлению лишнего балансера, который может возникнуть в любом месте на вентральной поверхности головы и в области сердца (неопубликованные данные). Следовательно,

тот факт, что мезэктодерма лягушки действует только в области балансеров, говорит о положительном отличии этой области, равно как и о сравнительной слабости вносимого стимула. Мезэктодерма лягушки, повидимому, не способна вызвать развитие балансера в индифферентной эктодерме и в этом далеко уступает многим естественным и случайным эвокаторам. Случаи удвоения нормальной закладки, как уже отмечено вначале, выражают скорее особенность данного формативного процесса, нежели особое отношение к нему мезэктодермы. Для возникновения совсем отдельных балансеров, судя по их локализации, местная тенденция эктодермы тоже является решающим фактором. При всем том следует подчеркнуть, что имплантат, будучи гомологом материала, который причастен к развитию балансеров у зародышей *Urodela*, находит применение своим свойствам именно в области, охваченной этим процессом.

Отзывчивая реактивная зона расположена не вокруг презумптивных балансеров, а между ними. Если имплантат лежит выше их уровня, то дорзо-латеральная эктодерма головы не реагирует на его присутствие, и даже в случаях расщепления закладки лишний балансер, примыкающий к сидящему на месте, не бывает локализован дорзально от последнего. Повидимому, в нормальных отношениях балансеры развиваются на самой границе специфического ареала.

Этот ареал, в котором эктодерма тритона отличается повышенной способностью к развитию балансеров, замечательно совпадает с участком, в пределах которого зародыши *Urodela* индуцируют присоски в пересаженной эктодерме *Anura*. Эктодермальный трансплантат, покрывающий лицевую область, как правило, образует присоски позади рта, там, где этим органам надлежит быть у донора и где в настоящих опытах возникают медиальные балансеры^(6,7). Если же кусочки эктодермы пересажены отдельно в суборальную область и на челюстную дугу, то трансплантаты столь же постоянно образуют присоску на месте балансера⁽⁸⁾. Очевидно, эктодерма *Anura* восприимчива к факторам, локализирующим развитие балансеров, но ее отношение к детерминационному полю своеобразно, а именно, она дает присоски преимущественно там, где для развития балансеров требуется добавочный стимул.

Избыточное образование балансеров, расположенных медио-вентрально, наблюдается при экспериментах, угнетающих развитие зародыша, наряду с циклопией и тому подобными уродствами, состоящими в сближении или слиянии парных органов головы⁽⁹⁻¹¹⁾. В настоящих опытах зародыши обычно развивались нормально, парные балансеры развивались на своих местах, а слишком крупный медиальный возникал вследствие положительного влияния имплантата. Таким образом, полученные результаты сближают явление редукции билатерального поля с активацией срединной части нормально простирающегося органообразующего участка.

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

Поступило
1 X 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. G. Harrison, J. Exp. Zool., **41**, 349 (1925). ² Chr. P. Raven, Roux' Arch. **130**, 517 (1933). ³ E. Rotmann, Verh. d. zool. Ges., **1935**, 76 (1935). ⁴ O. Mangold, Naturwiss., **19**, 905 (1931). ⁵ S. Toivonen, Ueber die Leistungsspezifität der abnormen Induktoren in Implantatversuch bei Triton, Helsinki, 1940. ⁶ H. Spemann u. O. Schotté, Naturwiss., **20**, 463 (1932). ⁷ J. Holtfreter, Roux' Arch., **133**, 427 (1935). ⁸ O. E. Schotté and M. V. Edds, J. Exp. Zool., **84**, 199 (1940). ⁹ Б. И. Калининский, ДАН, **17**, 495 (1937). ¹⁰ Б. І. Балінський, Тр. АН УРСР, Збірн. онтоген, **12**, 73 (1938). ¹¹ S. R. Detwiler and W. M. Copenhaver, J. Exp. Zool., **88**, 399 (1941).