

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ЗАВИСИМОСТЬ ФОРМАТИВНЫХ РЕАКЦИЙ ЗАРОДЫША *TRITURUS VULGARIS* ОТ СТАДИИ РАЗВИТИЯ В ОПЫТАХ ИМПЛАНТАЦИИ КУСОЧКОВ ФИКСИРОВАННОЙ ТКАНИ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 19 VII 1947)

Как известно, у амфибий можно вызвать образование лишних эмбриональных закладок не только путем пересадки активных частей зародыша, но и в результате введения посторонних тел, в особенности кусочков фиксированных тканей животного происхождения.

Процесс индукции, вызванный действием таких возбудителей, конечно, нельзя отождествлять с нормальным, где организатор является составной частью сложной коррелятивной системы, действующей и развивающейся в процессе онтогенетического развития. Но именно поэтому опыты с искусственными возбудителями, воспроизводящие некоторые стороны нормального процесса, могут с успехом применяться для его анализа.

Задачей настоящего исследования было проследить зависимость результата индукции от стадии развития зародыша, на которой вносился стандартный возбудитель в виде кусочка фиксированного органа. Опыты производились на зародышах *Triturus vulgaris*. Имплантатом служила печень мыши, предварительно убитая 70° спиртом и затем промытая физиологическим раствором. Каждому зародышу вводился один кусочек уплотненной печени, вырезанный в форме кубика, грань которого равнялась 300 μ . Кусочек помещался в blastocel ранней, средней или поздней гастролы тритона, а при операциях на законченной гастролу и ранней нейруле плоский кусочек печени квадратной формы с гранью в 300 μ всовывался под эктодерму в области сердца.

Присутствие имплантата резко снижало жизнеспособность зародышей. Многие из них погибали уже на другой день после операции. Часто ткани вокруг имплантатов разлагались, либо около них образовывались большие водяночные пузыри. Иногда имплантат выталкивался из тела зародыша.

Несмотря на небольшое количество годного к обработке материала, результаты опытов довольно определенны и представляют интерес, так как вопрос о значении стадий при индукции мертвыми возбудителями почти не изучен.

При просмотре полученных результатов оказалось, что убитая печень мыши может вызвать у зародыша тритона развитие ряда органов и частей тела: фрагментов головного и спинного мозга, органов чувств, в первую очередь слуховых пузырьков, глаз, обоня-

тельных закладок, хрусталиков, балансеров, жабер, почечных канальцев, плавниковидных и хвостобразных выростов кожи, мускулатуры, хорды и целых хвостов.

Печень мыши в качестве возможного индуктора была уже испытана Гольтфретером (1). Он испытывал ее свойства в свежем состоянии, после обваривания кипятком и т. д. Гольтфретер получил результаты, сходные с перечисленными выше в отношении индукции органов головы, но плавниковидные выросты и хвосты в этих его опытах не развивались.

Большая часть индукции в моих опытах произошла в передней части туловища на брюшной стороне эмбриона. Индуцированные образования располагаются в определенной последовательности вдоль тела личинки. Краниальнее лежат органы головы, каудальнее туловищные образования. Кроме того, за малым исключением, индуцированные структуры расположены в определенном отношении к имплантату. Кроме трех случаев, все головные структуры развиваются краниально по отношению к имплантату, либо на уровне его. Все туловищные и хвостовые образования лежат каудально от имплантата. У личинок с индуцированными туловищными образованиями, за одним исключением, обнаружена также индукция головных структур на уровне или впереди имплантата. Гольтфретер (1) указывает, что во всех его опытах с разнообразными гетерогенными индукторами главная масса индуцированных образований лежала впереди имплантата. Только индуцированные почечные канальцы, плавники и иногда мускулатура образовывались в некоторых случаях позади имплантата. Сходные отношения отмечает Тойвонен (2).

Частота образований отдельных органов в настоящих опытах весьма различна. Чаще всего развиваются головной мозг и слуховые пузырьки. Мозг в некоторых случаях имеет сходство с продолговатым мозгом, в других же его строение настолько нарушено, что отнести его к тому или иному отделу головного мозга невозможно. Слуховые пузырьки достигают весьма различной степени дифференцировки. Наряду с простыми недифференцированными пузырьками встречаются слуховые пузырьки с чувствующими пятнами и даже с зачатками септ. Обонятельный зачаток развился только у двух личинок. В одном случае образовался глаз весьма дефектного строения, не имеющий формы бокала и без хрусталика, в другом — два изолированных хрусталика. Мускулатура, хорда и целые хвосты образуются редко, чаще встречаются плавниковые выросты, по наружному виду сходные с хвостами, при изучении которых на срезах оказывается, что они лишены осевых структур и представляют просто плоские выросты кожи.

Балансеры также развиваются не часто; это может быть объяснено небольшим количеством опытов, относящихся к той стадии, на которой имплантация обычно приводит к образованию балансера. Один раз образовались жаберы и один раз почечные канальцы.

Общий процент индукции падает с переходом к старшим стадиям; вместе с тем меняется и качество индукции. Это вполне согласуется с данными, полученными при изучении гетеротопной индукции под влиянием естественных индукторов. Махемер (3) пересаживал верхнюю губу бластопора *Amblystoma mexicanum* и *Triturus vulgaris* на разных стадиях зародыша и нашел, что способность презумптивной эктодермы реагировать на действие индуктора падает с возрастом эктодермы.

С другой стороны, реакция эктодермы меняется в зависимости от стадий оперированных зародышей так, что для каждой стадии какое-либо образование развивается преимущественно по сравнению с другими.

Введенная на ранней и средней гастрале печень мыши индуцирует органы как эктодермального, так и мезодермального происхождения. Последние, однако, возникают значительно реже. Так, из 24 полученных на этих стадиях индукций мезодермальные органы развились только у 7 личинок, а органы эктодермального происхождения у всех 24.

Головной мозг индуцирован в 100% случаев у зародышей, оперированных в разном возрасте, начиная с самых ранних стадий гастралы и до стадии полукруглого blastopora включительно. В подавляющем большинстве случаев головной мозг развивается в сопровождении слуховых пузырьков. Слуховые пузырьки различно дифференцированы и встречаются в разном количестве — от одного до четырех при индуцированном участке мозга. В одном случае развились глаз и обонятельный мешок, вместе с небольшим участком мозга.

У одной личинки образовались лишние жабры, у другой почечные канальцы.

В конце гастралации, на 11-й и 12-й стадии (по нумерации Гаррисона), повидимому, резко снижается способность зародыша к формативным реакциям вообще.

Индукция мезодермальных структур у зародышей, оперированных в этом возрасте, не встречается вовсе.

Способность эктодермы к органообразующим реакциям на поздних стадиях гастралы не утрачивается, но резко снижается. Из 23 оперированных на стадии поздней гастралы зародышей индукция мозга произошла лишь у 8. Кроме того, развившиеся в этих случаях участки мозга гораздо меньше по объему и отстают в дифференцировке по сравнению с теми, что образуются при операциях на ранней и средней гастрале.

Кроме мозга и слуховых пузырьков, у зародышей, оперированных на стадии поздней гастралы, развиваются балансеры. Некоторые закладки, которые в норме образуются по соседству с мозгом и в известной зависимости от него, индуцированы без мозга. У одной личинки найден лишний слуховой пузырек, у другой — образование, более всего похожее на обонятельный зачаток, и два хрусталика, также образовавшиеся в отсутствие мозга и глаза. В двух случаях развились плавниковидные выросты, в одном из них — в области сердца.

Эти результаты согласуются с данными Гольцфретера, который изолировал эктодерму ранней гастралы *Triturus alpestris* и затем, по достижении эктодермой возраста поздней гастралы, пересаживал ее на нейрулу *Triturus* и *Bombina*. Типичной нейральной индукции в эктодерме этого возраста не происходило, но трансплантат реагировал на формативные стимулы зародыша образованием вторичных закладок, как, например, слуховой пузырек или балансер (4).

Результаты операций на стадии ранней нейрулы отличаются тем, что имплантат, находящийся в области сердца, индуцирует там главным образом балансер. При имплантации на ранних гастралах балансер не развивается, вероятно, в силу каких-то изменений свойств имплантата, или его положения к моменту детерминации балансера. Операции на стадии ранней нейрулы совсем не дают уже индукции мозга, повидимому, вследствие угасания соответствующих свойств эктодермы.

Только в одном случае образовался незначительный участок мозга в связи с нормальной закладкой и слуховой пузырек в результате операции на 13-й стадии.

Таким образом, введение постороннего стандартного возбудителя на разных стадиях развития зародыша дает различные результаты. Изменения морфогенетической реакции с возрастом показывают, что

вне осевой области зародыша на стадиях гастрюляции сперва угасают потенции к образованию мезодермальных структур и хорды, затем мозга, и дольше всего сохраняется способность эктодермы к образованию вторичных закладок, слухового пузырька, хрусталика, балансера и, вероятно, обонятельного мешка. Отсюда можно сделать вывод, что в течение эмбриогенеза последовательно сменяются соответствующие состояния презумптивной эктодермы.

Лаборатория органогенеза
Института эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академии Наук СССР

Поступило
19 VII 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Hoffreter, Roux' Arch., 132, № 2-3, 225 (1934). ² S. Toivonen, Ann. Acad. Sc. Fenn., ser. A, 55, № 6, 1 (1940). ³ H. Machemer, Roux' Arch., 126, № 3, 391 (1932). ⁴ J. Hoffreter, *ibid.*, 138, № 2, 163 (1938).