

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Н. И. ДРАГОМИРОВ

**ВЛИЯНИЕ ДЕТЕРМИНАЦИОННЫХ СВЯЗЕЙ НА СПЕЦИФИЧЕСКУЮ
ВЕЛИЧИНУ БАЛАНСЕРОВ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 25 IV 1947)

Изменение органов в процессе видообразования и дивергентной эволюции систематических групп связано с изменением морфогенетических функций организма и представляет проблему механики развития в такой же мере, как генетики и экологии. Экспериментальный анализ выявляет прежде всего глубокое значение наследственных потенций клеточного материала, но условия детерминации зачатка и его развития в организме тоже должны играть определенную роль. С этой точки зрения интересным объектом оказалось развитие балансеров *Urodela*, органов сугубо временного значения в филогенезе, как и в онтогенезе, к тому же крайне изменчивых.

В опытах пересадок эктодермы между *Triturus vulgaris* и *T. cristatus* на стадии ранней гаструлы зародыш чужого вида индуцирует балансеры, типичные для донора по форме и величине⁽¹⁾. Трансплантация на стадии нейрулы от обыкновенного тритона к старшему аксолотлю приводит к индукции заметно увеличенных балансеров⁽²⁾. Сопоставляя эти результаты, трудно согласиться с заключением Ротмана⁽¹⁾, что „действующая система“ только дает толчок к развитию органа, не влияя на его размеры, которые, как и морфологические признаки, будто бы всецело определяются „реагирующей системой“. Скорее можно допустить одинаковую силу детерминационных полей у обоих сравниваемых видов *Triturus*. Наличие более интенсивного влияния в организме аксолотля, у которого балансеры встречаются лишь в редких случаях атавизма, но зато зародыши крупнее, чем у тритонов, довольно вероятно. Следует учесть, однако, что пересадка эктодермы на старшего реципиента может благоприятствовать развитию балансера⁽³⁾. Наконец, в образовании балансера участвует мезенхима, и взаимодействие чуждых тканевых компонентов может положительно отражаться на величине зачатка⁽⁴⁾.

Опыты, приведшие к настоящему сообщению, предприняты, чтобы сравнить реакцию эктодермы *Triturus vulgaris* и *T. cristatus* в условиях детерминации балансеров в организме третьего вида. Основным приемом была пересадка туловищной эктодермы тритона в лицевую область зародышам аксолотля (*Amblystoma mexicanum*). Для более многостороннего сравнения проделана, кроме того, серия трансплантаций от *T. cristatus* к *T. vulgaris*. Реципиенты оперированы преимущественно на стадиях законченной гаструлы и ранней нейрулы, реже на стадии смыкания медуллярных валиков. Трансплантат происходил из разных участков средней гаструлы, а в отдельных случаях от начальной гаструлы или из крыши бластулы. Он помещался справа на вентральную сторону будущей головы с таким расчетом, чтобы

не заходил на место медуллярного валика и не мог служить источником мезэктодермы для балансера.

Индукция балансеров осуществлялась далеко не всегда, но имела место во всех видовых и возрастных комбинациях, притом в трансплантатах из всех участков презумптивного эпидермиса и медуллярной эктодермы. Трансплантация к самым старшим реципиентам — аксолотлям дала сравнительно слабый эффект, в особенности в тех случаях, когда была пересажена каудальная эктодерма.

Зародыши аксолотля индуцируют балансеры, как правило, на челюстной дуге позади глаза, т. е. именно там, где балансер развивается в норме у тритонов. Если трансплантат не достигает этого места, индукция происходит в ближайшей его части, иногда на значительном расстоянии от оптимального пункта: вентрально на гиоиде

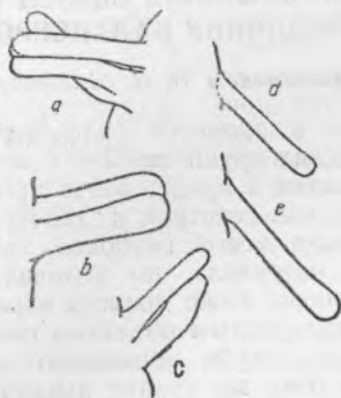


Рис. 1

или в области жабр. Даже самые крупные лоскуты эктодермы, покрывающие обширный участок на теле реципиента, производят балансер или пучок балансеров только в одном месте.

Фактором, разрешающим развитие балансеров, может быть присутствие мезэктодермы, которая мигрирует вдоль висцеральных дуг таким образом, что достигает места балансера на челюстной дуге раньше, чем появится на уровне жабр, и более вентрально. Если так, то понятно, что эктодерма дает балансер там, где раньше всего появляется формативный стимул, и более благоприятным местом будет то, где влияние мезэктодермального субстрата осуществляется более длительное время. Впрочем, гетеротропная индукция балансеров во всех случаях сопровождается индукцией других образований и не исключено локализирующее действие последних (ср. (5)).

За редкими исключениями мезенхима, выполняющая зачатки балансеров, не отличается от мезенхимы реципиента, и нет никаких признаков образования избыточной мезэктодермы трансплантатом.

Эктодерма каждого вида тритона реагирует по-своему, развиваясь у зародышей аксолотля, причем подвой оказывает, в общем, положительное влияние на величину индуцируемых им балансеров. Укрупнение не носит характера аномальной гипертрофии, какая бывает, например, у балансеров, выполненных мезенхимой лягушки (4), и даже в случаях развития множественных зачатков не нарушает типичной формы выростов, палочковидных у *Triturus vulgaris* (рис. 1, d) и булавовидных у *T. cristatus* (рис. 1, e).

Эктодерма *Triturus vulgaris* на зародышах аксолотля обычно образует почти нормальные балансеры, которые могут достигать таких размеров, как у крупных особей своего вида. Слабые зачатки встречаются слишком редко, чтобы служить указанием на редукцию морфогенетического стимула в связи с утратой балансеров у аксолотля.

Если отбросить случаи совсем абортивных образований, близкие к отсутствию индукционного эффекта, то толщина балансеров на такой стадии развития, как у личинок тритона накануне выклеывания из оболочки, колеблется от 70 до 100 μ в дистальной части*.

Эти колебания нельзя свести к индивидуальности доноров или к разной реактивной чувствительности эктодермы, потому что трансплантаты от одной и той же гастролы дают все варианты, безотносительно к своему региональному происхождению. Величина пересаженного лоскута, как кажется, имеет большее значение, но тоже не является решающим фактором. Таким образом, величина балансера устанавливается в каждом конкретном случае в зависимости от условий развития трансплантата.

Огромные по сравнению с донорами размеры реципиентов не отражаются заметно на силе индукционного эффекта. Правда, в 30% случаев индуцированная закладка бывает чрезмерно обширной и производит несколько (2—5) балансеров, но это случается также и в результате трансплантаций между тритонами.

Пересадка эктодермы *Triturus cristatus* аксолотлю дала индукцию балансеров в двух случаях; в обоих балансеры крупнее, чем у контрольных личинок (130 и 140 μ против 120 μ). Один из индуцированных зачатков, возникший почти на „правильном“ месте, расщепился надвое (рис. 1, b); другой дал одиночный балансер, сидящий более вентрально. Оба трансплантата были взяты из вентро-каудального квадрата одной и той же гастролы.

Эктодерма *Triturus cristatus*, пересаженная к *T. vulgaris*, производит балансеры меньшей величины (110 μ , реже 120 μ). Иногда балансер трансплантата возникает непосредственно возле балансера реципиента, причем оба вполне проявляют свой видовой характер (рис. 1, c).

Чрезмерно крупные зачатки рано или поздно расщепляются на доли равной, приблизительно нормальной величины или реже делятся с небольшим остатком. Из серии *Triturus vulgaris* → *Amblystoma mexicanum* можно привести следующие примеры: Ax 24 (рис. 1, a) 100 + 100 + 100 μ (300 : 3); Ax 28 70 + 70 + 70 μ (210 : 3). Эктодерма *T. cristatus* на аксолотле дала двойной балансер в одном случае: Ax 109 (рис. 1, b) 140 + 140 μ (280 : 2). Отсюда видно, во-первых, что величина балансера в пучке, как и одиночного, зависит от количества стимулированного материала, и во-вторых, что она лимитируется видовыми свойствами эктодермы.

Таким образом, величина балансеров всегда зависит непосредственно или косвенно от силы индукционного эффекта. Случаи образования очень мелкого выроста, близкие к отсутствию индукции, и индукция эксцессивного зачатка, дающего начало нескольким балансерам, представляют, с этой точки зрения, крайние члены одного ряда. Хотя формативные тенденции эктодермы, которая легче всего дает выпячивания определенного диаметра и склонна к вторичному расчленению слишком крупных выростов, вполне отчетливы, формативное влияние организма нельзя рассматривать как импульс, лишенный количественного действия.

Варьирующую величину балансеров нельзя отнести на счет силы детерминационного поля в целом. Действительно: а) балансеры стандартной величины могут возникать в разных местах головы, а не только на нормальном месте, т. е. в морфогенетическом центре поля; б) величина балансера не всегда непосредственно отражает силу индукционного стимула, а является функцией индуцированного участка;

* Измерения сделаны на объектах, фиксированных жидкостью Буэна и уплотненных в спирту; диаметры выростов характеризуют относительную величину активированных участков эктодермы.

в) этот последний может в несколько раз превышать нормальные размеры у зародышей одного вида и одинаковой величины, а с другой стороны, бывает одинаковым у особей разной величины, относящихся к разным видам. Локальные условия, стабильные в норме и очень изменчивые в опыте, повидимому, имеют решающее значение. Они выступают, однако, на фоне регионального влияния, которое подготавливает эктодерму к данной формативной реакции и распространено во всей висцеральной области головы, безотносительно к тому, несет ли она функцию детерминационного поля балансеров у зародышей данного вида.

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

Поступило
25 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ E. Rotmann, Roux'Arch., 133, 193 (1935). ² O. Mangold, Naturwiss., 19, 905 (1931). ³ D. Bodenstern, Physiol. Zool., 26, 44 (1943). ⁴ Н. И. Драгомиров, ДАН, 56, № 6 (1947). ⁵ J. Holtfreter, Roux'Arch., 127, 619 (1933).