

Н. И. ДРАГОМИРОВ

РАЗВИТИЕ СМЕШАННЫХ БАЛАНСЕРОВ ПРИ МЕЖВИДОВЫХ ПЕРЕСАДКАХ ЭКТОДЕРМЫ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 25 III 1949)

Метод межвидовых пересадок дает возможность выяснить, как глубоко изменяются формативные свойства клеток и тканей зародыша в связи с морфологическими различиями животных. Пересаживая закладочный материал редуцированного органа, можно рассчитывать, что он найдет более благоприятные условия для формирования зачатка в эмбриональном организме другого вида, которому свойственно полное развитие этого органа.

В этом отношении интересна редукция балансеров у аксолотля. У родственных видов из того же семейства амблостомид балансеры хорошо развиты и служат органами опоры для выклюнувшейся личинки, пока не разовьются передние ноги. У аксолотля балансеры, как правило, вовсе не появляются, а передние конечности образуются сравнительно поздно, повидимому, в связи с особенно пышным развитием жабр, приспособленных к опорной функции. Только у отдельных личинок из некоторых кладок икры удается найти пару небольших конических выступов, рудименты балансеров, по бокам головы или только один, на одной стороне.

При предыдущих опытах было замечено, что эктодерма гребенчатого тритона хорошо приживляется и образует балансеры у зародышей аксолотля⁽¹⁾. Это наблюдение привело к описанным здесь пересадкам в обратном сочетании. Для опыта важно, чтобы не было антагонизма между тканями донора и реципиента или обособления трансплантата; наряду с этим, желательнее наибольшее своеобразие формы органа у реципиента, чтобы по возможности уловить влияние последнего на тип экспериментально полученного зачатка. Выбор объектов в данном случае удовлетворяет и второму требованию, так как у гребенчатого тритона (*Triturus cristatus*) балансеры, при помощи которых личинка подвешивается к водным растениям, особенно хорошо развиты, характерным образом искривлены и утолщены на конце.

Квадратный лоскут эктодермы вырезался у аксолотлей на разных стадиях эмбриогенеза, от средней гастролы до нейрулы с уже сближающимися медулярными валиками, причем область, из которой происходили трансплантаты, все более сужалась с возрастом доноров, чтобы избежать пересадки материала, уже не способного к данной формативной реакции. Таким образом, самые ранние трансплантаты взяты из передней эктодермы гастролы, другие — из лицевой области ранней нейрулы, а самые старшие — из области балансеров. Реципиент почти всегда был более развит, так что трансплантаты от гастрол попадали к нейрулам тритона, а взятые на стадиях нейруляции — к зародышам на стадиях формирования головы. Были проделаны операции двух родов: а) транс-

плантат вполне и даже с избытком покрывает место одного из балансеров (обычно правого); б) край трансплантата занимает только часть района, где нормально образуется балансер, и эктодерма тритона может участвовать в образовании зачатка. Приживление обычно бывает совершенно гладким, без краевого валика, складок или выступов, и происходит очень быстро. Пигментированный трансплантат резко выделяется на белом зародыше гребчатого тритона, границы его достаточно отчетливы и у личинки.

Различия в исходных стадиях развития не отражаются заметно на результатах опыта, потому что всегда осуществлялись оптимальные сочетания трансплантата и зародыша, в пределах возрастных соотношений, вполне благоприятных для индукции балансеров, по крайней мере у тритонов. Но пространственные соотношения трансплантата и местной эктодермы играют очень большую роль.

У тех зародышей, у которых достаточно крупный трансплантат с избытком покрывает место балансера — на челюстной дуге позади и ниже глаза — так, что эктодерма тритона не может участвовать в образовании зачатка, балансер на оперированной стороне головы обычно не развивается. Трансплантат остается гладким или образует утолщения иного рода. Только в двух случаях получен отчетливый положительный результат. У одного зародыша на месте правого балансера, в центре трансплантата, образовался длинный вырост, состоящий из эктодермы аксолотля. Внешне это настоящий балансер, только немного недоразвитый, уже и короче левого балансера реципиента; видовые признаки недостаточно выражены. На срезах видно, что мезенхима заходит только в его базальную воронку, а просвет эпителиального выроста совершенно пуст и отделен от основания эпителиальной же перемычкой. В данном случае пересаженная эктодерма аксолотля самостоятельно образовала гораздо лучше сформированный балансер, чем большинство рудиментарных балансеров у аксолотля. У другого зародыша еще лучше развитый балансер, как нормально выполненный мезенхимой, но тоже без участия эктодермы тритона, образовался слишком вентрально, на нижнем крае трансплантата. Он не имеет характерного для балансеров гребчатого тритона искривления и напоминает прямые балансеры пятнистой амблостомы, но не так равномерно утолщается к концу. Быть может, неправильное местоположение отразилось на его форме.

Образования трансплантатом конических рудиментов балансера, типичных для аксолотля, не наблюдалось.

В трех случаях был пересажен маленький кусочек от гастролы. На соответствующей стадии каждый из этих трансплантатов целиком пошел на образование выроста, по форме, величине и положению подобного зачатку балансера, но через двое суток уплотился, и развития балансера на этой стороне головы не последовало.

Если трансплантат только своим краем покрывает место балансера, то зачаток из эктодермы тритона иногда пробивается рядом с ним. Это было отмечено в четырех случаях, причем на стадии полного развития балансеров такие зачатки найдены резко недоразвитыми. У четырех личинок вместо балансера образовалась глубокая выемка на краю трансплантата, эктодерма тритона вытеснила пересаженную, вдаваясь в виде бухты; в двух случаях было отмечено даже невысокое выпячивание, но противодействие трансплантата оказалось слишком сильным для его развития, и позднее зачаток балансера бесследно исчез. У одного зародыша балансер, заложившийся вблизи трансплантата, развивался дольше, но был слабым и вскоре редуцировался.

Повидимому, эктодерма аксолотля и после пересадки остается мало способной к развитию балансера. Судя по двум положительным случаям, когда образованный ею зачаток развился гораздо лучше, чем у аксолотля, условия для этого в организме тритона более благоприятны; но

взаимодействие трансплантата с лежащими под ними тканями зародыша не обеспечивает формативной реакции.

Трансплантируя эктодерму аксолотля зародышам обыкновенного тритона (*Triturus vulgaris* = *taeniatus*) на стадии ранней гастролы, Мангольд (2) получил только отрицательный результат и нашел, что уже немногие клетки трансплантата могут сильно мешать развитию балансера. Ротман (3) в аналогичных опытах только один раз получил балансер целиком из эктодермы аксолотля и в нескольких случаях наблюдал участие последней в образовании балансера реципиента. Таким образом, пересадки на более ранней стадии развития, чем в моих опытах, дали не больший эффект.

Одностороннее представление этих авторов (2, 3) об эктодерме как реагирующей системе, только воспринимающей импульсы от субстрата или от соседних частей зародыша, снова оказывается несостоятельным. В предыдущем сообщении (1) было отмечено, что пересадка эктодермы к более крупным зародышам другого вида ведет к индукции более крупных балансеров. Здесь следует подчеркнуть формативное взаимодействие в самой эктодерме. Описанный выше случай, когда довольно хорошо развитый балансер образовался на краю трансплантата, пока единичен и не может служить надежным доказательством; но это взаимодействие отчетливо выступает в многочисленных случаях образования смешанных балансеров.

Если трансплантат замещает не слишком большую часть зачатка, заходя на место балансера своим краем или вклиниваясь углом, то почти всегда развивается смешанный балансер из эктодермы обоих видов. По мере удлинения и роста зачатка, который вначале имеет форму купола, затем становится цилиндрическим и, наконец, принимает вид булавы, эпителий аксолотля вытягивается продольной полосой на одной его стороне. Если такая полоска узка и не достигает вершины балансера, т. е. трансплантат доставил только небольшой сектор или сегмент закладки, формирование выроста осуществляется преимущественно силами эктодермы реципиента. Однако пересаженная эктодерма отнюдь не является пассивным материалом; это ясно в тех случаях, когда трансплантат дает половину зачатка или даже немного более, образуя одно целое с эктодермой тритона, а в хорошо развитом балансере составляет значительную часть эпителиальной стенки, не нарушая общей конфигурации органа. Находясь в основании выроста, а равно на вершине выпячивания или на конце булавы, эктодерма аксолотля не мешает правильному формированию балансера. Характерная кривизна тоже бывает хорошо выражена, безразлично, находится ли чужой эпителий на вогнутой или выгнутой поверхности. Впрочем, балансеры, образованные преимущественно эктодермой аксолотля, менее искривлены.

Участие трансплантата приводит к уменьшенной закладке, тормозит формативный процесс и отрицательно отражается на окончательной величине балансера. За некоторыми исключениями, балансер развивается тем лучше, чем меньше он содержит пересаженной эктодермы, но иногда и при значительном ее участии бывает почти одинаковым с нормальным на противоположной стороне головы.

Эктодерма амфибий, как известно, крайне чувствительна к качеству субстрата, на котором она развивается, и многие ее производные возникают в зависимости от прилегающих изнутри частей зародыша. Взаимодействие эктодермы с мезодермальными образованиями и мезенхимой входит в комплекс нормальных условий закладки балансера и, по всей вероятности, этот субстрат у тритона положительно влияет на формативные свойства трансплантата. Это взаимодействие, однако, явно недостаточно для положительной реакции, так как образование балансера в центре трансплантата, вдали от эктодермы реципиента наблюдается исключительно редко. Единственный случай этого рода лишний

раз показывает также, что участие мезенхимы имеет второстепенное значение для образования выроста, который здесь оказался пустым. Мезенхима тритона, наполняющая балансер, конечно, содействует развитию зачатка и, вероятно, влияет на его форму, так как участвует в образовании эластичной базальной мембраны под эпителием. Но образование зачатка начинается утолщением и выпячиванием эктодермы, и для дальнейшего его развития свойства эктодермы имеют решающее значение, как это видно из результатов обратной трансплантации, когда зародыши аксолотля индуцируют хорошо развитые балансеры в пересаженной эктодерме гребенчатого тритона ⁽¹⁾. С другой стороны, в новых опытах на первый план выступают взаимоотношения трансплантата с эктодермой реципиента.

Видовые различия не настолько глубоки, чтобы пересаженная эктодерма развивалась обособленно у зародышей тритона. Напротив, после гладкого приживления трансплантат становится органической частью эктодермы реципиента и, участвуя в выпячивании, дающем начало балансеру, образует с нею одно целое, притом не в качестве пассивного материала, так как может составить около половины зачатка, не нарушая его конфигурации. Отсюда естественно сделать вывод, что эктодерма тритона положительно влияет на формативные свойства трансплантата.

Институт морфологии животных
им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
23 III 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Н. И. Драгомиров, ДАН, 58, № 5 (1947). ² O. Mangold, Naturwiss., 19, 905 (1931). ³ E. Rotman n, Roux' Arch., 133, 193 (1935).