

Н. И. ДРАГОМИРОВА

**ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ
ЭКТОДЕРМЫ В ОБЛАСТИ ЗАКЛАДКИ ГЛАЗ У АМФИБИЙ**

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

Опыты на зародышах амфибий вскрывают ранние различия закладочного материала органов, связанные, повидимому, с процессами, ведущими к образованию зачатков, и обостряющиеся по мере развития зародыша, но неодинаково стойкие даже у близких видов.

Так, эктодерма из области слуховой плакоды, пересеженная на туловище, у зародышей тритона гораздо чаще сливается с эпителием кожи и реже дает слуховой пузырек, чем у аксолотля; и хотя с возрастом донора процент положительных случаев закономерно повышается у обоих видов, различие между ними остается отчетливым вплоть до стадии, когда появляется закладка уха⁽¹⁾. Другой, часто упоминаемый пример — это в разной мере зависящая закладка хрусталика⁽²⁾.

Авторы склонны оценивать такие различия как более раннюю и стойкую детерминацию органа у одних видов по сравнению с другими; кроме того, было замечено, что у первых понижена способность остальной эктодермы к образованию одноименного зачатка⁽¹⁻⁴⁾.

Эти различия между видами связаны, конечно, с видовыми особенностями эктодермы, в процессе дифференцирования которой определяются органообразующие участки и выделяются зачатки органов. Но при крайнем разнообразии ее производных, возникающих к тому же неодновременно, и специализация закладочного материала идет, быть может, по-разному в разных местах. Чтобы уловить здесь общие закономерности, нужно исследовать возрастные изменения в целом ряде органообразующих участков.

Мною были поставлены соответствующие опыты относительно развития глаз. Участок эктодермы из области закладки глаз, которая расположена на переднем краю медуллярной пластинки, а на более ранних стадиях определялась при помощи красочных меток, помещался под туловищную эктодерму на правый бок зародыша. Трансплантат вырезался справа от плоскости симметрии, т. е. содержал материал правого глаза. Донор и реципиент обычно были одного возраста, только трансплантаты от самых ранних гаструл, не имеющих еще эктодермального покрова, пересаживались к более развитым зародышам. Опыты проделаны на 7 видах амфибий: аксолотле (*Amblystoma mexicanum*), жерлянке (*Bombina bombina*), зеленой жабе (*Bufo viridis*) и лягушках — остромордой (*Rana arvalis*), травяной (*R. temporaria*), зеленой (*R. esculenta*) и озерной (*R. ridibunda*).

Эктодерма от ранних гаструл, еще не подстеленная крышей первичной кишки, оказалась способной давать после трансплантации только ткани мозга и реже эпидермис. Тенденция к развитию глаза появляется

не раньше, чем гастрюляционное впячивание достигнет области глаз, а у некоторых видов гораздо позже. При этом сравнительно молодые трансплантаты производят только маленький комочек ретины, покрытый пигментным эпителием, или даже только комочек пигментного эпителия, тогда как старшие, впрочем, не всегда,—глазной бокал нормальной величины и типичной формы. Таким образом, чем старше был донор, т. е. чем дольше глазной участок эктодермы развивался в нормальных условиях, тем большее количество глазного материала он может выделить, дифференцируясь на новом месте. Такое назревание свойств соответствует нормальной последовательности органогенеза, так как зачатки глаз происходят из закладки мозга. Слияние ранних трансплантатов с эпидермисом имеет двойное основание. Во-первых, эпидермис — это наиболее примитивная структура среди производных наружного зародышевого листка, занимающая наибольшую площадь; в эмбриогенезе, как и в филогенезе, все остальные эктодермальные закладки можно рассматривать в качестве производных первичного эпидермиса, а способность к его развитию распространена повсеместно и, повидимому, появляется раньше других. Во-вторых, относительно индифферентный молодой трансплантат имеет больше шансов быть ассимилированным туловищной эктодермой, а тогда он превращается опять-таки в эпидермис. Если это не происходит чаще, то только потому, что трансплантат всовывался под эктодерму, а не приживлялся в ее толще, т. е. попадал в условия, более благоприятные для развития мозга.

На старших стадиях, когда пересадка чаще всего ведет к развитию глаза, некоторая степень специализации глазного материала несомненна; этого нельзя сказать о младших стадиях, дающих достаточно хорошо развивающиеся трансплантаты только в половине или одной трети случаев. Не исключено, что пересадка других участков слабо дифференцированной эктодермы незаконченной гастрюлы тоже может привести к развитию глаза. Трансплантаты из соседнего, впереди лежащего участка ни разу не дали глазных структур; но таких опытов было сделано мало, и вопрос нельзя считать решенным в отрицательном смысле. Эти трансплантаты в ряде случаев образовали куски мозга, хотя были взяты вне презумптивной медуллярной пластинки. У аксолотля это найдено в 8 случаях; кроме того, 10 трансплантатов, взятых на переднем краю будущей медуллярной пластинки, прежде чем эктодерма здесь была подстелена крышей первичной кишки, тоже дали мозг (ср. (5)). Повидимому, для образования глаза требуется более высокий уровень развития эктодермы и более сложный комплекс условий, чем для возникновения структур мозга.

У аксолотля только начиная со стадии почти законченной гастрюлы (с желточной пробкой) опыт дает положительный результат: трансплантат развивает структуры глаза в одной трети (33%) случаев. Но уже на стадии самой ранней нейрулы частота таких случаев почти удваивается, достигая 60%.

У жерлянки возрастные изменения очень сходны, несмотря на отдаленное филогенетическое родство и положение в системе. Несравненно более быстрое развитие зародыша, характерное вообще для бесхвостых амфибий, не сопряжено с относительно ранней специализацией частей, судя по развитию глазного участка. Трансплантация на тех же стадиях дала у жерлянки структуры глаза даже немного реже, чем у аксолотля, а именно в 29 и 57% случаев.

У зеленой жабы, зародыши которой развиваются особенно быстро в связи с экологической обстановкой икротетания, специализация глазной эктодермы обнаружена несколько раньше, уже на стадии средней гастрюлы с подковообразным бластопором, и сразу в 40% случаев, но далее держится на уровне 50—75% вплоть до стадии медуллярной пластинки.

Род лягушек (*Rana*) отличается наиболее высокой активностью глазного материала в опыте, хотя интенсивность эмбриогенеза у них умеренная по сравнению с представителями обоих предыдущих семейств. Зародыши наземных бурых лягушек, откладывающих икру ранней весной, особенно часто дают глазные структуры в результате трансплантации эктодермы. Из них у остромордой лягушки эта способность обнаружена раньше, чем у травяной, уже на стадии ранней гаструлы с серповидным бластопором, а в опытах на стадии медуллярной пластинки оказалась гораздо сильнее (100% положительных случаев у первого вида и 80% у второго). У двух других видов, у которых зародыши развиваются в начале лета, трансплантация на одинаковых стадиях дает положительный результат у зеленой лягушки чаще, чем у озерной.

В общем результаты опыта представляют больше единообразия в пределах одного рода, чем при сравнении ряда семейств (*Discoglossidae* — жерлянки, *Vufonidae* — жабы и *Ranidae* — лягушки). Филогенетические отношения связаны, конечно, с экологическими особенностями; однако они сами по себе не могут служить абсолютным показателем глубины различий по данному признаку, как это видно хотя бы из сходства между аксолотлем и жерлянкой. В ряду бесхвостых амфибий свойства глазной эктодермы оказались сравнительно лабильными у более южных форм, зародыши которых требуют более высокой температуры для нормального развития и развиваются быстрее.

Нельзя сказать, чтобы закладка глаз наступала на более ранней стадии у зародышей тех видов, у которых специализация закладочного материала раньше и чаще обнаруживается в опыте. В пределах сходства эмбриональных стадий у подопытных видов гетерохрония в развитии глаз незаметна. С другой стороны, и у одного вида результаты опыта не всегда характеризуют степень развития эктодермы в момент пересадки. Кусочек гаструлы изредка развивает глаз почти так же хорошо, как кусочек нейрулы; это не значит, понятно, что он достиг такой же степени зрелости ко времени трансплантации или был более подготовлен к дальнейшему развитию, чем те кусочки нейрулы, которые не дали глазных структур. Дело скорее в том, что старшие трансплантаты менее чувствительны к измененным условиям развития. В условиях опыта возрастные различия выступают при учете индивидуальных колебаний в отдельных случаях. То же относится и к видовым различиям. Повидимому, нарушение нормальных связей сильнее отражается на трансплантате у тех видов, эмбриональные ткани которых сравнительно лабильны и более реактивны.

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

Поступило
23 III 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ А. С. Гинзбург, ДАН, 54, № 6, 561 (1946). ² Н. Spenapp, Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol., 32, 1 (1912). ³ Д. П. Филатов, Журн. общ. биол., 4, № 1, 28 (1943). ⁴ O. Mangold, Erg. Biol., 7, 193 (1931). ⁵ Н. И. Драгомиров, ДАН, 31, № 9 (1941).