

ЭМБРИОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ЛОКАЛИЗАЦИЯ И РАЗВИТИЕ ЗАЧАТКОВ ОРГАНА ОБОНИЯНИЯ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ У ПОЗВОНОЧНЫХ

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 28 VII 1950)

Широко распространено мнение, что обонятельные зачатки закладываются у зародыша в результате контакта переднего мозга с эктодермой. Факты, приводимые для доказательства этого положения, можно разбить на четыре группы:

1) Образование обонятельных зачатков рядом с мозгом при изоляции соответствующих участков эмбриона.

2) Результаты различных опытов пересадок мозга, медуллярного валика и эктодермы головы, в которых из пересаженного участка вместе с мозгом развивались органы обоняния.

3) Наблюдения при индукции добавочных медуллярных трубок, где в связи с ними образовывались обонятельные зачатки.

4) Различные нарушения в развитии и уродства, когда передний мозг и обонятельные органы оказываются измененными сходным образом. Например, при моноринии передний мозг не разделяется на полушария, редуцированный передний мозг сопровождается редуцированными обонятельными зачатками и т. д.

Эта очевидная связь в развитии мозга и обонятельных зачатков и послужила поводом к ряду предположений об индукционном действии переднего мозга, аналогичном роли продолговатого мозга по отношению к слуховому пузырьку.

Наблюдаемое совместное развитие обонятельного зачатка и переднего мозга, по мнению ряда авторов, говорит в пользу индукции со стороны переднего мозга. Именно в этом смысле трактует, например, Равен (1) данные своих опытов имплантации поперечного валика аксолотля и тритона. Равен считает, что материал этого валика обладает тенденцией развиваться в мозг, глаз и хрящ. Для обонятельных же органов он делает исключение и рассматривает их развитие как результат вторичной индукции со стороны образовавшегося мозга — результат, который не дает возможности судить об образовательных тенденциях пересаженного материала.

Прямых опытов по проверке зависимости возникновения обонятельных зачатков от переднего мозга немного, и результаты их противоречивы (2-5). К тому же доказано, что материал закладки обонятельного органа у некоторых видов земноводных еще до наступления контакта переднего мозга и эктодермы (начиная со стадии ранней нейрулы) способен при пересадках развиваться в обонятельные зачатки (3, 6, 7).

Однако в предыдущих моих исследованиях (8, 9) было установлено, что не только на стадии медуллярной пластиинки, но и на более ран-

них стадиях (на стадии гаструлы с большой желточной пробкой) эктодерма обонятельной области некоторых амфибий дает после пересадки обонятельные зачатки. Поэтому, если бы в нормальном развитии зачаток обонятельного органа действительно закладывался под влиянием переднего мозга, то их взаимодействие должно было бы иметь место уже на стадиях гаструляции, когда материал, из которого формируется мозг и обонятельный зачаток, расположены на спинной поверхности зародыша в одном и том же слое эктодермы.

В данной работе делается попытка вскрыть действительные отношения между передним мозгом и обонятельными органами в эмбриональном развитии.

Установленная нами ⁽⁹⁾ локализация материала обонятельного зачатка на ранних стадиях (когда морфологически он еще ничем не отличается от соседней эктодермы) в самом медуллярном валике или (когда валик еще не наметился) в его зоне делает понятным тот факт, что при пересадке поперечного валика обонятельные зачатки развиваются вместе с мозгом и глазом.

Такой же результат получается в моих опытах удаления передней части медуллярной пластиинки. Из оставшегося валика развиваются мозг, глаза и обонятельные зачатки.

Эти данные сближают происхождение глаза и обонятельного органа в развитии зародыша и объясняют, почему развитие этих органов так тесно связано с мозгом.

Здесь уместно отметить, что для развития парных обонятельных зачатков вовсе не необходимо присутствие разделенного на полушария мозга. Во многих случаях последний имеет вид небольшого комочка, лишенного полости, а иногда мозг вовсе отсутствует, тем не менее парные обонятельные зачатки развиваются и в этих случаях достаточно часто (см. рис. 1, жерлянка). Адекватные нарушения развития обонятельных органов и мозга, наступающие, например, при общих дефектах подстилающей их хордомезодермы и объясняемые многими авторами зависимостью реагирующего материала от мозга, в моих опытах не наблюдаются в тех случаях, когда не затронута подстилка обонятельного зачатка.

Несмотря на то, что в опыте обонятельные зачатки развиваются обычно в сопровождении мозга, вряд ли правильно рассматривать образование обонятельных зачатков как результат действия переднего мозга. С большим правом можно рассматривать получаемый комплекс зачатков как результат общего развития пересаженной части зародыша и ее дальнейшего дифференцирования. Частые случаи связанного образования обонятельных органов и мозга во многих опытах хорошо объясняются совместной локализацией их зачатков в поперечном валике. Кроме того, мозг некоторых видов амфибий при пересадке может развиваться и из внешней части валика, т. е. из материала будущего обонятельного зачатка ⁽⁹⁾.

Развивающиеся в связи с обонятельными зачатками фрагменты мозга часто не пропорциональны образовавшимся обонятельным зачаткам. Рядом с незначительными частями мозга могут развиваться обонятельные органы почти нормальной величины. Иногда они развиваются даже при полном отсутствии мозга.

Если проделать обратный опыт: оставить на месте внешний край валика и удалить его внутренний край вместе с передней частью медуллярной пластинки, то обонятельные зачатки в значительном проценте случаев развиваются вовсе без мозга⁽⁹⁾ (см. рис. 2, аксолотль). В другой серии опытов брюшная эктодерма ранней гаструллы аксолотля была пересажена зародышам тритона на стадии средней нейрулы на место медуллярной пластинки, удаленной вместе с валиком и ближайшей эктодермой. Обонятельные зачатки развивались в транспланатах всегда вместе с участками мозга.

Однако, как известно, зачатки могут быть индуцированы и без мозга. В тех случаях, когда обонятельные органы образуются вместе с мозгом, величина их, так же как и при прочих опытах, часто не пропорциональна прилежащему мозгу.

На основании всех приведенных данных мы приходим к выводу, что представление о возникновении обонятельного зачатка путем индукции его передним мозгом не правильно и должно быть заменено представлением о более глубокой взаимосвязи процессов в эмбриональном развитии органов чувств и мозга, образующихся в результате дифференцирования общей закладки.

Среди различных мнений относительно закладки обонятельных органов существуют и такие, которые совпадают с этим выводом; но они основаны лишь на данных описательной эмбриологии и на косвенных соображениях, вытекающих из гистологического изучения первичных органов чувств. Грот⁽¹⁰⁾, например, на основании способности обонятельной пластинки кролика образовывать нервные клетки считает, что обонятельная пластинка представляет собой отделившуюся часть медуллярной пластинки, которая возникает из валика, а не из утолщения в эпидермальной области.

Экспериментальные данные в пользу сходных морфогенетических свойств обонятельного органа и переднего мозга у личинки тритона были получены Вейсфейлером⁽¹¹⁾ в опытах по регенерации. Я. А. Винников⁽¹²⁾ на основании своих опытов с культурами тканей считает, что все разнообразные структуры, полученные в экспланатах головной части медуллярного валика амфибий, обнаруживают общие элементарные гистологические потенции, связанные с единством происхождения их из одной и той же закладки.

Факты, которые приводились в подтверждение индукции передним мозгом обонятельных органов, в свете изложенных выше данных приобретают совсем иной смысл.

Тесно связанное развитие обонятельных зачатков и мозга после изоляции и пересадок соответствующих участков зародыша не требует объяснения, если правильно учесть локализацию их образовательного материала. Совместное образование обонятельных зачатков и мозга в опытах индукции добавочных медуллярных трубок и т. д. понятно, поскольку обонятельные зачатки и мозг дифференцируются из одного общего зачатка. Наконец, однозначные изменения этих зачатков в измененных условиях развития объясняются сходством их формообразовательных свойств.

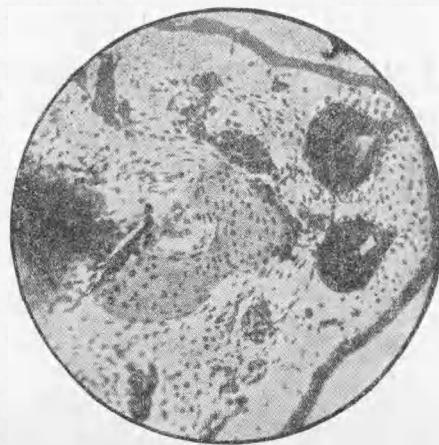


Рис. 2

Данные о локализации обонятельных зачатков в пределах центральной нервной системы, о способности их материала после пересадки дифференцироваться на обонятельные органы и мозг, о сходных отношениях к хордомезодермальной подстилке — подтверждают эту точку зрения, которая рассматривает обонятельные зачатки позвоночных как особым образом дифференцированную и обособившуюся часть центральной нервной системы, сохранившую, согласно своей функции, непосредственную связь с внешней средой и с мозгом.

Поступило
31 V 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ C. P. Raven, Roux' Arch., **132**, 509 (1935). ² E. T. Bell, *ibid.*, **23**, 457 (1907).
³ J. Kawakami, Bot. Zool. Jap., **6**, 1841 (1936). ⁴ Г. А. Шмидт, Рефераты работ учр. отд. биол. наук АН СССР за 1941 — 1943 гг., стр. 286. ⁵ Ф. Н. Кучерова, ДАН, **47**, 310 (1945). ⁶ E. Carpenter, Journ. Exp. Zool., **75**, № 1, 103 (1937). ⁷ E. Zwillling, *ibid.*, **84**, № 2, 291 (1940). ⁸ О. И. Шмальгаузен, Рефераты работ учр. отд. биол. наук АН СССР за 1940 г., 1941, стр. 245. ⁹ О. И. Шмальгаузен, ДАН, **74**, № 4 (1950). ¹⁰ W. Groth, Zs. Mikr.-anat. Forsch., **43**, № 1 — 2, 207 (1938). ¹¹ J. Weissfeiler, C. R. Soc. Biol., **91**, 543 (1924).
¹² Я. А. Винников, ДАН, **48**, 314 (1945).