

ЭМБРИОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РАННИХ
СТАДИЙ РАЗВИТИЯ ОБОНИЯТЕЛЬНЫХ ЗАЧАТКОВ У ЗЕМНОВОДНЫХ

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

Настоящее сообщение представляет критический пересмотр уставновившегося взгляда на развитие обоняательного органа как на результат индукции обоняательной плакоды передним мозгом. Данные моих прежних опытов заставили предполагать, что орган обоняния в развитии более тесно связан с нервной системой, чем это принято думать. Отсюда возникла необходимость уточнить сведения о локализации материала органа обоняния и его отношение к закладке нервной системы и поставить вопрос о глубоком сходстве процессов их развития на ранних стадиях эмбриогенеза.

Данные, имеющиеся в литературе относительно локализации материала обонятельного органа у некоторых видов, не вполне совпадают. По данным Релиха⁽¹⁾ для тритона этот материал лежит на стадии нейрулы впереди поперечного валика, по данным Карпентера⁽²⁾ и Цвиллинга⁽³⁾ для *Ambystoma punctatum* и *Rana palustris* — отчасти в эктодерме, примыкающей к валику, отчасти захватывает край валика.

Таким образом, существует представление о локализации материала обонятельного органа целиком или отчасти вне медуллярной закладки.

Для проверки этого были поставлены опыты маркировки. Расположение материала будущего обонятельного зачатка изучалось методом прижизненной окраски при помощи кусочков агар-агара, пропитанных раствором нильблаусульфата. Зародыши с нанесенными метками последовательно зарисовывались с помощью рисовального аппарата, начиная со стадии маркировки (нейрула с наметившимся поперечным валиком) вплоть до стадии морфологического обособления зачатка.

Маркировался материал обонятельного зачатка у следующих видов земноводных: зеленой лягушки, зеленой жабы, чесночницы, жерлянки и аксолотля. Оказалось, что у всех этих видов материал обонятельного зачатка на стадии медуллярной пластинки расположен в самом поперечном валике, несколько отступая от нервной пластинки (рис. 1, *a*, *b* — зеленая лягушка, *v* — аксолотль). Метки, которые окрашивали эктодерму, лежащую непосредственно впереди валика, впоследствии попадали значительно вентральнее обонятельного зачатка.

Рядом исследователей было обнаружено, что у некоторых хвостатых амфибий также и материал зачатков глаз захватывает часть валика. Таким образом, границы поперечного валика не совпадают с границами будущих закладок переднего мозга, глаз и обонятельных органов. Эти данные относительно локализации зачатков, с одной стороны, сближают происхождение глаза и обонятельного органа в раз-

витии зародыша, с другой, объясняют, почему развитие этих органов во всех отношениях так тесно связано с развитием мозга.

Следующая задача, как уже отмечалось, заключалась в выяснении самых ранних стадий развития обонятельного органа. А именно, важно было узнать, с какой стадии развития в материале обонятельного органа могут быть обнаружены его органотипические особенности, так как известно, что они намечаются раньше, чем наступает морфологическое обособление зачатков (^{3,4}). Эта задача была разрешена посредством пересадок материала обонятельного зачатка в центральную область зародыша на различных стадиях.

Впервые структуры, характерные для органа обоняния, были получены из материала обонятельного органа, взятого на стадии гаструлы с большой желточной пробкой. Начиная со стадии ранней нейрулы,

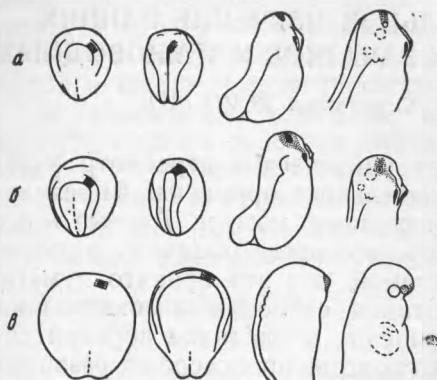


Рис. 1

материал обонятельного зачатка после его пересадки у всех перечисленных выше видов развивается в обонятельные структуры, но у одних в большем числе случаев, чем у других. От стадии, на которой в опыте впервые удается обнаружить органоспецифические свойства зачатка, до появления видимой закладки способность пересаженного участка развиваться в измененных условиях в обонятельные зачатки закономерно возрастает.

Среди различных представителей земноводных обонятельные зачатки в опыте чаще всего образуются у лягушек, причем эта частота

неодинакова у разных видов этого рода. У остромордой и травяной лягушки трансплантаты образуют обонятельные зачатки гораздо чаще, чем у зеленой лягушки. Среди других изученных амфибий чаще всего обонятельный зачаток развивается в опыте у зеленой жабы, затем у чесночницы и реже всего у жерлянки. При пересадке материала обонятельного зачатка со стадии только что образовавшейся медуллярной пластинки в центральную область того же зародыша у остромордой лягушки обонятельный зачаток развивается в 75% случаев, а у жерлянки в 14% случаев. В опытах на более поздней стадии медуллярной пластинки, окруженной явственными валиками, этот процент у остромордой лягушки повышается до 100%, а у жерлянки все еще не превышает 14%.

При пересадках на более поздних стадиях разница между обоими видами все более сглаживается. В результате операций на поздней нейруле и у жерлянки обонятельный зачаток развивается в 100% случаев. У хвостатых амфибий — аксолотля и обыкновенного тритона — трансплантат, взятый на стадиях нейруляции, образует обонятельный зачаток крайне редко, причем у тритона реже, чем у аксолотля.

Аналогичные опыты были произведены с участком эктодермы, непосредственно примыкающим к попоперечному валику. В одной серии опытов он пересаживался в центральную область зародыша, в другой удалялась передняя часть медуллярной пластинки вместе со всем попоперечным валиком, а исследуемый участок эктодермы оставлялся на месте.

Оказалось, что, несмотря на сходную локализацию материала в попоперечном валике, способность к развитию обонятельного зачатка распространена у лягушек шире, чем у зеленой жабы, и значительно шире, чем у жерлянки. Тогда как у жерлянки обонятельные мешки обра-

зуются только из тех трансплантов, которые были взяты в валике обонятельно на нормальном месте зачатка, у лягушек можно получить обонятельные зачатки также из эктодермы, лежащей впереди валика. Таким образом, у тех видов, у которых раньше и легче обнаруживаются органоспецифические свойства закладочного материала, эти свойства распространены в большем участке эктодермы.

В опытах пересадок обонятельный зачаток обычно развивается вместе с мозгом, а без мозга встречается лишь в единичных случаях.

Кроме того, были поставлены опыты удаления медуллярной пластиинки с большей или меньшей частью валика, когда закладочный материал остается на месте и в контакте с подстилающей его передней кишкой. В этих условиях обонятельные зачатки развиваются вообще значительно чаще и во многих случаях без мозга. Последнее в особенности имеет место у видов, которые характеризуются при пересадке низкой частотой образования обонятельного зачатка; эти же виды обладают и более узко локализованными потенциями к образованию обонятельного зачатка.

Выводы

1. Материал обонятельного зачатка на стадии нейрулы у исследованных видов расположен в поперечном валике нервной пластиинки, несколько отступая от его внутреннего края. Прижизненная маркировка у зеленої лягушки, зеленої жабы, чесночницы, жерлянки и аксолотля не показала существенной разницы в его локализации у этих видов.

2. Этот участок эктодермы в опытах пересадки, начиная со стадии конца гастроляции, т. е. задолго до стадии, когда внутренняя его поверхность прилегает к переднему мозгу, оказывается способным образовать обонятельный зачаток,

Начальные изменения материала обонятельного органа происходят в тот же период, что и обособление закладки мозга, лишь не на много (у разных видов в разной степени) отставая от последнего.

3. Часть материала будущего обонятельного зачатка после пересадки дает мозг; такое избыточное развитие реже наблюдается в опытах удаления медуллярной пластиинки, когда материал будущего обонятельного зачатка остается на месте. В обеих сериях оно особенно характерно для *Ranidae*.

4. Способность материала обонятельного органа развиваться после пересадки в обонятельный зачаток закономерно возрастает от стадии к стадии и у разных видов выражена в разной степени. У *Ranidae* эта способность проявляется на сходных стадиях в большем проценте случаев и проявляется раньше, причем она не ограничена только материалом будущего зачатка.

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

Поступило
3 IV 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ K. Röhlich, Roux'Arch., **124**, 66 (1931). ² E. Carpenter, Journ. Exp. Zool., **75**, No. 1, 103 (1937). ³ E. Willing, ibid., **84**, No. 2, 291 (1940). ⁴ О. И. Шмальгauzen, Рефераты работ учреждений отделения биологических наук АН СССР за 1940 год, 1941, стр. 245.