

ЭМБРИОЛОГИЯ

О. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

**УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ОРГАНОВ
ОБОНЯНИЯ В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ**

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

В предыдущих сообщениях были изложены данные о локализации и свойствах закладочного материала обонятельного органа ⁽¹⁾ и об отношении его к закладке мозга ⁽²⁾.

Здесь будет сказано о других связях и об условиях дальнейшего развития обонятельного зачатка у зародыша и личинки. На стадиях, предшествующих формированию зачатков обонятельных органов и мозга (в поздней гастрULE и ранней нейруле), одним из важнейших условий развития является наличие хордомезодермальной подстилки. В процессе развития обоих зачатков эта подстилка, повидимому, играет сходную роль. От подстилки зависит и образование парных зачатков. Так например, когда на стадии ранней нейрулы у аксолотля эктодерма обонятельной области отделялась от подстилки, развивался только один зачаток обонятельного органа.

Опыты показывают, что у ряда амфибий материал обонятельных зачатков довольно рано приобретает способность образовывать эти зачатки после пересадки и может развиваться в отсутствие мозга, начиная с конца гастрюляции ⁽¹⁻⁵⁾. Таким образом, влияние со стороны закладки переднего мозга не является главной причиной возникновения обонятельных зачатков, как это часто считают; тем не менее, развитие обонятельных зачатков теснейшим образом связано с развитием переднего мозга.

Речь идет не о том, что обонятельный зачаток перестает развиваться, если выключено влияние мозга, как нашла, например, Ф. Н. Кучерова ⁽⁶⁾ в опытах трансплантации у обыкновенной жабы, а о том, что взаимодействие между ними является условием правильного формирования обоих и их гистологической поляризации.

Поляризация обонятельного мешка и дифференцировка в нем чувствующего и канального эпителия при пересадках происходит всегда в определенном отношении к мозгу (см. рис. 1). В тех случаях, когда



Рис. 1

обонятельный зачаток развивается в отсутствие мозга, полярность его формы и гистологической структуры выражена гораздо слабее или даже совсем не заметна* (см. рис. 2).



Рис. 2

В свою очередь образование обонятельного мешка необходимо для нормального развития переднего мозга. После удаления закладочного материала, на стадиях поздней гаструлы и ранней нейрулы у ряда амфибий (остромордой, травяной и зеленой лягушек, зеленой жабы и жерлянки) обонятельный зачаток часто не развивается; в этих случаях передний мозг на оперированной стороне редуцирован (см. рис. 3) или вовсе отсутствует (см. рис. 4).

В опытах Бара⁽⁸⁾ по удалению обонятельного зачатка *Amblystoma punctatum* регенерация его не происходила, и при этом наблюдалось уменьшение правой половины переднего мозга.

Важным условием типичного развития обонятельного органа является сообщение его полости с окружающей жидкой средой. Это осуществляется только в том случае, если эпителий пересаженного зачатка срастается с покровным или кишечным эпителием — тогда образуется ноздря. Если обонятельный зачаток так помещен в зародыше, что эта связь не устанавливается и вследствие этого отсутствует возможность инвагинации, зачаток становится шаровидным. Иногда он остается толстостенным с очень небольшой полостью, в других случаях раздувается в пузырь с недоразвитым чувствующим эпителием.

Такое атипичное развитие обонятельного зачатка мыслимо как следствие разных причин. Это может быть результатом изоляции его от внешней среды, давления секрета железистого эпителия на стенки обонятельного органа, отсутствия процесса инвагинации и т. д. Сходное подавление развития обонятельного зачатка в опыте описывают Сцепсенволь⁽⁹⁾ и Икеда⁽¹⁰⁾.

Ряд исследователей указывает на большое значение мезенхимы в развитии обонятельного зачатка^(5, 10, 12). Как известно, и



Рис. 3

* Искусственный поворот обонятельного зачатка у личинки тритона (*Triton alpestris*) приводит к тому, что эпителий дна обонятельного мешка, прилегающий к мозгу, превращается в типичный чувствующий эпителий⁽⁷⁾.

в культурах тканей оформление и дифференцировка эпителиев происходит лишь в присутствии мезенхимы.

Наконец, развитие обонятельного органа связано с рядом формообразовательных движений, происходящих в нормальном развитии. Окончательное положение обонятельного органа в голове не соответствует первоначальному вследствие различных перемещений, связанных с ростом мозга, головной кишки, с изменением формы головы и т. д.

Известно, что в процессе онтогенеза гимнофион и Urodela происходит поворот обонятельного зачатка. Наружное обонятельное отверстие у Urodela в связи с удлинением морды и уплощением головы перемещается с вентральной на латеральную сторону, а так как хоаны в то же время сохраняют свое первоначальное положение, то происходит поворот обонятельного органа вокруг его продольной оси; вместе с удлинением морды вытягивается преддверие обонятельного органа и т. д.



Рис. 4

У Анига формирование личиночных органов, связанных с особым способом питания, создает пространственное ограничение для развития обонятельного зачатка. С этим ограничением обычно связывают образование таких систематических признаков, как большее расстояние

от края челюсти до ноздри, вырастание обонятельной полости за заднюю границу хоаны, а также образование дополнительных отделов обонятельной полости у некоторых земноводных. Естественно, что отсутствие нормальных формообразовательных движений в опыте определенно сказывается на развитии обонятельного зачатка.

Сопоставление подобных данных показывает, насколько многообразны условия эмбрионального и личиночного развития органа, представляемые разносторонними связями его в организме и связанные в свою очередь с тем или иным характером приспособления личиночных стадий к определенным условиям среды.

Поступило
31 V 1950

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ О. И. Шмальгаузен, ДАН, 74, № 4 (1950). ² О. И. Шмальгаузен, ДАН, 74, № 5 (1950). ³ E. Zwillling, Journ. Exp. Zool., 84, No. 2, 291 (1940). ⁴ О. И. Шмальгаузен, Рефераты работ учреждений отд. биол. наук АН СССР за 1940 г., стр. 245 (1941). ⁵ H. S. Emerson, Journ. Exp. Zool., 90, No. 3, 353 (1942). ⁶ Ф. Н. Кучерова, Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 684 (1948). ⁷ K. Alverdes, Zs. mikr.-anat. Forsch., 50, No. 4, 613 (1941). ⁸ H. S. Burr, Journ. Exp. Zool., 20, 27 (1916). ⁹ I. Scepsewohl, C. R. Soc. Biol., 125, No. 20 (1937). ¹⁰ V. Ikeda, Arb. Anat. Inst. Keis. Jap. Univ. Sendai, No. 21, 1 (1938). ¹¹ E. Luna, Arch. Ital. Anat. e Embr., 14, 609 (1915). ¹² R. S. Cooper, Journ. Exp. Zool., 93, No. 3, 415 (1943).