

З. Ф. ФЕДОРОВА

АНОМАЛИИ В РАЗВИТИИ ГИБРИДОВ ПРИ ОТДАЛЕННОМ СКРЕЩИВАНИИ

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 11 VI 1951)

В связи с исключительной важностью разработки вопросов вегетативной и половой гибридизации на основе мичуринского учения приобретает значение выяснение тех или иных деталей морфологии развития гибридов, полученных при отдаленной гибридизации; в частности, выяснение причин аномалий развития у гибридных зародышей и ранней их гибели. В настоящей работе сделана попытка эмбриологического анализа явлений развития гибридных зародышей, при изучении гистологических и цитологических картин последовательных стадий развития эмбрионов. Подобных исследований почти не производилось. Материалом для исследования служили гибриды, полученные от трех кладок при скрещивании *Bufo bufo* ♀ × *Rana temporaria* ♂. Контролем служили зародыши, развившиеся из нормально оплодотворенной икры *Bufo bufo*.

Во всех трех опытных кладках процесс дробления носил нормальный характер, развитие доходило до стадии бластулы, однако процесс гастрюляции не имел места. После формирования бластулы икринки жили 3—4 дня, а затем погибали. Зародыши же из нормально оплодотворенной икры жабы, служившие контролем, развивались нормально.

При сравнительном изучении гистологических картин развития у гибридных и нормальных зародышей обнаружилось заметное различие в темпах дробления. Через 46 час. после оплодотворения контрольные зародыши достигали стадии эпителиальной бластулы и переходили в стадию гастрюлы; гибридные зародыши достигали этой же стадии в 34 часа после оплодотворения, т. е. на 12 час. раньше, чем контрольные зародыши, но переход их в гастрюлу, как указано выше, не совершался. Размножение клеток, однако, продолжалось. Известно, что у амфибий на стадии гастрюлы клетки нервной пластинки имеют более округлую форму и содержат значительно меньше пигмента, чем клетки презумптивного эпидермиса. Такие же отличия имели и клетки наружного слоя гибридных зародышей после 34-часового возраста. В этом выражалась некоторая тенденция гибридов к нормальной дифференцировке; в остальном развитие обнаруживало аномальный характер.

На рис. 1 представлен гибрид в 50-часовом возрасте. Сравнивая рис. 2, где представлена бластула контроля перед гастрюляцией, с гибридом (рис. 1), развитие которого пошло несколько дальше, мы видим, что крыша бластулы гибрида из многослойной постепенно становится однослойной. Связанные с крышей бластулы клетки постепенно изолируются и оказываются как бы случайно примкнувшими к ней. Впоследствии часть этих клеток теряет целиком связь с крышей бластулы и находится в бластоцеле, либо прикрепляется к боковым стенкам его дна.

Перемещения клеток наружного слоя не происходит, но наблюдается как бы тенденция к перемещению в виде сильной складчатости этого слоя.

Из работ Гирсберга (4) известно, что вся эктодерма *Alysi* на стадии бластулы, ранней и средней гастрюлы обладает нервным слоем, состоящим из нескольких рядов клеток. К концу гастрюляции этот слой клеток «собирается» под нервную пластинку в виде двух валиков и служит материалом для закладки нервной системы.

При исследовании разрезов было найдено, что у гибридов после стадии эпителиальной бластулы имеет место ярко выраженный процесс отрывания внутреннего слоя эктодермы. Вряд ли можно сомневаться в том, что это и есть те клетки, которые в нормальном развитии до стадии средней гастрюлы подстилают эпидермис и затем «собираются» в области нервной закладки. Отрываясь от наружного слоя из-за отсутствия гастрюляции, эти клетки у гибридов остаются изолированными и оказываются в бластоцеле или прикрепляются к боковым стенкам его дна. Причиной такого состояния этих клеток, подстилающих эктодерму, повидимому, надо считать нарушение координации частей зародыша как целостной системы вследствие отсутствия процесса гастрюляции и связанного с ним бластомера.

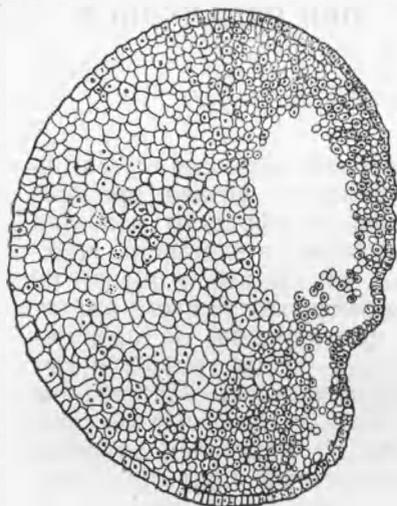


Рис. 1. Гибридный зародыш (*Bufo bufo* ♀ × *Rana temporaria* ♂) 50-часового возраста

Клетки энтодермы гибрида очень долго остаются тесно сомкнутыми и не теряют между собою связи. Только к концу «развития» клетки энтодермы тоже изолируются и попадают наряду с другими в бластоцель. В таком состоянии зародыш находится от 1 до 1½ суток и затем быстро погибает.

Для выяснения причин аномалий морфологических процессов в развитии гибридов было интересно ознакомиться с характером обмена веществ у гибридных и нормальных зародышей

после стадии эпителиальной бластулы.

Некоторое представление об интенсивности обмена веществ получено при измерении скорости резорбции желтка у зародышей. Изучая потребление желтка при развитии амфибий, П. П. Иванов (1) нашел, что, с одной стороны, объемы желточных пластинок сильно варьируют в зависимости от того, в каком участке зародыша они находятся, с другой, объемы их уменьшаются в ходе развития эмбриона. В данной работе за исходный момент сравнения интенсивности потребления желтка у гибридных зародышей с контрольными зародышами взята стадия эпителиальной бластулы, хотя по времени развития гибридные зародыши на этой стадии моложе контрольных на 12 час. Интенсивность резорбции желтка сравнивалась в четырех участках бластул, а именно: в средних частях дорзальной и вентральной сторон и в средних частях анимальной и вегетативной половин. Конечной точкой сравнения интенсивности потребления желтка явилось 60-часовое развитие, когда у жабы происходит замыкание бластопора.

У гибридов от исходной до конечной точки расположение участков не менялось. В конечной стадии контрольных зародышей, стадии замыкания бластопора, расположение участков изменялось по сравнению с исходной; но эта стадия оказалась особенно удобной для наших целей, потому что, базируясь на схему Фогта для *Vombinator*, можно точно

установить идентичность участков бластулы и поздней гаструлы. Оказалось, что уменьшение объемов желточных пластинок у нормальных зародышей жабы за весь исследуемый период развития особенно велико в вентральном (в 7,6 раза) и дорзальном (в 3,5 раза) участках, связанных с зачатками хордо-мезодермы, по сравнению с анимальным и вегетативным участками, где уменьшение желточных пластинок за тот же период было не больше, чем в два раза. У гибридов за исследуемый период происходит уменьшение желточных пластинок в анимальном участке в 1,5 раза, в дорзальном участке в 2,3 раза, в вентральном участке также в 2,3 раза и в вегетативном участке в 1,8 раза.

Сравнивая данные интенсивности потребления желтка у контроля и у гибридов, мы видим, что у первых в анимальном, дорзальном и вентральном участках интенсивность потребления желтка значительно выше, чем у вторых. Но если учесть, что сравниваемый период контрольных зародышей продолжается 14 час. (с 46-го до 60-го часа), а гибридных зародышей 26 час. (с 34-го до 60-го часа), то интенсивность потребления желтка контроля необходимо увеличить еще приблизительно в 2 раза. Таким образом, особенностью обмена веществ гибридов является его меньшая интенсивность по сравнению с контролем, а также отсутствие большой разницы в интенсивности потребления желтка в разных участках гибридного зародыша.

Может возникнуть вопрос, не исследовались ли вместо истинных гибридов зародыши, развивающиеся партеногенетически с гаплоидным набором материнских хромосом?

Для устранения таких сомнений производился на срезах бластул как гибридных, так и контрольных зародышей, обработанных по Фельгену, подсчет количества хромосом (на стадии метафазы). В исследованных ядрах гибридов число хромосом колебалось от 19 до 24, что говорит об их действительно гибридном характере.

Несомненно, что главнейшей причиной появления аномалий в развитии гибридов и ранней их гибели является отдаленность родителей до пределов различных семейств в классе амфибий. Свообразие истории развития, в филогенетическом ряду, каждого из предков гибридов *Bufo* ♀ × *Rana* ♂, повидимому, не может обусловить возможности развития новому организму, несмотря на то, что происходит оплодотворение яйца и развитие гибридных зародышей на ранних эмбриональных стадиях. Связанная с этими же причинами особенность обмена веществ не обеспечивает возможности нормального развития гибридного организма и приводит его к гибели.

Об этой особенности обмена веществ говорит прежде всего более быстрый темп дробления гибридов, чем в норме. Такое ускорение темпа дробления можно связывать с повышением обмена веществ вплоть до конца дробления. Отсутствие же перехода к гаструляции и аномальное развитие гибридов, если судить по уменьшению интенсивности потребления желтка, повидимому, связано с понижением обмена веществ у них.

Как видно из данных этой работы, применение отдаленной гибридизации, нарушающей координацию в соотношениях отдельных частей зародыша, может помочь вскрыть причинную обусловленность нормальных связей у зародыша как целостной системы в определенных условиях его существования. Наш материал подтверждает положение,

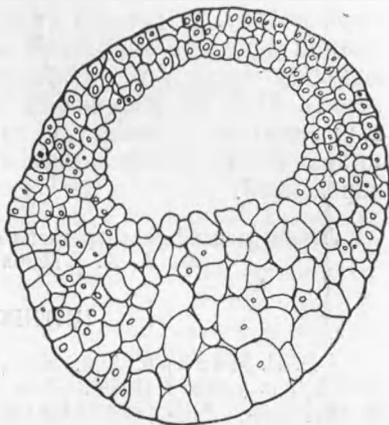


Рис. 2. Бластула зародыша *Bufo bufo*

что развитие организма в определенных условиях существования есть непрерывно и закономерно меняющееся состояние целостности (2). Подвергая яйца бесхвостых амфибий действию низкой температуры или летальных концентраций токсических агентов, Белями и Чайльд нашли, что перед гастрულიей процесс распада начинается в области спинной губы бластопора и распространяется отсюда вокруг яйца к брюшной стороне. Следовательно, градиент чувствительности при переходе к гастрულიи следует в направлении от будущей губы бластопора и связанных с нею зачатков хордо-мезодермы по направлению кпереди и к брюшной стороне. В данном исследовании развития гибридов изменение характера обмена веществ у них влияет, повидимому, как вредный агент также на зачатки хордо-мезодермы, но не в такой сильной степени, чтобы их клетки дошли до распада. Тем не менее, это влияние достаточно, чтобы выключить их способность к правильному морфогенезу. В данном случае поражается ведущее звено в дифференциации зачатков зародыша при переходе от бластулы к гастрULE. Этим ведущим звеном в дифференцировке и являются зачатки хордо-мезодермы. При их поражении вся система взаимной координации отдельных зачатков приходит в такое состояние, что развитие заканчивается анархичным заполнением бластоцеля клетками и быстрой гибелью зародышей.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова

Поступило
7 V 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. П. Иванов. *Арх. анат., гист. и эмбр.*, **21**, в. 1 (1939). ² Б. П. Токин, *Вестн. Леп. ун-та*, **4** (1949). ³ A. Belamy and C. Child, *Proc. Roy. Soc. London*, **B. 46** (1924). ⁴ H. Giersberg, *Roux'Arch.*, **107** (1926).