

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. ДЕТЛАФ

### УСЛОВИЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ЭКТОДЕРМЫ В НЕРВНУЮ ТКАНЬ, ЭПИТЕЛИЙ И ПРИСОСКУ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 1 IV 1947)

В настоящей работе исследовалось поведение слоев эктодермы ранней гастролы *Rana temporaria* в условиях пересадки их в полость глотки зародышам того же вида на стадии поздней нейрулы или ранней хвостовой почки. Аналогичные опыты с детерминированным материалом зачатка хорды <sup>(1)</sup> или зачатка глаза <sup>(2)</sup> обнаружили четкие различия в свойствах наружного и внутреннего слоев. Поэтому представляло интерес проверить, могут ли эти различия быть обнаружены и на стадии, когда эктодерма считается еще недетерминированной. Однако, помимо ответа на поставленный вопрос, полученные данные представляют самостоятельный интерес, так как они позволяют установить условия, при которых происходит дифференцировка эктодермы ранней гастролы в нервную ткань, эпителий и присосковую структуру.

Операция производилась на стадиях, начиная с очень ранней гастролы, когда только еще намечается место инвагинации, и до стадии, когда бластопор имеет вид короткого серпа. Исследовалась область презумптивного эпидермиса и презумптивной нервной пластинки. На довольно большой площади обрезался наружный слой эктодермы, затем он осторожно отделялся от подлежащего слоя и очищался от прилипших клеток внутреннего слоя, хотя единичные клетки при этом могли и оставаться. Затем он разделялся на 2, 3 или 4 части и каждый участок отдельно всаживался через разрез в области будущего жаберного бугра в полость глотки. Обнаженный после удаления наружного слоя внутренний слой разделялся на такое же число частей и всаживался таким же образом другим зародышам. Соответствующие участки наружного и внутреннего слоев регистрировались под одним номером и служили взаимным контролем. Зародыши, которым была произведена пересадка, выращивались в течение нескольких дней, обычно 8—10, и фиксировались на стадиях образования оперкулярной мембраны или полного закрытия наружных жабр.

Обработано 70 зародышей с пересаженным внутренним слоем и 79 с пересаженным наружным слоем эктодермы. Результаты опытов представлены в табл. 1.

В случаях пересадки наружного слоя эктодермы у большинства эмбрионов имплантат в момент фиксации полностью отсутствует или находится на стадии далеко зашедшего распада. В этом отношении он отличается от наружного слоя области презумптивной хорды, который в этих же условиях <sup>(1)</sup> сохраняется гораздо лучше и дает мощные эпителиальные и присосковые структуры. Из 14 эмбрионов, у которых имплантат сохранился, у 5 он диссоциирован на отдельные

Таблица 1

| Имплантируемый материал     | Число опытов | Имплантат отсутствует | Имплантат в состоянии распада | Характер дифференцировки |                     |                                     |                          |                          |
|-----------------------------|--------------|-----------------------|-------------------------------|--------------------------|---------------------|-------------------------------------|--------------------------|--------------------------|
|                             |              |                       |                               | эпителий только типичный | эпителий + присоска | эпителий + присоска + нервная ткань | эпителий + нервная ткань | только эпителий присоски |
| Внутренний слой эктодермы . | 70           | 8                     | 7                             | 11                       | 14                  | 9                                   | 14                       | 7                        |
| Наружный слой эктодермы . . | 79           | 49                    | 16                            | 10                       | 3                   | —                                   | —                        | 1                        |

клетки. В 3 случаях имплантаты, представляющие неорганизованный эпителий, находятся в полости глотки в хорошем состоянии и имеют значительные размеры. Однако эти эмбрионы были зафиксированы на значительно более ранней стадии. У остальных 6 эмбрионов эпителиальный комочек, возникший из имплантата, имеет очень небольшие размеры, причем у 2 он прирос к стенке глотки. У 3 эмбрионов эти комочки наряду с эпителиальными клетками имеют и присосочные клетки или целые участки присосочного эпителия. Наконец, у одного из них имеется только участок присосочного эпителия. Во всех случаях наружный слой эктодермы находится только в полости глотки, в стенке тела его нет. Нервной ткани ни в одном случае не образовалось. Картины распада наружного слоя эктодермы в полости глотки очень похожи на картины инволюции наружных жабр после того, как они закрываются жаберной крышкой. Очень возможно, что в основе и того и другого процесса лежат общие свойства наружного слоя.

Иначе ведет себя внутренний слой эктодермы. Случаи отсутствия или распада имплантата единичны. Пересаженный материал образует неорганизованный или организованный эпителий, присосочные структуры и нервную ткань, причем все эти типы дифференцировок встречаются у разных зародышей в различных сочетаниях, иногда на одном срезе можно видеть все три типа тканей (табл. 1). Однако замечательно, что при определенном положении и взаимоотношении с другими тканями всегда наблюдается определенный тип дифференцировки. Пересаженный материал срастается со стенкой глотки и представляет как бы вырост ее, направленный в полость глотки. Часто область, в которой он соединяется со стенкой глотки, имеет незначительное протяжение и тогда он образует в полости глотки почти изолированный эпителиальный пузырь, если внутри него имеется мезенхима, или эпителиальный комок, если мезенхимы нет. В тех случаях, когда пересаженный материал приходит в контакт с мезенхимой, что происходит в результате срастания его со стенкой глотки, он образует почти типичный, а местами вполне типичный, двуслойный эпителий, в основании которого имеется обычно хорошо выраженная базальная мембрана. В тех же случаях или в тех частях имплантата, где нет мезенхимы, он имеет строение неорганизованного эпителия с большим или меньшим количеством железистых присосочных клеток, а иногда представляет сплошной присосочный эпителий, обычно расположенный на поверхности эпителиального комка, обращенной в полость глотки, а иногда на наружной стенке тела. В некоторых случаях имплантированный внутренний слой частично остается на поверхности и образует часть наружного покровного эпителия. Иногда он участвует в образовании жаберных карманов; но они представляют плотно сомкнутые листки эпителия, подостланные базальной

мембраной, и щелей между ними не возникает. Образование скелетных частей жаберных дужек в этой области отсутствует или резко атипично. В нескольких случаях образованный внутренним слоем эпителий покрывает часть жаберной дужки, однако, он отличается от типичного эпителия жаберной области двуслойным строением и наличием хорошо выраженной базальной мембраны.

Кроме перечисленных эпителиальных дифференцировок у 23 эмбрионов (32,8%) имеется еще нервная ткань. Она расположена всегда среди рыхлой соединительной ткани в толще стенки тела, часто в брюшной области зародыша, вдали от осевых органов хозяина, а иногда внутри образовавшегося из пересаженного материала и наполненного мезенхимой эпителиального пузыря, находящегося в полости глотки. Возникшая нервная ткань имеет различные размеры: от небольшого узелка клеток ганглионарного вида (одного, а чаще нескольких) до более мощной, чаще компактной нервной ткани, дифференцированной на белое и серое вещество. Иногда имеются один или два слуховых пузырька, некоторые из них имеют чувствующие пятна. Следует отметить, что мезенхима вокруг участков нервной ткани не концентрируется и не образуется, как в тех случаях, когда дифференцируется эпителий базальной мембраны. В редких случаях внутренний слой образует участки цилиндрического высокого эпителия, который углубляется или даже отшнуровывается и образует замкнутые пузырьки.

Происхождение пересаживаемого материала из области презумптивного эпидермиса или презумптивной нервной пластинки в этих опытах мной не учитывалось. Однако следует отметить, что в случаях пересадки от одной гастролы 3—4 кусочков закономерных различий между дифференцировкой отдельных кусочков обнаружено не было. Наоборот, в некоторых случаях обращает на себя внимание одинаковая дифференцировка различных кусочков, взятых от одного эмбриона, и различная дифференцировка одинаковых кусочков, взятых от разных эмбрионов одной и той же стадии. Вопрос этот требует дальнейшего анализа, так же как и вопрос о различиях в свойствах внутреннего слоя эктодермы у разных видов. Предварительные опыты на *Rana esculenta* позволяют ожидать, что у нее процент случаев дифференцировки нервной ткани окажется выше. Таким образом, хотя внутренний слой эктодермы и может в определенных условиях дифференцироваться, как и наружный слой, в более или менее правильный эпителий и присосковые структуры (как это показал уже в опытах эксплантации его в солевом растворе Гольцфретер (3)), однако, в отличие от наружного слоя, он может образовать еще и нервную ткань. Возможно, что это связано с тем, что наружный слой эктодермы отличается от внутреннего по своим общефизиологическим свойствам: хуже переносит условия внутри полости глотки и обладает отрицательным аффинитетом к тканям глотки, с которыми внутренний слой, наоборот, легко срастается и вступает во взаимодействие.

После опытов Барта (4), Драгомирова (5), Шена (6), Гольцфретера (7) и моих (8) образование нервной ткани в отсутствие контактной индукции в определенных условиях среды не является неожиданным. Надо думать, однако, что при всем многообразии фактов, приводящих к возникновению нервной дифференцировки, все они должны создавать некоторые общие условия в отличие от условий, при которых та же ткань будет развиваться другими путями. Настоящий опыт показывает, что внутренний слой эктодермы ранней гастролы способен в различных условиях внутри зародыша развиваться в различных направлениях: среди мезенхимы в стенке тела или внутри эпителиального пузыря он образует нервную ткань; находясь в контакте с

внутренней кишечной полостью или наружной средой и подостланный снизу мезенхимой он образует правильный эпителий; наконец, не подостланный мезенхимой, в полости глотки или на поверхности зародыша он образует неправильный комковатый эпителий с большим или меньшим количеством железистых присосковых клеток, а иногда и присосковый эпителий.

Это очень наглядно иллюстрирует то многообразие возможностей реагирующего материала, которое Уоддингтон <sup>(9)</sup> приводит в качестве доказательства существования известной специфичности в действии факторов, вызывающих развитие нервных структур. Существенно, что наружный слой эктодермы ранней гаструлы таким многообразием возможностей уже не обладает. Исходя из установленного в настоящей работе различия характера дифференцировки внутреннего слоя эктодермы в различных условиях внутри зародыша и изучая физиологи реагирующей ткани и ее элементарных реакций, как это делает в последних работах Гольтфретер, можно было бы, вероятно, ближе подойти к анализу причин установленных различий, а тем самым к выяснению пути развития эктодермы в нервную ткань.

Институт эволюционной морфологии  
им. А. Н. Северцова  
Академии Наук СССР

Поступило  
1 IV 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Т. Детлаф, ДАН, 50, 509 (1945). <sup>2</sup> Т. Детлаф, ДАН, 50, 513 (1945). <sup>3</sup> J. Holtfreter, Roux'Arch., 138 (1938). <sup>4</sup> L. Barth, J. of exp. Zool., 87 (1941). <sup>5</sup> Н. И. Дпаромиров, ДАН, 31, № 9 (1941). <sup>6</sup> S. Shen, J. exp. Biol., 19 (1942). <sup>7</sup> J. Holtfreter, *ibid.*, 98, № 2 (1945). <sup>8</sup> Т. Детлаф, ДАН, 58, № 3 (1947). <sup>9</sup> C. Waddington, Organizers and Genes, 1940.