

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. А. ДЕТЛАФ

**ОСОБЕННОСТИ ЭКТОДЕРМЫ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 14 IV 1940)

Эктодерма бесхвостых амфибий, в отличие от эктодермы многих других форм, уже на стадии ранней гаструлы представляет многорядное образование, в котором эмбриологи (<sup>1</sup> и др.) различали два слоя: наружный—эпидермальный и внутренний—нервный. Однако в последнее время в экспериментальной эмбриологии это деление не принималось в расчет, и речь шла об эктодерме в целом.

В предыдущих исследованиях (<sup>2</sup>, <sup>3</sup>) нами было установлено, что в процессе гаструляции и нейруляции изменения слоев эктодермы происходят различным и, очевидно, независимым друг от друга образом. Это позволило считать нейруляцию комплексным процессом, в котором участвуют на ранних стадиях самостоятельно наружный и внутренний слой эктодермы, и далее это заставило нас предполагать, что эктодерма не представляет собой единого образования и что слои ее отличаются по своим свойствам уже на стадии гаструлы. Эта мысль оставалась гипотезой, пока мне не удалось хирургическим путем разделить эти две части эктодермы и исследовать свойства каждой из них в отдельности.

Уже на разрезах через гаструлу обращает на себя внимание то, что наружный слой наиболее интенсивно пигментирован и состоит из плотно прилегающих друг к другу клеток, тогда как глубже расположенные клетки имеют более овальную форму, значительно слабее пигментированы и неплотно примыкают друг к другу.

Еще весной 1937 г. мной была сделана попытка разделить эти два слоя, для чего я очень тонко отточенным ножичком обрезала с трех сторон участок эктодермы. Разрез при этом делался не на всю глубину эктодермы, а прорезался только самый поверхностный темный слой, и затем край его медленно отворачивался. Зародыши, зафиксированные сейчас же после такой манипуляции, показывают (фиг. 1), что таким путем действительно удается отделить только самый поверхностный слой. Наиболее легко это разделение удается произвести у *Rana esculenta* и *Bufo bufo*, в особенности у *Rana esculenta*, где наружный слой снимается, образно говоря, как перчатка. При этом не обнаруживается никакого сколько-нибудь значительного сцепления между клетками наружного и внутреннего слоев, хотя отдельные единичные клетки, конечно, и могут быть сняты вместе с наружным слоем.

Разница в строении наружного и внутреннего слоев, которая была заметна уже на срезах, теперь, после их разделения, стала еще более

очевидной. Наружный слой представляет однорядный эпителиальный пласт, который сейчас же после его изоляции от подлежащей ткани свертывается. Внутренний слой, наоборот, состоит из рыхло соединенных клеток, и при недостаточном осторожном перемещении его легко распадается на отдельные клетки или группы клеток. Эти клетки носят еще, я сказала бы, бластомерный характер. Эти различия в строении наружного и внутреннего слоев, очевидно, зависят от того, что наружный слой является пограничным: на этой стадии он имеет уже все характерные признаки эпителия: представляет сплошной пласт клеток и легко обрастает подлежащие ткани, в данном случае внутренний слой. В самом деле, если удалить участок наружного слоя, то дефект быстро замещается за счет стягивающих краев, при этом наружный слой перемещается по поверхности внутреннего. Я могу говорить о том, что эти различия зависят от того, что наружный слой является пограничным, так как если удалить наружный слой, то наружная поверхность оставшегося внутреннего слоя через некоторое время начинает как бы «эпителизоваться», клетки его теряют изолированность. Таким образом, наружный слой эктодермы на стадии гастрюлы представляет, повидимому, специализированную часть эктодермы; помимо того что он служит пограничной тканью между зародышем и внешней средой, он обеспечивает и цельность зародыша.

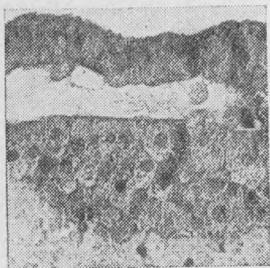
Все эти факты показывают, что наружный и внутренний слой эктодермы, действительно, отличаются как по их строению, так и по свойствам. Но тогда возникает вопрос, имеются ли различия и в их реакции на формативное действие, или при образовании нервной системы эктодерма ведет себя как неделимое целое, насколько правильно было предположение, высказанное мною в предыдущей работе (2), что при развитии нервной системы слои эктодермы играют различную роль.

Для решения этого вопроса был сделан следующий опыт. На стадии средней нейрулы часть нервной пластинки удалялась с крыши первичной кишки и на обнаженную таким образом хордс-мезодермальную подстилку трансплантировался в одной серии наружный слой эктодермы средней гастрюлы, а в другой—внутренний слой. Опытные эмбрионы выращивались до тех пор, пока у контрольного эмбриона, от которого были взяты участки эктодермы, не замыкалась нервная пластинка. В случае пересадки наружного слоя площадь, занимаемая трансплантатом, через некоторое время после его приживления начинала уменьшаться и трансплантат погружался внутрь. В случае пересадки внутреннего слоя картина была иной: трансплантат оставался в виде возвышения на поверхности зародыша и его наружная поверхность постепенно эпителизовалась отчасти за счет подрастания с боков эпителия хозяина, а вероятно, и за счет эпителизации наружной поверхности самого трансплантата. На разрезах через такие зародыши было обнаружено следующее интересное явление: ни из наружного слоя эктодермы, ни из внутреннего ее слоя не получалась полная нервная пластинка. Из наружного слоя (фиг. 2) образуется наружная часть нервной пластинки с ее характерными удлиненными колбовидными клетками, погружающимися внутрь, т. е. образуется та часть нервной пластинки, которую мы получали в предыдущей работе (3) при пересадке на брюхо зародыша наружного слоя нервной пластинки. В клетках внутреннего слоя эктодермы (фиг. 3), пересаженных таким же образом, наоборот, никаких внешних изменений на этой стадии обнаружить не удается, они сохраняют свою первоначальную форму, и все образование представляет плотное скопление клеток, аналогичное внутреннему слою нервной пластинки.

Большой интерес представляет вопрос о гистологической дифференцировке этих частичных образований. Насколько необходимо для типичной

дифференцировки одновременное присутствие обеих частей, их взаимное влияние? Будут ли дифференцироваться из наружного и внутреннего слоев различные элементы или вследствие присущей этим стадиям регуляторной способности они будут в каждом случае дополняться в той или иной степени до целого. Решение этих вопросов требует дальнейшего исследования.

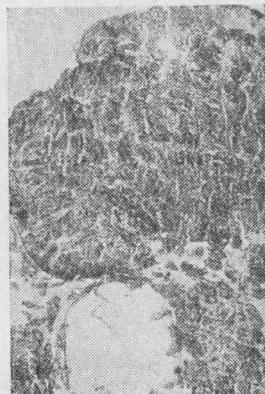
Таким образом, возвращаясь к вопросу о свойствах слоев эктодермы, мы должны сказать, что наружный и внутренний слой эктодермы на ранних стадиях реагируют на воздействие хордо-мезодермальной подстилки различным образом, причем только изменение наружного слоя сопровождается изменением формы клеток, их погружением внутрь зародыша, тогда как по клеткам внутреннего слоя на этих стадиях трудно обнару-



Фиг. 1.



Фиг. 2.



Фиг. 3.

жить происшедшие в них изменения. Реакция эктодермы на формативное воздействие представляет, таким образом, не простую, а суммарную реакцию<sup>(4)</sup>. Это обстоятельство не учитывает Шехтман<sup>(5)</sup>, ставя знак равенства между нервной пластинкой, возникающей из целой эктодермы, и из одного или почти одного наружного слоя. До сих пор в эктодерме гастрюлы различали только территории, обладающие различными свойствами, как, например, презумптивный хордо-мезодермальный участок и презумптивный эпидермис, однако, мы должны считаться с тем, что имеются различия в свойствах частей эктодермы и по внешне-внутренней оси зародыша. Конечно, неправильно было бы думать, что эти различия обязательно должны обнаружиться при изолированном культивировании наружного и внутреннего слоев, как это предполагает, очевидно, Гольцфрете<sup>(6)</sup>. Гольцфрете культивировал внутренний и наружный слой эктодермы гастрюлы и подчеркивает, что в этих условиях внутренний слой не превращается в нервную ткань, а образует, как и наружный слой, эпителиальные структуры, и использует это, повидимому, как аргумент в пользу своего мнения о равнозначности слоев эктодермы.

Но ошибка многих исследователей, в данном случае Гольцфрете, как мне кажется, заключается в неправильной оценке результатов опытов с самодифференцировкой. Дело в том, что опыты, в которых исследуются способности материала к самодифференцировке, выявляют лишь часть свойств исследуемого материала, являясь слишком грубым способом для выявления других, и на их основании мы не имеем права делать окончательных выводов о состоянии исследуемого материала. В этом отношении разница в реакции двух сравниваемых зачатков на определенное формативное воздействие какого-нибудь источника или определенные

условия, позволяет нам глубже проникнуть и установить более тонкие различия там, где они опытами по исследованию способности к самодифференцировке не могут быть обнаружены. Таким образом, этот прием исследования, неоднократно применяющийся исследователями, позволяет преодолеть ограниченность опытов с самодифференцировкой. Различия в частях зародыша существуют еще до того критического момента, с которого они могут быть обнаружены при самодифференцировке. Так, в настоящей работе мы видели, что хотя, как показал Гольтфретер, при культивировании в растворе самодифференцировка наружного и внутреннего слоев приводит к одному и тому же результату, но тем не менее разница между ними реально существует и влияет на результат формообразовательного воздействия хордо-мезодермы.

Разница между слоями эктодермы не имеет абсолютного характера. Явление регуляции, чрезвычайно распространенное на этих стадиях развития, вероятно, может иметь место и в данном случае. Мы уже указывали, что после удаления наружного слоя внешняя поверхность внутреннего слоя при долгом соприкосновении с наружной средой изменяется. Наружному слою как более специализированному, вероятно, это явление присуще в меньшей степени. Вопрос этот требует дальнейшего исследования. Но нужно сказать, что возможность регуляции не снимает различия.

В заключение хочу еще раз подчеркнуть, что распространенное суждение о свойствах реагирующей ткани только на основе опытов с самодифференцировкой является недостаточным и может повести к ряду ошибочных заключений.

Лаборатория экспериментальной эмбриологии  
Всесоюзного института экспериментальной медицины

Поступило  
15 IV 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Goette, Atlas zur Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig (1874).  
<sup>2</sup> Т. А. Детлаф, Зоол. журн., 15 (1936). <sup>3</sup> Т. А. Детлаф, Тр. Ин-та эксперим. морфогенеза МГУ, VI. <sup>4</sup> Д. П. Филатов, Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути (1939). <sup>5</sup> A. Schlechtman, Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med., 38, № 3 (1938). <sup>6</sup> I. Holtfreter, Roux'Arch., 138, H. 3-4 (1938).