

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. ДЕТЛАФ

ОБРАЩЕНИЕ ПОЛЯРНОСТИ ЭКТОДЕРМЫ ANURA

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 3 VII 1946)

Лютером (1) было установлено, что полярность эктодермы *Urodela* вплоть до стадии смыкания нервной трубки (у тритона) и до стадии средней нейрулы (у аксолотля), т. е. незадолго до ее расщепления на наружный и внутренний слои, может быть переопределена: повернутая наружной поверхностью внутрь эктодерма включается нормально в развитие, а бывшая внутренняя поверхность образует наружный слой эпителия с ресничками.

В связи с различиями в строении эктодермы *Anura* и *Urodela*, более ранней дифференцировкой эктодермы *Anura* на наружный и внутренний слои и возникшим предположением о том, что это связано с более резко выраженной на ранних стадиях функцией пограничности, интересно было провести сравнительный анализ полярности эктодермы и возможности ее переопределения у *Anura* и *Urodela*. Для этого опыт Лютера был повторен как на зародышах *Triton taeniatus*, так и на двух видах *Anura* — *Rana temporaria* и *Bufo viridis*. Основная масса опытов была проведена аутопластически.

На стадии крупноклеточной и мелкоклеточной бластулы и ранней гастролы вырезался четырехугольный участок эктодермы, который переворачивался и быстро возвращался на прежнее место. При этом края переворачиваемого участка точно прикладывались к краям раны, и эмбрион переворачивался трансплантатом вниз. Через 20—30 минут края трансплантата обычно срастались с краями раны, и эмбрион возвращался в прежнее положение. Существенная трудность состоит в том, что трансплантат имеет тенденцию погибать, причем первоначально наружный слой, оказавшийся в результате операции внутри, вылезает на поверхность и обрастает снаружи внутренний слой. Если завернувшийся участок значителен, то такого зародыша приходится выбрасывать, если же он невелик, то иногда удается подавить этот процесс, обрезав вылезший наружный слой и надвинув на трансплантат край раны. В случае гладкого прирастания перевернутого участка его поверхность некоторое время остается обнаженной, а потом постепенно эпителизируется за счет концентрически нарастающего с боков наружного слоя окружающей эктодермы. Иногда этот процесс сильно задерживается, и поверхность внутреннего слоя, отличающаяся более светлой пигментацией, приобретает внешне эпителиобразный вид: клетки из выпуклых и разобленных становятся плоскими и как бы объединяются в единый пласт. Зародыши зафиксированы на стадиях нейрулы, ранней и удлиненной хвостовой почки и на стадии образования наружных жабер. Всего зафиксировано и разрезано 65 зародышей. Результат несколько варьирует в зависимости от области, в которой оказался перевернутый участок.

При повторении опыта Лютера на *Triton taeniatus* у 6 зародышей (стадия операции 10—16) перевернутый участок лежит в переднем отделе нервной пластинки. У 4 развился гармоничный мозг, иногда в полости его лежат отдельные эктодермальные клетки, что может служить доказательством того, что это область трансплантата. У одного эмбриона развился циклопический глаз, у одного (стадия 15) не произошло регуляции и перевернутый и неперевернутый участки продолговатого мозга образуют два самостоятельных мозговых пузырька одинакового строения. В случаях, когда перевернутый участок был в области презумптивного эпидермиса (стадия 9—12), — у одного зародыша трансплантат переопределился и не отличается от остального эпителия (стадия 10), у другого он образует под эпителием двуслойный эпителиальный пузырек. У 3 зародышей из трансплантата на боку образовалась нервная трубка. У одного она совершенно изолирована от осевых органов хозяина и окружена слоем эпителия (рис. 1), а у 2 других местами соединяется с нервной системой хозяина. У этих последних зародышей был перевернут участок эпидермиса, по видимому, рядом или даже вместе с участком презумптивной медулярной пластинки. У одного из них на боку, рядом со вторичной нервной системой, имеется слуховой пузырек. Никаких следов ни хорды, ни сомитов нет. Таким образом, у этих зародышей произошла «нейролизация» — явление, описанное для аксолотля Гольфрегером (2), а

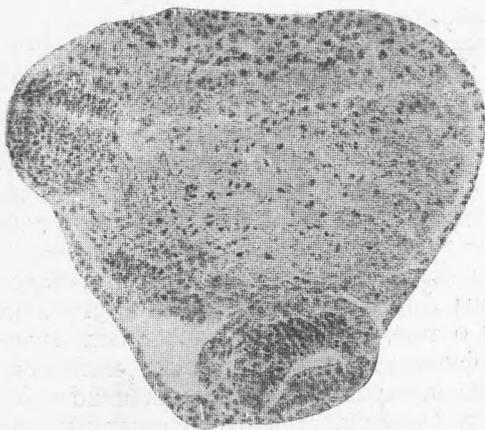


Рис. 1

раньше — правда, в другом опыте — Драгомировым (3) и Барт (4). Это представляет интерес, так как в описанных наших опытах зародыши задержались в нормальном растворе Гольфрегера, тогда как у *Triturus* Гольфрегтеру удалось получить нейролизацию лишь в случаях изменения рН раствора, в нормальном же растворе нейролизация не возникала (1, 2).

Те же опыты, проделанные на *Anura*, дают резко отличный результат. При поворачивании эктодермы во всех случаях возникают резко атипичные картины. Несмотря на все их многообразие, общим для всех них является наличие под эпителием больших и маленьких полостей, более или менее замкнутых плоским эпителием, — первоначально наружным слоем, оказавшимся в результате операции внутри (рис. 2). В тех случаях, когда эти эпителиальные пузырьки примыкают к энтодерме и особенно перикадру на уровне присоски или вблизи нее, стенки или часть их представляют не плоский эпителий, как обычно, а высокие присосковые клетки. Иногда можно видеть на одном срезе 2—3 ряда железистого присоскового эпителия, образованных наружным покровным эпителием, вторично эпителизировавшим трансплантат, и двумя стенками эпителиального пузыря. Таким образом, помимо нормальной присоски, которая не всегда есть, а часто имеет атипичное строение, тут имеются «внутренние» присоски, обращенные внутрь полости, замкнутой наружным слоем перевернутого участка. Из 33 случаев поворачивания презумптивного эпидермиса в 15 образовался «внутренний» присосковый эпителий, причем во всех 15 случаях он расположен в области типичной присоски или сердца. Таким образом, область уровня

присоски оказывает действие, стимулирующее дифференцировку присосковой структуры (5, 6), — обстоятельство, ставившееся мною раньше (7) под сомнение.

В некоторых случаях наружный слой не образует больших замкнутых полостей, а разбивается на отдельные маленькие участки, которые замыкают небольшие полости в толще внутреннего слоя. Таким образом, наружный слой эктодермы, оказавшись внутри, не переопределяется и ведет себя, как эпителий. Снаружи перевернутый участок, как правило, зарастает наружным слоем, наползающим с боков. Только энтодермальные клетки, иногда имеющиеся на поверхности внутреннего слоя, остаются свободными; по ним наружный слой не растет и они помогают установить место операции. Что касается клеток внутреннего



Рис. 2



Рис. 3

слоя, то они образуют отдельные скопления, лежащие или между пузырьками наружного слоя или между двумя пластинами наружного слоя, образованными изнутри перевернутым наружным слоем, а снаружи — вторично наползшим или, чаще, совершенно обособленно от эпителиальной части. В некоторых случаях можно видеть группы клеток внутреннего слоя под неперевернутым эпителием на спинной стороне зародыша. Иногда они примыкают непосредственно к нервной пластинке. На стадии хвостовой почки о специфической дифференцировке этих скоплений ничего нельзя сказать. Эпителиального строения они, во всяком случае, не имеют, но они очень похожи как по виду отдельных клеток, так и по способу их соединения в компактные тканевые агрегаты на клетки внутреннего слоя нервной пластинки (рис. 3). Кроме таких образований в области операции бывает иногда и большое количество совер-

шенно изолированных клеток внутреннего слоя, имеющих вид будущих мезенхимных клеток.

В нескольких случаях сходство внутреннего слоя перевернутой области с внутренним слоем нервной пластинки особенно велико. Так, в одном случае к такому компактному скоплению клеток внутреннего слоя на боку примыкает полость кишки, повидимому индуцированная. В другом оно само имеет полость и большое количество митозов. Следует отметить, что в этих случаях перевернутый участок сравнительно долго не зарастал наружным слоем. Можно думать, что и в этих случаях имеется «нейролизация» — образование нервной системы из внутреннего слоя перевернутой эктодермы, однако сказать это с уверенностью нельзя. Наружный слой образует и тут замкнутые эпителиальные полости. При фиксации на поздних стадиях (всего 6 случаев) в области операции обнаружен только неорганизованный эпителий. Следует отметить, что при поворачивании участка презумптивного эпидермиса в некоторых случаях (рис. 2) наблюдаются дефекты в нервной трубке, заключающиеся в том, что стенки ее могут быть иногда значительно утонщены и состоят почти из одного выстилающего слоя, особенно в туловищном отделе.

Наконец, зародыши, у которых трансплантат полностью или частично оказался в области презумптивной медулярной пластинки, обнаруживают разные степени атипичности. В крайних случаях вовсе не образовалось нервной пластинки, а на разрезах, на уровне трансплантата имеются разобщенные клетки внутреннего слоя и эпителиальные пузырьки или неправильный мощный пласт эктодермы. Наконец, в случаях, когда повернута лишь часть материала нервной пластинки вместе с эпителием, имеется характерная асимметрия нервной системы. На одних срезах нервная пластинка неоперированной стороны, имеющая типичное строение, переходит в утолщенный внутренний слой другой стороны. На других срезах к ней примыкают эпителиальные пузырьки, образованные наружным слоем. Более или менее нормальная нервная система возникла лишь в тех случаях, когда наружный слой перевернутого участка выползал наружу. Наконец, в двух случаях произошла экзогастрюляция.

Таким образом, в отличие от эктодермы *Urodela*, эктодерма *Anura* (взятая в целом, наружный и внутренний слои вместе) уже на стадии бластулы и ранней гаструлы имеет резко поляризованную структуру, причем ясно обнаруживается ее гетерогенность и необратимость — наружный слой не превращается во внутренний. Для выяснения возможности изменения полярности самого наружного слоя необходимо было бы повернуть его, оставив на месте внутренний слой. Однако этот вопрос нас не интересовал.

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

Поступило
3 VII 1946

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ W. Luther, Roux'Arch., 131, Н. 3 (1934). ² J. Holtfreter, J. Exp. Zool., 98, No. 2 (1945). ³ Н. И. Драгомиров, ДАН, 31, № 9 (1941). ⁴ I. G. Barth, J. Exp. Zool., 87 (1941). ⁵ J. Holtfreter, Roux'Arch., 138, Н. 46 (1938). ⁶ T. Jameda, J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, 1 (1938). ⁷ Т. Детлаф, ДАН, 49, № 2 (1945).