

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Н. П. БОРДИЛОВСКАЯ

**МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ В РАЗВИТИИ
ЭПИДЕРМАЛЬНОГО МАТЕРИАЛА У ANURA**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном 15 IV 1947)

Эктодерма амфибий обладает чрезвычайно слабой способностью к самодифференцировке. Как показывают многочисленные опыты эксплантации (1-3), изолированный эктодермальный материал при культивировании в солевом растворе образует только массы недифференцированных эпителиальных клеток без признаков правильного расположения. Характерно, что такие образования в условиях изоляции дает не только презумптивный эпидермальный материал ранних стадий, но и уже детерминированный и даже вполне дифференцированный эпидермис зародышей поздних стадий (4). Из присущих эктодерме на этих стадиях потенциалов при изоляции проявляются только тенденции к увеличению поверхности и способность к образованию мерцательных ресничек. Тенденция к неорганизованному росту проявляется в том, что чисто эктодермальный экплантат всегда принимает вид бугристого или складчатого образования. Никаких эпидермальных дериватов в изолированном материале не развивается. Исключение представляет эктодерма бесхвостых амфибий, которая при изолированном культивировании в солевом растворе путем самодифференцировки всегда дает начало присоскам. Эти образования возникают из поверхностного слоя любого участка эктодермы и при любом способе изоляции (2, 5-9).

В дифференцировке эпидермиса большое значение имеет мезодерма. Эпидермальные клетки приобретают и сохраняют признаки дифференцированной эпителиальной ткани только при воздействии на них мезенхимных клеток, причем это воздействие должно быть постоянным. В присутствии мезенхимы эктодермальный экплантат превращается в шарообразный пузырь с гладкими стенками, состоящими из типичного двуслойного дифференцированного эпителия, подостланного мезенхимой (1-4). Воздействие других тканей, например эктодермы, не вызывает дифференцировки эпидермиса (10). Влияние мезенхимы является, таким образом, специфическим. Действие мезенхимы нельзя свести только к тому, что она создает необходимую опору и тем обуславливает дифференцировку эпителия, как это предполагал Гольтфретер. Наличие опоры само по себе лишь подавляет тенденцию к ненаправленному росту (4). Хотя действие мезенхимы и специфично, но его нельзя считать и индукцией в обычном смысле этого слова, так как для сохранения типичного строения эпидермиса требуется постоянное воздействие мезенхимы.

Однако мезенхима, оказывающая стимулирующее действие на дифференцировку эпителия как ткани, имеет совершенно иное значение в развитии присоски. Отсутствие развития присоски при трансплантации обоих слоев хордомезодермального зачатка в какую-нибудь индифферентную область показывает вероятность предположения о тормозящем влиянии мезодермы на формирование этого образования. Хотя поверхностный слой хордомезодермы и обладает близкими к эпителиальной ткани свойствами⁽¹¹⁾, однако, такую способность мезодермы можно было бы признать вполне доказанной только в том случае, если бы эти результаты были получены на эпидермальном материале.

Настоящее исследование посвящено изучению морфогенетических корреляций в развитии эпидермиса бесхвостых амфибий, в частности, изучению взаимодействия эктодермы с мезодермой, эктодермы с энтодермой и способности эктодермы к самодифференцировке. При постановке опытов был использован предложенный Гольтфретером метод эксплантации в солевой раствор⁽¹⁾. Исследования проведены в сезон 1945 г. на трех видах бесхвостых амфибий: *Rana temporaria*, *Pelobates fuscus* и *Bufo viridis*. Эксперименты были проведены в четырех следующих сериях: 1) совместной эксплантации эктодермы с мезодермой, 2) изолированного культивирования эпидермального материала, 3) совместной эксплантации эктодермы с энтодермой, 4) совместной эксплантации эктодермы с мезодермой и энтодермой. В экспериментах всех серий использовался эктодермальный материал различного проспективного значения: эктодерма головы, вентральная и боковая эктодерма стадий от ранней гаструлы до поздней нейрулы. Мезодермальный материал брался из разных мест и на различных стадиях. Для двух последних серий опытов (эксплантации эктодермы с энтодермой и эктодермы с мезодермой и энтодермой) использовался энтодермальный материал различных стадий нейруляции. В одних случаях это была ротовая энтодерма, а в других — участки презумптивного материала кишки.

Исследования показали, что структура эксплантата зависела от комбинации входящих в его состав тканей. При наличии мезенхимы эксплантат приобретал более или менее правильные очертания и имел вид пузыря. В некоторых случаях, однако, в присутствии мезенхимы наблюдалась в некоторых участках эксплантата усиленная секреция клеток. Микроскопическое исследование установило в таких эксплантатах наличие дифференцированных присосковых клеток. Характерно, что присоска или группы присосковых клеток никогда не располагались непосредственно над мезенхимными клетками. Эксплантаты с дифференцировавшимися присосковыми клетками следует выделить в категорию эксплантатов-пузырей, стенки которых не везде состояли из двуслойного дифференцированного эпителия и содержали мало мезенхимы. Наряду с этим в них имелись участки, где стенки были значительно толще и были представлены массой недифференцированных эпидермальных клеток. В поверхностном слое таких участков и образовались присосковые клетки. Таким образом, между присосковыми клетками и мезенхимой всегда располагался слой эпидермальных клеток.

Лишенные присосковых клеток эксплантаты всегда имели типичный для состоящих из эктодермы и мезодермы эксплантатов вид. Они содержали большое количество мезодермы, стенки их на всем протяжении не имели утолщений и были образованы везде дифференцированным двуслойным эпителием.

Составленные из эктодермы, энтодермы и мезодермы эксплантаты (серия № 4) по результатам существенно не отличались от эксплантатов, состоящих из эктодермы и мезодермы. В эксплантатах этой серии энтодерма, как правило, лежала среди мезодермы и не нахо-

дидась в непосредственном контакте с эктодермой. Стенки такого эксплантата были образованы двуслойным дифференцированным эпителием, и если здесь и развивалась присоска, то всегда в местах утолщения стенки эксплантата. Только в одном случае этой серии имело место развитие присосковых клеток. Характерно, что эти клетки развились в участке эксплантата, где энтодерма плотно прилегала к эктодерме и изолировала последнюю от соприкосновения с мезенхимными клетками.

В опытах совместной эксплантации эктодермы с энтодермой влияние последней проявилось только в подавлении тенденции эктодермы к увеличению поверхности. Такие эксплантаты всегда имели относительно гладкие очертания. Независимо от различного проспективного значения взятого в опыт энтодермального материала (ротовая или кишечная энтодерма), во всех случаях этой серии имело место развитие присоски.

В контрольной серии экспериментов с культивированием только изолированного эктодермального материала эксплантаты принимали характерный бугристый вид, состояли из недифференцированных эпидермальных клеток и во всех случаях в различных участках эксплантата развивались присосковые структуры. При этом никаких различий в дифференцировке присоски из материала различного проспективного значения не наблюдалось. Эктодерма головы в наших опытах не давала большего числа присосок типичного строения, нежели эктодерма вентральная или боковая.

Исследования, таким образом, показывают, что вся эктодерма обладает одинаковыми свойствами путем самодифференцировки давать начало присоске. При этом дифференцировка присоски наступает только тогда, когда поверхностный слой эпидермиса изолирован от подлежащей мезенхимы прослойкой из эпидермальных клеток. В тех же местах, где эпителий непосредственно связан с мезенхимой, присоски не образуется. Эти данные, следовательно, позволяют сделать вывод, что мезенхима оказывает тормозящее влияние на развитие присоски. Это действие мезенхимы специфично. Как показывают опыты совместной эксплантации эктодермы с энтодермой, любая энтодерма, даже ротовая, которой приписывалась раньше способность индуцировать присоску⁽¹²⁾, не оказывает влияния на формирование этого образования. Присутствие ротовой энтодермы в эксплантате не вызывает ни образования большего числа присосковых структур, ни большего числа присосок типичного строения. Правда, в одном из приведенных нами выше случаев (серия № 4), при совместном культивировании материала всех трех зародышевых листков в эксплантате, в местах контакта эктодермы с ротовой энтодермой развились присосковые структуры. Здесь, однако, все же развилась не типичная присоска, а только отдельные присосковые клетки. Возникновение присосковых клеток в этом случае должно быть объяснено не индуцирующим действием энтодермы, а изоляцией некоторых участков энтодермы от воздействия мезодермального материала. Ротовая энтодерма вместе с тем не оказывает и тормозящего влияния на развитие присоски. В эксплантате из ротовой энтодермы и эктодермы присосковые структуры возникали с такой же частотой, как и при эксплантации только одной эктодермы.

Результаты описанных выше исследований устанавливают, таким образом, что мезодерма оказывает специфическое влияние на дифференцировку эпидермиса. Действие мезодермы (не являющееся, однако, обычной индукцией) обуславливает дифференцировку эпителиальных клеток и их типичное двуслойное расположение. Одновременно мезодерма подавляет дифференцировку присосковых клеток из поверхностного слоя эктодермы. Морфогенетические корреляции между эктодер-

мой и мезодермой, следовательно, носят сложный характер. Наряду со стимулирующим действием мезодерма обладает и способностью оказывать тормозящее влияние.

Киевский
государственный университет

Поступило
15 IV 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ I. Holtfreter, Roux'Arch., **124**, 404 (1931). ² I. Holtfreter, *ibid.*, **138**, 657 (1938). ³ I. Holtfreter, *ibid.*, **133**, 522 (1938). ⁴ Н. П. Бордзиловська, Тр. Инст. зоол. АН УРСР, Збірн. досл. н. інд. розв. твар., № 12 (1939). ⁵ I. Holtfreter, Roux'Arch., **123**, 669 (1933). ⁶ Д. П. Филагов, Биол. журн., **6**, № 2 (1937). ⁷ H. Emerson, J. Exp. Zool., **87**, 403 (1941). ⁸ H. Emerson, *ibid.*, **90**, 353 (1942). ⁹ H. Emerson, *ibid.*, **97**, 1 (1944). ¹⁰ Н. П. Бордзиловська, Тр. Инст. зоол. АН УРСР, Збірн. досл. н. інд. розв. твар., № 13 (1940). ¹¹ Т. А. Детлаф, ДАН, **40**, № 2 (1945); **52**, № 2 (1946); **51**, № 3 (1946). ¹² J. Yamada, Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo **5**, 1 (1938).