

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Н. П. БОРДЗИЛОВСКАЯ и Г. С. ШУЛЯК

**ЗНАЧЕНИЕ МЕЗОДЕРМЫ В ДИФФЕРЕНЦИРОВКЕ ПРИСОСКИ
У ANURA**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 16 III 1948)

Наружный слой всей эктодермы и наружный слой области хордомезодермы у бесхвостых амфибий обладают способностью к развитию присоски. Эта потенция проявляется во всех случаях, когда материал находится в условиях изоляции (1-7). Для развития этого образования не требуется каких-либо воздействий со стороны других частей зародыша. Потенцию к развитию присоски материал начинает проявлять на очень ранних стадиях развития зародыша. Развитие присоски, следовательно, протекает по типу самодифференцировки.

Если, однако, весь наружный слой эктодермы и хордомезодермы способен путем самодифференцировки образовать присоску, естественно возникает вопрос, почему при нормальных условиях присоска развивается только в одном определенном месте. По предположению Гольцфретера (2) и Т. Детлаф (7) развитие присоски подавляется мезодермой, которая подстиляет эктодерму. Экспериментальные исследования показывают, что мезенхима действительно оказывает тормозящее влияние на развитие присоски (8). Так например, при совместном культивировании эктодермы любых участков тела (в том числе и эктодермы головы, где нормально развивается присоска) с мезодермой присоска, как правило, не образуется. В тех же случаях, когда поверхностный эктодермальный слой оказывается изолированным от подлежащей мезенхимы слоем эпителиальных клеток большей или меньшей толщины, присоска все же развивается.

Если, однако, множественное развитие присосок на теле зародыша действительно подавляется подстилающей ее мезодермой, все же остается нерешенным вопрос о причинах формирования в норме этого образования в области рта. Решению поставленного вопроса и посвящена настоящая работа.

Уже в самом начале нам представлялось вероятным предположение Т. Детлаф (7), что при нормальном развитии присоска возникает в результате изоляции эктодермы от действия мезодермы. Как известно, эта изоляция наступает вследствие того, что в конце гаструляции передняя часть первичной кишки в ротовой области вступает в тесный контакт с эктодермой. Правильность высказанного предположения можно было бы считать доказанной, если бы трансплантацией мезодермального материала под эктодерму в области презумптивной присоски у развивающегося зародыша удалось задержать дифференцировку этого образования.

В связи с этим в 1946 г. нами были проведены эксперименты гомопластических трансплантаций мезодермального материала одного зародыша под эктодерму в область нормального расположения присосок другому эмбриону. В качестве подопытного материала были использованы зародыши *Bombina bombina*. Операции производились на различных стадиях средней гастролы, т. е. в тот период времени, который при нормальном развитии предшествует наступлению контакта между эктодермой и ротовой энтодермой. Эктодермальный лоскут у реципиента подрезался с трех сторон. Делались два боковых разреза и один, соединяющий их на вентральной стороне. Впереди боковые разрезы доходили до области презумптивного рта. Вентральный поперечный разрез наносился значительно ниже области будущего контакта энтодермы с эктодермой. Вырезанный таким способом эктодермальный лоскут затем приподнимался и под него подсаживался предварительно отпрепарованный соответствующих размеров слой мезодермы от другого зародыша. Мезодерма бралась чаще с брюшной и лишь в некоторых случаях с боковой стороны. Как правило, вскоре после операции края раны полностью срастались. Эффект трансплантации мезодермы на дифференцировку присоски во всех случаях контролировался микроскопически и гистологическим изучением сериальных срезов.

Исследования показали, что в результате трансплантации присоска либо не развивалась совсем на обеих или на одной стороне зародыша, либо была деформированной. В некоторых же случаях присоска возникла на необычном месте. Вследствие близости расположения материала презумптивного рта от области формирования присоски и трудности разграничить эти участки довольно часто развивались зародыши, у которых рот был в той или иной мере деформирован. Однако при удачных операциях развивались зародыши нормального строения, но лишённые присоски. У контрольных зародышей присоски всегда развивались нормально. Гистологические исследования показали, что у лишённых присосок оперированных эмбрионов область этих образований, как и следовало ожидать, была покрыта нормальным кожным двуслойным эпителием, который был подостлан мезенхимой. Во всех случаях мезодерма включалась в окружающую трансплантат мезодерму реципиента и давала начало одной только мезенхиме. В некоторых случаях у оперированных зародышей присоска отсутствовала только на одной стороне, или развивалась хотя и на нормальном месте, но уменьшенной или деформированной. Это было связано, как показали микроскопические исследования, с резорбцией части пересаженной мезодермы. При этом вследствие недостаточного количества трансплантированного материала наступал контакт между соответствующим участком эктодермы и энтодермой, и вследствие этого происходила частичная изоляция эктодермального материала от тормозящего влияния мезодермы.

Гистологические исследования вместе с тем показали, что в случаях развития присоски или групп присосковых клеток на необычном месте эктодермальный материал в той или другой степени всегда был изолирован от мезенхимы. Между эктодермой и мезенхимой всегда располагался слой эктодермальных клеток. Таким образом, возникшая вследствие оперативного вмешательства изоляция эктодермы от подстилающей ее мезенхимы создала благоприятные условия для возникновения присоски или присосковых структур. В местах неполного сращения эктодермы с мезодермой при образовании щелей или складок не осуществлялось тормозящее воздействие мезодермы, и эктодермальный материал получил поэтому возможность развиваться в свойственном ему направлении и дал начало путем самодифференцировки присоскам или присосковым клеткам. Образование присосок или присосковых структур в этих случаях наступало с такой же регулярностью, как в эксперимен-

тах культивирования изолированной эктодермы в солевом растворе. Следует отметить, что образование присосковых структур вследствие нарушения контакта между эктодермой и мезодермой имело место в различных областях эмбриона: на нижней части брюха, на верхней и нижней губах эмбриона, в углу ротового отверстия, в месте сращения раны и даже на кончике рогового зуба.

Возникновение присосок на необычном месте при ксенопластических пересадках эктодермы бесхвостых на место будущего переднего конца эмбриона хвостатых амфибий было истолковано Г. А. Шмидтом ⁽⁹⁾ как результат индуцирующего воздействия нервной пластинки на очень ранних стадиях развития. Этот автор считает, что для возникновения присоски необходим хотя бы кратковременный контакт с материалом нервной системы передней части зародыша (передним мозгом). Другие исследователи допускают, что развитие присоски индуцируется областью мандибулярной дуги ^(10, 11), или только одной энтодермы этого участка зародыша ⁽¹²⁾.

По аналогии с развитием ротового впячивания, которое возникает в результате индуцирующего действия ротовой энтодермы, казалось бы, следует допустить, что и образование присоски также индуцируется энтодермальным материалом, с которым на определенной стадии развития зародыша эктодерма вступает в контакт. В пользу такого предположения, казалось бы, говорят факты получения присосок экспериментальным путем и в месте контакта эктодермы с энтодермой ⁽¹⁰⁾ и установленная Ямада прямая зависимость размеров присоски от площади контакта эктодермы с энтодермой переднего отдела первичной кишки ⁽¹²⁾. Такое допущение, однако, представляется мало вероятным, поскольку при культивировании в солевом растворе любые участки эктодермы дают начало присоске. Если такой способностью обладает вся эктодерма, предположение о наличии специальных индукторов в развитии присоски вызывает сомнения. Это замечание в равной мере справедливо как по отношению к заключению об индуцирующем действии энтодермы, так и нервной пластинки.

Против допущения об индукции присоски нервной пластинкой могут быть приведены еще и результаты многочисленных исследований Гольтфретера с эксплантацией. В опытах этого автора наличие такой способности не было обнаружено ни при каких комбинациях тканей. Образование же присосок на ненормальном месте в опытах Г. А. Шмидта можно рассматривать как результат изоляции трансплантированного материала от подлежащей мезенхимы, наступившей вследствие неполного приживания трансплантата.

Предположение о том, что присоска индуцируется энтодермой, точно так же не согласуется с результатами экспериментальных исследований. Действительно, в опытах совместной эксплантации эктодермы с ротовой энтодермой не удается установить ни стимулирующего, ни тормозящего влияния на дифференцировку присосок ⁽⁸⁾.

Результаты наших исследований показывают, таким образом, что присоска у бесхвостых амфибий развивается по типу самодифференцировки.

Развитие присоски у этих животных может быть подавлено трансплантацией под эктодерму мезодермального материала. Устанавливающийся в процессе развития зародыша контакт в области формирования присоски между эктодермой и энтодермой устраняет тормозящее влияние мезодермы на эктодерму и этим определяет локализацию присоски у зародыша.

Поступило
16 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ I. Holtfreter, Roux'Arch., **124**, 404 (1931). ² I. Holtfreter, *ibid.*, **129**, 669 (1933). ³ I. Holtfreter, *ibid.*, **138**, 657 (1938). ⁴ Д. П. Филатов, Биол. журн., **6**, № 2 (1937). ⁵ Н. Emerson, J. Exp. Zool., **87**, 403 (1941). ⁶ Н. Emerson, *ibid.*, **90**, 353 (1942). ⁷ Т. А. Деллаф, ДАН, **40**, № 2 (1945). ⁸ Н. П. Бордзиловская, ДАН, **58**, № 3 (1947). ⁹ Г. А. Шмидт, Биол. журн., **6**, № 5—6 (1937). ¹⁰ Н. Sprengel и О. Е. Schotté, Naturwiss., **20**, 463 (1935). ¹¹ О. Е. Schotté and Mac V. Edds, J. Exp. Zool., **84**, № 2, 199 (1940). ¹² Yamada, J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, **1** (1938).