

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. И. МАЧАБЕЛИ

ГЕТЕРОГЕННАЯ ИНДУКЦИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ У МАЛОАЗИАТСКОГО ТРИТОНА (*TRITON VITTATUS*)

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 5 V 1939)

Явление гетерогенной индукции конечности, впервые открытое Б. И. Балинским у *Tr. taeniatus* в опытах с пересадкой слухового пузырька (1), было затем подтверждено им же и другими исследователями как на этом, так и на других видах амфибий (2, 3, 4, 5 и др.).

Результаты работ показали, что развитие добавочной конечности под влиянием слухового пузырька и других индукторов (обонятельной плакнды, зачатка гипофиза) свойственно боковой области эмбрионов и ранних личинок хвостатых и бесхвостых амфибий. Однако способность к развитию добавочной конечности оказалась неодинаковой у различных представителей амфибий. Наибольший процент индукции получен у *Amblystoma punctatum*—48%. Близкий, но несколько меньший процент индукции наблюдался у *Tr. taeniatus* (39%), а затем у *Tr. cristatus* и *Amblystoma mexicana* (7).

Бесхвостые амфибии, как показывают исследования Филатова и Балинского (4, 5, 9), проявляют по сравнению с хвостатыми амфибиями значительно более слабую способность к образованию добавочной конечности. При этом возникшие в результате индукции образования обычно не достигают того уровня развития конечности, как это наблюдается у хвостатых амфибий.

Сравнительно-экспериментальное исследование процесса гетерогенной индукции конечности, как и других органогенезов, вскрывая особенности его у различных видов и увеличивая количество фактов, позволяет глубже проникнуть в понимание изучаемых явлений.

Важность этого направления в экспериментальной эмбриологии, возглавляемого Филатовым, подтверждается рядом исследований по механике развития различных органогенезов. Достаточно отметить работы по вопросам линзообразования у амфибий, а также опыты Филатова со слуховым пузырьком на амфибиях и рыбах. Открытие явления гетерогенной индукции конечности также явилось следствием сравнительного изучения.

Данная работа имела целью изучить вопрос гетерогенной индукции конечности у малоазиатского тритона (*Tr. vittatus*), до сих пор еще не исследованного в этом отношении. В качестве материала для опытов были взяты зародыши *Tr. vittatus*, развившиеся из икры, отложенной в аквариуме. Индуктором в опытах служил слуховой пузырек. Трансплантация гомопластическая. Слуховой пузырек, тщательно очищенный от окру-

жающих мезенхимных клеток, всаживался в эпителиальный кармашек, сделанный на боку реципиента в области 7—8 сомитов. Через 1—1½ часа оперированные зародыши просматривались с целью проверить, удержался ли трансплантат или нет.

Реципиенты—зародыши на 3 стадиях. Зародыши самой младшей из этих стадий несколько изогнуты, с сильно подогнутым хвостом. Жаберный бугор сплошной. Опорные нити в виде небольших бугорков. Такие зародыши соответствуют стадии 33 по таблице Гаррисона. Зародыши следующей стадии выпрямлены, имеют более длинный хвост, подогнутый менее сильно, а именно под прямым углом к продольной оси тела. Жаберный бугор неглубокими бороздками разделен на дольки. Опорные нити в виде незначительно вытянувшихся бугорков (стадия 34). Реципиенты на самой старшей из взятых стадий представляют собою зародышей вполне выпрямленных, с выпрямленным или слегка подогнутым хвостом, но без плавательной оторочки. Жабры в виде ясно различимых отдельных бугорков. Опорные нити представляют собой еще более вытянувшиеся бугорки, имея вид коротких отростков (стадия 36). Донором во всех случаях послужили зародыши на этой последней стадии (№ 36).

Оперированные зародыши воспитывались в кристаллизаторах. Корм—дафнии и циклопы. Фиксировались личинки через 20—40—60 дней после операции в растворе сулемы с уксусной кислотой. Окрашивались тотально борным кармином и докрашивались на срезах по Mallory или Bismarkbraun.

В результате опытов всего зафиксировано 56 личинок. В трех случаях получена индукция развитой свободной конечности, а в 23 случаях образовались хрящи конечностного характера. В виду того, что по своему строению все три индуцированные свободные конечности не отличаются друг от друга и их развитие шло одинаково, ограничусь описанием лишь одного случая.

10 VI 1938. Слуховой пузырек пересажен на бок зародыша, находящегося на стадии 36. Донор на этой же стадии. Через 10 дней после операции в месте трансплантации, по середине между передней конечностью и местом задней конечности, появился вырост в виде лопаточки, в дальнейшем развившийся в добавочную конечность. В это время передние нормальные конечности имели 3 пальца, а задних конечностей еще не было. Личинка фиксирована 5 VIII, когда задние конечности имели 3 пальца. Гетерогенно индуцированная конечность оказалась правой, гармоничной и передней, с 4 хорошо развитыми пальцами, запястьем, лучевой и локтевой костями, хорошо выраженным локтевым суставом и предплечьем.

На I и IV пальцах несколько выше их основания образовалось по одному рудименту; такие же два рудимента, развившиеся из запястья, имеются и на внутренней стороне конечности.

Хрящи конечностного характера состоят из молодых клеток, гистологически сходных с хрящами нормальных конечностей. Индуцированные хрящи имеют продолговато-овальную, яйцевидную или стержневидную форму и почти всегда окружены небольшим количеством мезенхимных клеток. На некоторых препаратах, относящихся к личинкам, фиксированным в более ранние сроки, особенно хорошо видно, что процесс охрящевания начинается из середины мезенхимного скопления. Иногда встречаются хрящи со значительным утолщением на одном из концов, напоминающим сочленовную головку humerus или femur. Ориентация таких хрящей различная: их проксимальная часть направлена в одних случаях к слуховому пузырьку, в других—в сторону бока личинки.

Для описанных хрящей характерно также и их топографическое расположение: все они без исключения образовались между слуховым пузырь-

ком и эпителием и ни в одном случае хрящи этой формы не развились между слуховым пузырьком и соматоплеврой. Это обстоятельство в свете представлений Филатова (3,4) об образовании начальной стадии в развитии конечностей, наряду с гистологическими особенностями хрящей, подтверждает их конечностный характер. Интересно отметить, что хрящи этого вида обычно или совсем отстоят от поверхности трансплантата, или же соприкасаются с ним только частично.

Результаты опытов на отдельно взятых стадиях получились различные. Из оперированных на самой младшей стадии (стадия 33) зафиксировано 34 личинки (личинки фиксировались через 20 и больше дней после операции). Индукции свободной конечности не получено ни в одном случае. В 16 случаях в результате индукции образовались вышеописанные хрящи конечностного характера. Оперированные на следующей стадии (стадия 34) зародыши зафиксированы в количестве 12. У двух из них произошла индукция добавочной конечности, подобной выше описанной. У 7 личинок образовались хрящи конечностного характера. Из оперированных на самой старшей стадии (стадия 36) зафиксировано 10 личинок. В 1 случае развилась добавочная конечность, описанная выше. В остальных 9 случаях образования каких-либо хрящей под влиянием слухового пузырька не произошло. Ни в одном из этих случаев не обнаружено никаких следов скопления мезенхимы.

Наряду с образованием хрящей конечностного характера почти во всех случаях имело место развитие капсулярного хряща. Клетки такого хряща старше, крупнее клеток конечностных хрящей, не так сильно красятся кармином. Но ни в одном случае эти хрящи не дали полной капсулы, а представляют собой большей частью неширокие полоски, плотно облегающие поверхность лабиринта на сравнительно небольшом протяжении—не больше, чем на $\frac{1}{2}$ его окружности.

Материалом, из которого образовались капсулярные хрящи, нужно признать туловищную мезенхиму. За это говорит, с одной стороны, то обстоятельство, что трансплантированный слуховой пузырек предварительно тщательно очищался от окружающей его мезенхимы (что легко достигалось на стадии, на которой был донор), и таким образом головная мезенхима не захватывалась вместе с трансплантатом.

С другой стороны, происхождение капсулярных хрящей из туловищной мезенхимы подтверждается следующими соображениями: возраст такого хряща ни в одном случае не является более старшим, чем головной хрящ той же личинки, а обычно несколько моложе его; слуховой пузырек же брались в большинстве случаев (когда реципиенты были на первых двух из взятых стадий) от более старших зародышей, и в случае переноса с ним головной мезенхимы из последней должен был бы развиваться хрящ более старшего возраста, чем тот, который фактически наблюдается на срезах. Сравнительно небольшие размеры капсулярных хрящей не могут послужить основанием для заключения об их происхождении из головной мезенхимы, захваченной вместе с трансплантатом, так как даже если она и переносилась, то все же не в таком количестве, чтобы ее было достаточно для образования хрящей наблюдаемых размеров.

Как видно из изложенного, опыты показали, что боковая область *Tr. vittatus* способна под влиянием пересаженного слухового пузырька развивать добавочную свободную конечность подобно ранее исследованным другим видам тритонов (*Tr. taeniatus* и *Tr. cristatus*). К тому же развитие добавочной конечности—темп и сроки ее развития, а также и ее характер подобны таковым же, которые наблюдались Балинским на *Tr. taeniatus*. Но при качественном сходстве между этими видами тритонов существует заметное различие количественного характера в смысле

частоты индукции свободной конечности. В этом отношении *Tr. vittatus* занимает промежуточное положение между *Tr. taeniatus* и *Tr. cristatus*.

По данным Балинского (^{2, 3, 7}) индукция свободной добавочной конечности у *Tr. taeniatus* при аналогичных условиях с нашими опытами (индуктор—слуховой пузырек, место трансплантации) имела место из 21 случая в 6, из 33 случаев—в 4, из 39 случаев—в 3. По данным Попова (⁸) под влиянием слухового пузырька добавочная конечность из 52 случаев развилась в 8. Частота индукции у *Tr. cristatus* намного ниже, чем у *Tr. taeniatus*: индукция добавочной конечности произошла в одном случае из 75, причем эта конечность была неправильно сформирована.

У *Tr. vittatus* из 56 личинок добавочная конечность образовалась у трех, что свидетельствует о том, что боковая область у *Tr. vittatus* обладает большей способностью к развитию добавочной конечности, чем таковая у *Tr. cristatus*, но значительно меньшей, чем у *Tr. taeniatus*. Если же учесть то обстоятельство, что часть оперированных личинок погибла вследствие наступившей жары и погибла через 1—1½ месяца после операции без каких-либо внешних признаков добавочной конечности, которая к этому времени уже должна была бы развиться, то в связи с этим способность к индукции конечности у *Tr. vittatus* нужно признать фактически более низкой, чем в том случае, если учесть только количество зафиксированных личинок.

Наряду с сравнительно малой частотой индукции свободной конечности необходимо отметить значительное количество случаев образования хрящевой конечностного характера (23 случая из 56), что превышает частоту образования таких же хрящей у *Tr. taeniatus*, отмечаемую Балинским. Это обстоятельство, а также и отсутствие сколько-нибудь заметного скопления мезенхимы вокруг трансплантата и образующихся хрящей дает основание думать, что причиной сравнительно малой частоты индукции свободной добавочной конечности является недостаток мезенхимы в области действия индуктора. Описанные опыты не дают ответа на вопрос о причинах этого недостатка.

Если рассмотреть результаты, полученные по отдельным стадиям, то интересно отметить, что у личинок, оперированных на стадии 33, ни в одном случае не образовалась свободная добавочная конечность, из оперированных на стадии 34 12 личинок у 2 получена свободная добавочная конечность, а среди 10 личинок, оперированных на стадии 36, конечность развилась у одной, причем у остальных 9 вовсе не образовались какие-нибудь хрящи и не наблюдается никаких следов скопления мезенхимы около трансплантата. В виду недостаточного количества материала по двум последним стадиям и отсутствия материала по более старшим, нельзя сделать определенного вывода об особенностях индукции на разных стадиях и лишь можно предположить, что у *Tr. vittatus* способность к индукции конечности имеется в течение более короткого периода, чем у *Tr. taeniatus* (^{6, 10}).

Эмбриологическая станция
Народного комиссариата просвещения
Грузинской ССР.

Поступило
5 V 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. И. Балинский, Roux' Arch., **105**, Н. 4 (1925). ² Ibid., **110** (1927).
³ Ibid., **110** (1927). ⁴ Филатов, Roux' Arch., **127** (1933). ⁵ Филатов, Труды института экспериментального морфогенеза (1932). ⁶ Б. И. Балинский, Roux' Arch., **136** (1937). ⁷ Ibid., **130** (1933). ⁸ В. В. Попов, Изв. Акад. Наук, серия биол., № 8—9 (1935). ⁹ Б. И. Балинский, Труды н.-иссл. института экспериментального морфогенеза, т. VI (1938). ¹⁰ Б. И. Балинский, Научные записки Киевского госуд. ун-та, I, вып. III (1935).