

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

М. А. ВОРОНЦОВА и Л. Д. ЛИОЗНЕР

**К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ ПРОБОДЕНИЯ ОПЕРКУЛЯРНОЙ  
МЕМБРАНЫ В ПРОЦЕССЕ МЕТАМОРФОЗА У ANURA**

(Представлено академиком А. А. Рихтером 26 I 1940)

По вопросу о механизме прободения оперкулярной мембраны в процессе метаморфоза было высказано несколько противоречащих друг другу точек зрения. Вебер<sup>(6)</sup> считал, что образование оперкулярного отверстия вызывается действием секрета кожных желез, основания конечности. Гелф<sup>(4)</sup>, отрицая наличие такого действия, принимал, что образование отверстия связано с действием резорбирующихся жабр. Наконец, в работах Бляхера, Воронцовой и Лиознера<sup>(1, 2, 3)</sup> развивалась та точка зрения, что на процесс прободения оказывает влияние ряд факторов, причем с несомненностью было установлено, с одной стороны, наличие локальной специфичности кожи оперкулярной области, а с другой, влияние передней конечности на образование отверстия. В своей работе 1939 г. Гелф<sup>(5)</sup> вынужден был признать, что наши указания в отношении специфических свойств кожи оперкулярной области справедливы. Он, однако, вопреки нашим высказываниям, приписывает нам утверждение, что прободение возникает в результате самодифференцирования кожи оперкулярной области. В действительности же, мы подчеркивали, что для возникновения типичной картины процесса необходимо также участие передней конечности. В цитируемой работе Гелф отказывается от своей прежней трактовки проблемы и считает необходимым применить к процессу прободения принцип множественного обеспечения. По его мнению каждый из трех факторов—кожа оперкулярной области, передняя конечность и жабры—принимает участие в образовании отверстия. Эти представления Гелфа имеют известное сходство с нашими, но отличаются от последних в том отношении, что Гелф считает влияние отдельных факторов более или менее однозначным, тогда как мы более точно дифференцируем значение каждого из них.

Новые аргументы, выставленные Гелфом в защиту его последней концепции, делали необходимым постановку дополнительных опытов для разрешения спорных вопросов. Что касается влияния резорбирующихся жабр на образование отверстия, то это мнение не имеет под собой достаточных оснований, и Гелф ничего не мог ответить на ранее сделанные возражения. Этот вопрос поэтому может быть оставлен в стороне. Наибольший интерес представляет его утверждение о том, что оперкулярное отверстие может образоваться в коже, взятой с любой части тела. В своих прежних работах мы не наблюдали описываемых Гелфом явлений. С целью

более точного выяснения вопроса о потенциях кожи, пересаживаемой на оперкулярную область с других частей тела, мы поставили соответствующие эксперименты, расширив количество используемых видов головастика. Подопытным материалом служили головастики *Rana temporaria*, *Pelobates fuscus* и *Bombina bombina*. Поскольку мы старались пересаживать по возможности большие участки кожи, то трансплантат включал в себя как участок кожи спины, так и участок кожи бока.

У всех семи доживших до конца опыта (т. е. до завершения метаморфоза) головастика *Rana temporaria* имело место образование отверстия. Однако ни в одном случае оно не ограничивалось областью трансплантата. В 5 случаях передняя конечность вышла в отверстие, образовавшееся выше или ниже трансплантата, т. е. в коже оперкулярной области. При этом в одном случае трансплантированная кожа была сильно сдвинута прорезавшейся ногой, вследствие чего кожа образовала складки. Частично трансплантированная кожа даже нависает над образовавшимся отверстием, но не испытывает гистолиза. В двух случаях отверстие частично захватывает трансплантат.

Гелф (6), также ставивший опыты на *Rana temporaria*, указывает, что в трех случаях он наблюдал возникновение отверстия в центре трансплантированной на оперкулярную область кожи спины. Однако на приводимых им фотографиях оперкулярное отверстие имеет не вполне правильные очертания и расположение. Возникают сомнения, не предшествовал ли образованию отверстия прорыв трансплантата в результате случайного его повреждения. Окончательное суждение об этих случаях можно сделать лишь после того, как будет описана последовательная картина всего течения процесса.

Наиболее отчетливые данные по образованию отверстия в коже спины были нами получены на головастиках *Pelobates fuscus*. Последние, вследствие их больших размеров, представляют наиболее удобный объект для наблюдения. 11 оперированных головастика дожило до конца опыта. В двух случаях трансплантат был оттеснен в сторону и отверстие лежит полностью в коже оперкулярной области. В остальных случаях отверстие в той или иной степени затрагивает трансплантат. Ни разу, однако, отверстие не было образовано только за счет трансплантата. Последовательное наблюдение за оперированными головастиками обнаружило следующее. На неоперированной (левой) стороне головастика границы будущего отверстия становятся заметными задолго до прободения вследствие истончения кожи в этом месте. На опытной стороне в трансплантированной коже не удается установить никаких изменений даже к тому моменту, когда левая нога уже прорезалась. Правая передняя нога в это время оказывает сильное давление на трансплантат, натягивая его и производя все время интенсивные движения, грозящие оторгнуть трансплантат. И, несмотря на это, отверстие все же не образуется. Однако в результате движений ноги наступает в конечном счете смещение трансплантата, причем нога выходит в отверстие, образующееся в коже хозяина. Часто наблюдается также возникновение отверстия на месте сращения трансплантированной и местной кожи, и в таком случае отверстие частично располагается в трансплантате. Как правило, прорезывание опытной ноги наступает на той стадии метаморфоза, когда хвост головастика резорбировался уже наполовину, т. е. на несколько дней позже прорезывания левой ноги. Интересно отметить, что отверстие возникает не в том месте, на которое нога оказывает наиболее сильное давление, а в стороне от него, на границе с собственной кожей оперкулярной области.

Аналогичные результаты получены на головастиках *Bombina bombina*. Только в этой серии на оперкулярную область трансплантировалась уже

не кожа спины, а кожа живота, в связи с тем, что у головастика *Bombina* по середине спины проходит высокий плавник, делающий этот участок непригодным для пересадки. До конца опыта дожило 8 головастика. Ни у одного из них отверстие не образовалось в трансплантате. Оно возникало или в стороне от последнего, или на границе с ним, частично захватывая область трансплантата.

Таким образом можно сделать вывод, что у всех трех использованных видов головастика кожа спины или бока обладает локальной специфичностью, вследствие чего она не образует отверстия обычным путем, свойственным коже оперкулярной области. Отверстие в коже спины возникает лишь в результате движения ноги, смещающей трансплантат в сторону или вызывающей расхождение краев кожи на месте сращения. Необходимо, однако, отметить, что трансплантат в отдельных случаях обнаруживает способность принимать участие в образовании отверстия, если гистологический анализ, связанный с образованием отверстия, начинается в непосредственном соседстве с трансплантатом. Создается впечатление, что участок отверстия, образующийся в коже оперкулярной области, втягивает в процесс образования отверстия трансплантированную кожу. Такая реакция трансплантата не всегда, правда, имеет место и нередко он остается неизменным, несмотря на соседство гистологизирующихся тканей. Во всяком случае несомненно различия в поведении кожи спины и кожи оперкулярной области, а это обстоятельство как раз игнорируется Гелфом.

Для того чтобы еще с большей очевидностью выявить различия в поведении кожи спины и оперкулярной области, мы производили пересадки кожи спины на оперкулярную область, одновременно удаляя переднюю конечность той же стороны. Таким путем мы устраняли движения ноги, оказывающие по нашему мнению существенное влияние на образование отверстия.

До конца опыта дожило 7 оперированных головастика *Pelobates fuscus*. В двух случаях отверстие образовалось, располагаясь большей своей частью в коже оперкулярной области, но частично затрагивая трансплантат. В остальных случаях отверстие не образовалось, несмотря на то что головастики доводились до конца метаморфоза, т. е. до полной резорбции хвоста. Аналогичные результаты были получены на головастиках *Bombina bombina*. Данные этой серии опытов с убедительностью свидетельствуют о специфических потенциях кожи спины и живота, не образующих отверстия при пересадке на оперкулярную область. Кроме того приведенные материалы свидетельствуют о том, что влияние резорбирующихся жабр не обеспечивает образования отверстия, вопреки указаниям Гелфа. Сравнивая между собой данные по поведению кожи, полученные на различных видах головастика (четыре вида, считая предшествующие работы), можно прийти к заключению, что между ними не имеется существенных различий. Желая выяснить, как обстоит в этом отношении дело с влиянием передней конечности, мы поставили опыты с ее удалением на головастиках *Pelobates fuscus* и *Bombina bombina*. Предыдущие наши опыты ставились на *Rana temporaria* и *Rana ridibunda*. Конечности удалялись по новому способу, обеспечивавшему уверенность в полноте удаления. Этот способ сводился к тому, что участок кожи бока, закрывающий конечность, приподнимался, так что обнажалось все основание конечности, после чего последняя удалялась, а отвернутая кожа накладывалась на прежнее место. У всех оперированных головастика *Pelobates fuscus* (7 особей) имело место образование отверстия или истончения, причем отверстие возникало позже, чем в контроле, и было меньшей величины. Эти данные полностью согласуются с тем, что нами было получено ранее на других видах.

Такое же поведение обнаружили 6 оперированных головастиков *Bombina bombina* из общего числа 10. У двух других головастиков образовались отверстия столь незначительной величины, что они могли быть обнаружены лишь при тщательном осмотре головастика под лупой. Таких «точечных» отверстий раньше мы не наблюдали. Наконец, у двух головастиков отверстие совсем не образовалось, несмотря на длительное наблюдение. Эти данные объясняют разногласия, существующие между Вебером и другими авторами. Дело в том, что Вебер имел дело с головастиками *Bombina* и этим, очевидно, объясняется наблюдавшееся им в отдельных случаях отсутствие образования отверстия при удалении ноги. Ошибка его заключается в том, что он считает это общим правилом. Дальнейшие исследования должны показать, чем объясняются различия в поведении отдельных особей при удалении конечности. Во всяком случае можно констатировать, что отдельные виды головастиков характеризуются различными свойствами в отношении механизма оперкулярного прободения.

Институт экспериментального морфогенеза  
Московского государственного университета

Поступило  
41 I 1940

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Л. Я. Бляхер, М. А. Воронцова и Л. Д. Лиознер, Тр. Ин-та эксп. морф., III (1935). <sup>2</sup> М. А. Воронцова и Л. Д. Лиознер, Тр. Ин-та эксп. морф., IV (1936). <sup>3</sup> М. А. Воронцова и Л. Д. Лиознер, Тр. Ин-та эксп. морф., VI (1938). <sup>4</sup> O. M. Helff, Journ. Exp. Zool., 45 (1926). <sup>5</sup> O. M. Helff, Journ. of Exp. Biol., 1 (1939). <sup>6</sup> A. Weber, Arch. d'anat. micr., 27 (1931).