

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

**ФЕНОМЕН НАСЛЕДСТВЕННОГО ИЗВРАЩЕНИЯ РЕАЛИЗАЦИИ
ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ПОТЕНЦИИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 13 II 1948)

В июне 1947 г. в одном из прудов пригородного района (Тастак) г. Алма-Ата была поймана лягушка вида *Rana ridibunda* обычных размеров, отличающаяся от других тем, что голень правой конечности была раздвоена. Точнее, левая и правая конечности были одинаковых размеров, но к коленному суставу правой конечности была приращена дополнительная голень несколько меньшего размера, чем нормальная. При движении лягушки кисть дополнительной конечности подвергалась непрерывному травмированию, на что указывало отсутствие пальцев и наличие гематомы в дистальном отделе. Эта лягушка была нами сохранена в формалине.

В том же пруду в конце июня, среди многих сотен отловленных головастиков было обнаружено несколько особей, у которых с правой стороны тела имелось или по два самостоятельных зачатка задней конечности, или последняя была раздвоена на том или ином протяжении. На левой стороне тела этих особей каких-либо отклонений от нормы не наблюдалось — имелся один зачаток нормального размера. Вначале мы не обращали внимания на это явление, так как нарушение развития конечности могло явиться результатом случайной травмы. Но по мере увеличения числа встречающихся уродливых особей было обращено внимание на то, что дефект имелся только на правой стороне тела. В процессе дальнейшего развития головастиков, и особенно в период естественного метаморфоза, когда пролиферация задних конечностей зашла уже далеко, уродливые экземпляры без особого труда могли быть выделены из общей массы привозимых в лабораторию головастиков.

Отлов головастиков из упомянутого водоема продолжался и в осенний период (сентябрь — ноябрь). Факт задержки общего развития личинок лягушки представлял самостоятельный интерес. Повидимому, обильный приток родниковой воды и относительно прохладное лето создали условия, в которых исключалась возможность своевременного завершения метаморфоза. Есть основания допустить, что эти неблагоприятные внешние условия в большей степени отразились на развитии уродливых личинок, чем нормальных. Число таких головастиков в осенний период по отношению к общей массе нормальных заметно увеличилось. Так, среди 2500 головастиков, пойманных осенью, уродливых оказалось 73, тогда как за летний период мы поймали таких личинок 16.

Собранный материал в количестве 89 особей подвергся изучению. Часть головастиков была зафиксирована формалином на разных стадиях личиночного развития, часть — после завершения метаморфоза — на стадии сеголеток. Около двух десятков головастиков и сеголеток продолжают жить в настоящее время в лаборатории.

Мы уже отмечали, что отклонения от нормы в развитии задней конечности наблюдались только на правой стороне тела. Степень же отклонений была неодинаковой у разных особей. Можно отметить несколько основных типов нарушений: от раздвоения дистальной части кисти (двойной комплект пальцев, две кисти, две голени и кисти) до двух вполне оформленных, самостоятельно функционирующих конечностей (рис. 1). Уже при формировании зачатка конечности можно было

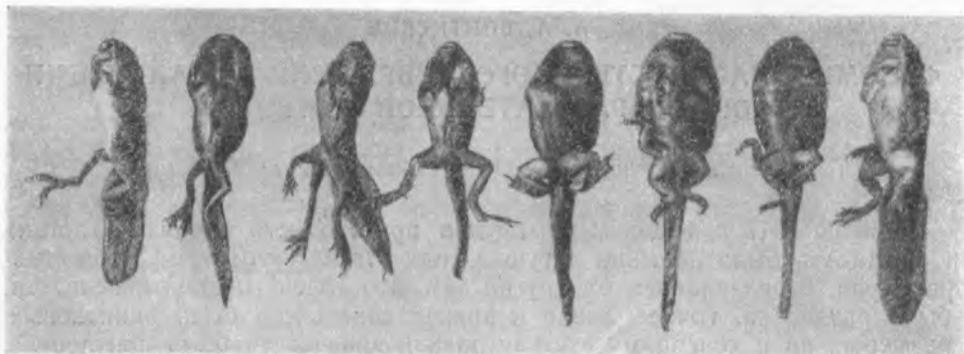


Рис. 1. Восемь головастиков *Rana ridibunda* на стадии развития перед началом метаморфоза, выловленных из естественного водоема в конце октября (задние конечности относительно больше, чем у летних головастиков). У двух головастиков (слева) на правой конечности удвоенные кисти, остальные личинки характеризуются различным положением дополнительной конечности по отношению к основной правой

видеть на правой стороне эти основные типы нарушений. У ряда особей зачаток дополнительной конечности по своим размерам и форме совершенно не отличался от зачатка основной конечности. У этих особей ориентировка дополнительного зачатка была извращена: дистальный конец был направлен в краниальном направлении, или под тупым углом к зачатку основной конечности. В процессе дальнейшего развития относительные размеры, топография и ориентировка дополнительной конечности несколько изменялись. В период органотипической дифференцировки контакт между дополнительной и основной конечностями усиливался, размеры растущей дополнительной конечности становились в сравнении с основной конечностью относительно меньше. Дополнительная конечность располагалась иногда под тупым, но чаще под острым углом к основной конечности. Дифференцировка структуры дополнительной конечности происходила практически в таком же темпе, как и основной или нормальной левой конечности.

Независимо от размеров дополнительной конечности в развитии основной правой конечности не наблюдалось отклонений от нормы. Правая основная и левая нормальная конечности в большинстве случаев имели одинаковые размеры и массу, не отличаясь в функциональном отношении друг от друга. Но в нескольких случаях основная правая конечность, несмотря на наличие дополнительного образования, была даже больше левой. Вот некоторые цифровые данные. На ранней стадии вес зачатков конечностей на правой стороне тела: 2,3 и 2,5 мг, на левой 2,1 мг (среднее для 4 особей). На стадии перед наступлением метаморфоза: правая основная конечность 63,4 мг, правая дополни-

тельная 28,2 мг, левая 52,5 мг (среднее для 4 особей). На стадии сеголетки: правая основная конечность 125,0 мг, правая дополнительная 46,8 мг, левая 119,2 мг (среднее для 6 особей).

Следует отметить также крайние случаи нарушения формообразования на правой стороне тела в области расположения задней конечности. У 3 особей правая конечность и соответствующие части скелета в области заднего пояса полностью отсутствовали. В одном случае вместо правой конечности имелось шаровидное образование, причлененное к стенке тела эластичным, весьма прочным тяжем. Из этого тератоидного образования торчал один вполне дифференцированный палец. У нас нет оснований утверждать, что 4 последних случая относятся именно к интересующему нас феномену.

Явление природной безногости и одноногости было уже описано Л. В. Полежаевым⁽²⁾ для *Rana temporaria*. В нашем распоряжении имеются 2 сеголетки *Rana ridibunda*, не имеющих задних конечностей. Повидимому, эти явления имеют иную природу, нежели описываемое нами извращение реализации формообразовательной потенции.

Обращает на себя внимание характер распределения пигмента на правой конечности в тех случаях, когда расчленение касалось преимущественно дистальных отделов (кисть, голень). В этих случаях проксимальные отделы были более массивными, чем в норме (в сравнении с левой конечностью). Распределение пигмента в проксимальной области было равномерным по всему кожному покрову. Известно, что в коже нормальной конечности у лягушек данного вида пигмент концентрируется на дорзальной поверхности, тогда как на вентральной он отсутствует. Отсюда можно было заключить, что в случаях неполного обособления основной и придаточной конечностей они были сращены в проксимальных частях вентральными поверхностями. Это также указывало на независимость в закладке основной и дополнительной конечности даже в тех случаях, когда в сформированном состоянии они оказались сращенными на значительном протяжении.

У 6 головастиков имелось не по одной, а по 2 дополнительных правых конечности; 2 головастика имели на правой стороне тела вместо одной 4 конечности. Соотношение в размерах между основной и дополнительными конечностями было довольно характерным к моменту завершения метаморфоза. Основная конечность не отличалась по размерам от левой, тогда как в размерах дополнительных конечностей можно было констатировать закономерную градацию. Из 4 имевшихся на правой стороне конечностей 3, хотя и отличались по размерам, имели достаточно дифференцированные отделы, четвертая же конечность оставалась в недоразвитом состоянии.

Следует отметить, что на стадии формирования зачатки дополнительных конечностей не отличались по своим размерам от основной, располагаясь веером в месте прикрепления основной конечности. В процессе дальнейшего развития усиливался контакт между основной и дополнительными конечностями при уменьшении относительных размеров последних. В двух случаях одна из дополнительных конечностей была совершенно лишена пигмента.

Для выяснения природы описанных уродств мы провели ряд опытов по изучению регенерационной потенции, у основной и дополнительных конечностей. У 12 головастиков, имевших с правой стороны двойные конечности, и у 3 головастиков с тройными конечностями была произведена ампутация кисти. Последующие наблюдения показали, что при операции на личинках позднего возраста регенерация отсутствовала на основной правой (так же как и на левой) и на дополнительных конечностях. При ампутации на ранних стадиях (ча I и на ранней II стадии по номенклатуре Л. Я. Бляхера⁽¹⁾) регенерационная спо-

собность проявилась у основной и дополнительных конечностей примерно в одинаковой степени. Это могло служить дополнительным подтверждением одновременности возникновения зачатков нескольких конечностей на одной стороне тела (хотя и не исключалось, что гуморальная среда могла оказать однозначное влияние на конечности, отличающиеся своим возрастом).

Далее, у 8 головастиков (ранней стадии), отличающихся пространственным соотношением основной и дополнительных конечностей, представленных еще зачатками, вступивших в начальную фазу дифференцировки, было произведено полное удаление этих зачатков. Последующие наблюдения показали, что новообразующиеся конечности в пространственном соотношении повторяли своих предшественников. Ампутация зачатка конечности с раздвоенным дистальным отделом сопровождалась регенерацией конечности с двойной кистью. Такого же рода манипуляции с зачатком левой конечности закономерно сопровождалась регенерацией одиночной конечности.

Резюмируя приведенные выше данные, следует заключить, что нами был изучен феномен наследственного извращения реализации формообразовательной потенции. Подтверждение этому мы видим не только в том, что была найдена половозрелая лягушка, обладавшая отмеченным выше дефектом, но главным образом в том, что извращение формообразования наблюдалось только на одной стороне тела и повторялось в процессе экспериментально активированной регенерации.

Изучение гистогенеза области образования конечности на соответствующей стадии эмбрионального развития, конечно, пролило бы больший свет на природу возникновения интересующего нас явления. Но по вполне понятным причинам такое исследование в настоящее время не представляется возможным. Нами будут предприняты попытки довести имеющиеся живые экземпляры до половозрелого состояния и тем самым непосредственным наблюдением подтвердить наследственную природу отмеченного извращения морфогенеза.

Очевидно, что в тот период эмбриогенеза, когда область, прилежащая к месту образования задней конечности, обладает широкими формообразовательными потенциями, действие фактора, активизирующего мезенхиму, не ограничивается узким участком, а проявляется одновременно в нескольких близлежащих точках. Взаимодействие пространственно варьирующих локусов данной формообразовательной территории имеет своим следствием разную степень контакта между развивающимися зачатками конечности. В результате наблюдается несколько типов сращения основной и дополнительных конечностей.

Нет необходимости в особой аргументации того, что описанный феномен должен быть отнесен к группе явлений мутационной изменчивости.

Казахский медицинский институт
Алма-Ата

Поступило
17 I 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. Я. Бляхер, Тр. лаборат. Моск. зоопарка, 4, 125 (1928). ² Л. В. Подсе-
жаев, ДАН, 42, 418 (1944).