

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Ф. Н. КУЧЕРОВА

**ИНДУКЦИЯ ДОБАВОЧНОЙ КОНЕЧНОСТИ У ЗАРОДЫШЕЙ
*BUFO VULGARIS***

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 27 XI 1947)

Явление индукции добавочной конечности свойственно широкой группе амфибий. Особенно четко оно выступает у хвостатых амфибий, у которых под влиянием различных индукторов было получено развитие добавочной конечности. В качестве индукторов добавочной конечности были использованы слуховой пузырек, обонятельная плакода или же обонятельный мешок, гипофиз и даже кусочки целлоидина.

Результаты опытов показали, что степень развития добавочной конечности, вызванная различными индукциями, была различна у разных видов. Чаще всего она представлена в виде начальных закладок скоплением мезенхимы, или неправильно сформированной и в очень небольшом проценте случаев хорошо развитой конечностью. Первое относится главным образом к *Anura*, а второе — к *Urodela*.

Развитие добавочной конечности под влиянием слухового пузырька, пересаженного на бок зародышам *Triton taeniatus* и *T. cristatus*, было получено Д. П. Филатовым⁽¹⁾, В. В. Поповым⁽⁷⁻⁹⁾ и др. Индукция добавочной конечности обонятельным мешком была вызвана у зародышей *Triton cristatus*, *T. taeniatus*, *Diemyctillus purrhogaster*⁽⁴⁾, *Amblystoma punctatum* и *A. mexicanum*⁽⁶⁾.

Попытки вызвать индукцию добавочной конечности слуховым пузырьком у бесхвостых амфибий были неудачными (Д. П. Филатов, Лютер и др.). Однако Д. П. Филатову удалось получить развитие добавочной конечности у зародышей *Bufo vulgaris* под влиянием пересаженного гипофиза. В его опытах только в одном случае образовалась удвоенная конечность, в остальных она представлена скоплением мезенхимы, характерным для начальной закладки конечности. У зародышей *Rana temporaria* была вызвана индукция добавочной конечности в виде почки конечности.

На основании сравнительных данных об образовании добавочной конечности у хвостатых и бесхвостых амфибий было сделано заключение, что у бесхвостых амфибий способность к индукции добавочных конечностей значительно ниже, чем у хвостатых.

Задачей настоящего исследования явилось испытать индукционную способность к образованию добавочной конечности у зародышей *Bufo vulgaris*. В качестве индуктора для этой цели была взята обонятельная плакода того же вида. Донорами служили зародыши в стадии ранней хвостовой почки. Обонятельная плакода пересаживалась на бок зародышам в стадии ранней хвостовой почки в районе задней части передней конечности.

Всего было сделано 16 операций. 11 зародышей сохранились, а остальные 5 погибли. Зародыши были исследованы через 64 дня

после операции. При осмотре зародышей снаружи оказалось, что хорошо развитые и правильно сформированные добавочные конечности развились только у 6 зародышей, у 2 образовалось по 3 добавочных конечности размером значительно меньше нормальной и не все они были правильно сформированы, у одного зародыша индуцированная добавочная конечность представлена выростом и, наконец, у последних двух — почкой.

Описание внешних признаков добавочных конечностей и гистологические исследования

А. Головастики с хорошо развитой и правильно сформированной добавочной конечностью. Всего таких головастиков было 6. Они имели вполне развитые передние и задние



Рис. 1. Головастик из первой группы зародышей, с правой стороны которого видна индуцированная обонятельной плакодой добавочная конечность; *ик* — индуцированная конечность



Рис. 2. Фронтальный разрез на уровне дорзальных срезов, показывающий закладку добавочной конечности и обонятельный мешок; *ик* — индуцированная конечность, *оп* — обонятельная плакода

конечности. Процесс метаморфоза заканчивался. С правой стороны, значительно позади передней конечности и несколько дорзальнее ее, развилась добавочная конечность. Она была немного меньших размеров, чем нормальная передняя конечность, состояла из плечевой части, предплечья и кисти. Предплечье немного меньше, чем предплечье нормальной передней конечности. Кисть индуцированной конечности развита также слабее, имеет 4 пальца и тыльный бугорок. 2 первых пальца развиты слабее в сравнении с двумя последующими, как и на кисти нормальной конечности (рис. 1). Индуцированная конечность всех остальных 5 головастиков по своему развитию ничем не отличалась от конечности головастика, описанного выше.

Гистологические исследования на фронтальных срезах головастиков этой группы показали, что основание закладки добавочной конечности началось на уровне середины и вентральных срезов слуховой капсулы и позади нее. У 3 зародышей обонятельная плакода, присутствовавшая на месте пересадки и развившаяся в этой стадии зародышей в обонятельный мешок, располагалась дорзальнее основания добавочной конечности, а у 2 — несколько позади нее. Развившаяся добавочная конечность содержала все характерные гистологические структуры нормальной конечности. Снаружи располагалась кожа, одевающая хрящевые закладки плеча, предплечья и кисти (рис. 2).

Таким образом, гистологические исследования показали, что закладка добавочной конечности возникла из боковой мезодермы под влиянием пересаженной обонятельной плакоды. Местоположение развившейся добавочной конечности указывает, что мезодерма этого района, расположенная значительно дальше от плечевого пояса передних конечностей, способна отвечать на индуктор образованием конечности.

Б. Головастики с 3 добавочными конечностями. Таких головастиков было 2. Эти головастики находились в стадии метаморфоза. Задние конечности развиты хорошо, передние слабее. Позади передней конечности и несколько дорзальнее ее развилась добавочная передняя конечность, состоящая из плеча, предплечья и кисти; кисть состоит из 3 почти одинаково развитых пальцев. Развившаяся добавочная конечность небольших размеров. Впереди нее и значительно вентральнее развилась вторая добавочная конечность. Эта конечность представлена выростом, раздвоенным на конце. Каждый из этих концов нес по паре пальчиков. Третья индуцированная конечность в этом месте зародыша располагалась там же, где и вторая, но значительно дорзальнее; представлена она в виде остро заканчивающегося выроста. Таким образом, из всех трех конечностей, индуцированных в этом месте, наиболее развита первая и совсем дефектна третья. У второго головастика существенных различий по сравнению с первым нет.



Рис. 3. Разрез через срединную часть добавочной конечности, развившуюся почти на уровне с нормальной конечностью, но позади нее; *ик* — индуцированная конечность, *оп* — обонятельная плакода, *нк* — нормальная конечность

Гистологические исследования головастиков этой группы показали, что развившиеся добавочные конечности имели самостоятельные очаги возникновения. Основания закладок добавочных конечностей расположены в одном случае дорзальнее, в другом вентральнее и в третьем почти на одном уровне с нормальной конечностью, но позади нее. Ни в одном из этих случаев их закладки не являлись составной частью плечевого пояса нормальной конечности (рис. 3).

Основание закладки нормальной конечности лежит значительно глубже, чем добавочной конечности, основание которой занимает периферическое положение. Обонятельная плакода, развившаяся в этой стадии зародышей в обонятельный мешок, не имела типичной формы. Она располагалась позади нормальной передней конечности и как бы разделяла своим телом добавочные конечности, которые возникли в направлениях, указанных выше. Возможно, что в этом случае имело место расщепление материала закладки конечности, в результате чего возникли 3 добавочных конечности. Это можно было бы установить другим опытом с маркировкой и окраской материала для нормальной конечности.

В. Головастик с конечностью в виде шипа. У этого головастика полностью закончился метаморфоз; позади передней конечности развилась добавочная конечность в виде выроста ромбической формы. Этот вырост немного короче нормальной конечности. Гистологически он представлен следующими структурами: снаружи располагается кожа, которая окутывает хрящ; хрящевая закладка нерасчлененная, а представлена одним хрящом в виде треугольника.

Какой части конечности соответствует эта хрящевая модель — трудно сказать. Основание закладки этого шипа расположено на значительном расстоянии от плечевого пояса передней конечности, в районе пронефроса. Обонятельная плакода лежала глубже закладки этой конечности и плотно примыкала к стенкам пронефрических трубок.

Г. Головастики с индуцированной почкой конечности. У этих головастиков метаморфоз еще не начинался. Задние конечности выражены в виде конических выростов, передние не видны. С правой стороны, несколько назад от оперкулярной мембраны, развилась добавочная конечность в форме выпуклого бугорка.

Таким образом, данные, полученные в моих опытах по индукции обонятельной плакодой добавочной конечности у *Bufo vulgaris*, показывают, что у большинства оперированных зародышей развилась настоящая передняя конечность со всеми компонентами, характерными для нормальной конечности. Следовательно, можно считать, что способность к индукции добавочной конечности у зародышей *Anura* несколько не ниже, чем у зародышей *Urodela*, как на это указывали некоторые авторы.

Тот факт, что Д. П. Филатовым и др. была получена индукция конечности другими индукторами (гипофизом и обонятельным мешком), указывает на то, что эти возможности у зародышей бесхвостых амфибий имеются, и несовершенство индуцированных в этих случаях добавочных конечностей объясняется, повидимому, другими причинами.

Речь идет не о типичном процессе развития, когда наступает период в развитии зародыша, при котором материал для образования конечности подготовлен, а о постороннем экспериментальном вмешательстве в нормальный процесс. Внесение влияющей системы факторов, т. е. слухового пузырька, могло не соответствовать тем типичным соотношениям взаимодействующих частей, при которых возможно образование конечности. Реагирующий материал мог быть или ранним, или поздним, точно так же как и влияющие факторы (слуховой пузырек) могли не соответствовать типичным взаимоотношениям для возникновения конечности.

Мне кажется, что от того, насколько удачно в эксперименте подобрано состояние активности реагирующего материала и влияющих факторов (слуховой пузырек, обонятельная плакода, гипофиз), зависит результат опыта. Если установятся типичные для возникновения конечности связи, что определяется степенью готовности тех и других факторов в реагирующем и влияющем материале, то в таких случаях следует ожидать положительного результата. Получение типично развитых добавочных конечностей под влиянием обонятельной плакоды в моих опытах, по всей вероятности, произошло по этой причине. Однако это не единственная причина, которой можно было бы объяснить неудачу опытов других исследователей, производивших опыты по индукции конечности у зародышей *Anura*.

Поступило
27 XI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. P. Filatov, Roux, Arch., 110 (1927). ² D. P. Filatov, *ibid.*, 127 (1933).
³ D. P. Filatov, *ibid.*, 121 (1930). ⁴ M. Choi, Folia Anat. Jap., 10 (1932). ⁵ Д. П. Филатов, Тр. Ин-та exper. морфогенеза, 1 (1934). ⁶ B. Glick, Anat. Rec., 48 (1931). ⁷ В. В. Попов, Биол. журн., 3 (1934). ⁸ В. В. Попов, Тр. Ин-та exper. морфогенеза, 3 (1935). ⁹ В. В. Попов, там же, 6 (1938).