

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Г. В. ЛОПАШОВ

**ОПЫТЫ ПО ИССЛЕДОВАНИЮ ИСТОЧНИКОВ КЛЕТОЧНЫХ  
МАТЕРИАЛОВ И УСЛОВИЙ ФОРМИРОВАНИЯ ГРУДНЫХ  
ПЛАВНИКОВ У КОСТИСТЫХ РЫБ**

(Представлено академиком К. И. Скрябиным 31 X 1949)

Излагаемые опыты имели целью прежде всего выяснить, каковы источники клеток, образующих мезодермальную часть грудного плавника костистых рыб, чтобы сравнить механизмы их развития с развитием передних конечностей других низших позвоночных. Методом исследования была пересадка различных участков мезодермы зародышей рыб под перидерму, покрывающую желток, другим зародышам. При таких опытах пересаженные ткани находятся в ряде отношений в тех же условиях, что и при нормальном развитии: они плотно сжаты между эктодермой и желтком, находятся в контакте с эктодермой, имеют нормальные условия питания. Но в то же время они изолированы от связи с другими частями собственно зародыша, и подобный опыт должен показать, что могут образоваться отдельные закладки зародыша. Так как мои прежние опыты (1) на окуне ясно показали, что в этих условиях могут развиваться вполне типичные плавники, этот метод казался наиболее подходящим для решения поставленных вопросов.

Всего было поставлено (в 1946 г.) 153 опыта, из которых 69 удалось зафиксировать на разных этапах развития плавников. Объектами были: вьюн (*Misgurnus fossilis*), карп (*Cyprinus carpio*), карась (*Carassius carassius*), окунь (*Perca fluviatilis*); отдельные опыты были поставлены на верховке (*Leucaspis delineatus*) и пескаре (*Gobio gobio*). Для решения поставленных вопросов наиболее подходят вьюн и другие представители сем. *Cobitidae*, у которых плавники развиваются очень быстро до больших размеров (за 5—6 дней до  $\frac{1}{4}$  длины тела) и существование вне оболочки практически не влияет на развитие плавников. Однако не по всем сериям удалось получить материал на вьюнах. Ввиду этого опыты, уточняющие излагаемые данные, будут сообщены особо, вместе с другими опытами по развитию плавников.

Опыты ставились на стадии 7—12 сомитов, когда на прозрачном зародыше чрезвычайно ясно видны основные участки мезодермы: сомиты и боковые пластинки. Техника операций — стерильная. В табл. I сведены общие результаты опытов.

О п ы т ы

1. Пересадка хорды + 1—7 сомитов + боковых пластинок или 1—7 сомитов + боковой пластинки. При пересадке с хордой трансплантат брался или двусторонний, с обоими рядами сомитов и боковых пластинок, или же лишь с одним рядом, как

	Плавник отсутствует	Плавник — эпителиальный вырост	Плавник сужен или атипичен	Плавник внешне типичен	Всего опытов
Сомиты 1—7 сегмента . . . . .	11	1	—	—	12
Сомиты + боковые пластинки 1—7 сегмента . . . . .	—	1	1	13	15
То же 1—3 сегмента . . . . .	—	2	3	—	5
То же 3—8 сегмента . . . . .	3	—	—	—	3
Боковые пластинки 1—7 сегмента . . . . .	17	1	9	2	29
Предсомитная мезодерма . . . . .	5	—	—	—	5

при пересадках без хорды. Развились совершенно типичные плавники, равные по длине и ширине плавникам хозяина (рис. 1 — вьюн). Эти плавники интенсивно двигаются. На гистологических препаратах ясно видно, что в плавниках нормально развиты скелет, лучи и мышцы. Если было 2 ряда сомитов + боковых пластинок, возникало два плавника, при одном ряде — один. Отсутствие хорды не меняет результатов опыта.

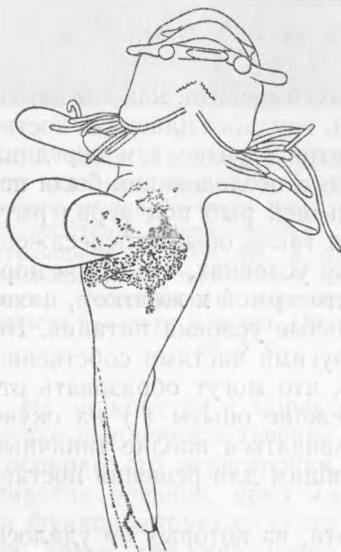


Рис. 1

2. Пересадка 1—7 сомитов + хорды или двух рядов 1—7 сомитов + хорды между ними. В этой серии плавники отсутствуют. Без боковых пластинок плавники возникнуть не могут.

3. Пересадка одной боковой пластинки от участка 1—7 сомита. В отличие от пересадки более плотных трансплантатов, сохраняющих свою форму и на новом месте, боковые пластинки не всегда удавалось ввести под перидерму, сохранив их червеобразный вид, не согнув и не смяв их. Кроме того, уже после пересадки они часто заметно сокращались по длине. Вероятно, в зависимости от этих изменений плавники в подобных опытах лишь в 2 случаях развились более или менее типично по наружному виду, в остальных же случаях они были в той или иной степени сужены (хотя по длине не уступали нормальным). Эти плавники неподвижны. Гистологический анализ 7 объектов, дошедших до стадии полной дифференцировки мышц, показал, что в 4 из них (в том числе 2 наилучше развившихся) мышц нет вовсе, в 2 — всего несколько мышечных волокон, и лишь в одном они присутствуют в более значительном количестве (хотя и несравнимо меньше контроля). Скелет же и лучи хорошо развиты. Рис. 2 (каarp) показывает внешне типичный плавник, совершенно лишенный мышц.

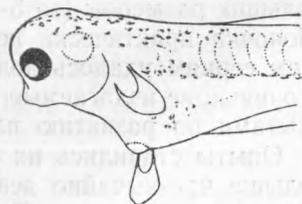


Рис. 2

4. Пересадка 1—3 сомитов + боковых пластинок. Эта серия, как и последующие, уточняла вопрос о том, какие участки мезодермы на передне-задней оси способны образовать плавник. Возникали довольно типичные, хотя и суженные плавники, содержавшие мышцы, лучи и скелет.

5. Пересадка 3—8 сомитов + боковых пластинок. В этом опыте плавники не развивались. Очевидно, наличие участка боковой пластинки, прилежащей к 1—2 сомиту, наиболее существенно для развития плавника.

6. Пересадка предсомитной мезодермы. В этом опыте плавники также не возникали, но всегда развивались сокращающиеся нитевидные сердца.

Кроме плавников, в трансплантатах развивались и другие образования. При пересадке сомитов — типичные сегментированные осевые мышцы. При пересадках сомитов с боковыми пластинками или одних пластинок (в том числе и в тех случаях, когда плавники не образовались) всегда возникали хорошо развитые зачатки почек, хорошо видные на целых личинках. При пересадках сомитов или сомитов с боковыми пластинками всегда развиваются участки кишечного тракта; при пересадке одних боковых пластинок они возникают примерно в половине случаев. При пересадке предсомитной мезодермы развилась головная кишка, в 3 случаях она открывалась наружу прорывами, несомненно соответствующими жаберным. Очевидно, энтодерма на стадии операции морфологически столь необособлена от мезодермы, что захватывалась вместе с ней.

### Обсуждение

Сравнение способов развития передних конечностей у селажий, костистых рыб и амфибий показывает определенные закономерности эволюции в отношении их зависимости от строения частей тела. У селажий и плавник в основании имеет широкую связь с телом. Каждая мышца вырастает у них в плавник в виде отдельной почки; при перерыве пути этих почек в плавник соответствующие лучи оказываются лишенными их (4). Сегментальность мышц плавника заложена в сегментальности мезодермы тела. У костистых рыб соединительная ткань, лучи и мышцы возникают из потока клеток, мигрирующих из тела (5); но, как показывают настоящие опыты, клетки будущих мышц возникают и здесь из миотомов и входят в плавник уже в качественно обособленном состоянии от других клеток. Но связи отдельных мышц с отдельными миотомами уже нет; пространственное распределение миобластов происходит в самом плавнике. У них есть еще одна форма зависимости от строения тела — зависимость ширины плавника от линейного строения боковых пластинок (и осевой мезодермы). Подобная зависимость от формы подлежащих частей тела еще более выражена в грудных плавниках селажий и особенно в непарных плавниках личинок амфибий (3) и рыб (5). Наконец, у амфибий мезодермальные клетки конечности происходят прямо из боковых пластинок (2) и в ходе развития зачатка конечности подразделяются на мышечные, скелетные и другие. Расчленение мезодермального материала конечностей на разные клеточные типы происходит здесь впервые в самой конечности и совмещено с органообразованием; вместе с тем, округлый зачаток конечности не обнаруживает связи с линейным строением частей тела. Его расчленение на составные части не обнаруживает зависимости от предсуществовавших различий частей тела, а лишь от общих условий (имеющихся в его разных местах), как контакт с эпидермисом, ограниченность пространства, способствующая конденсации зачатка, питание и т. п. (которые нужны и для плавников рыб). Благодаря этому конечность амфибий обладает столь высокой способностью к регуляции; последняя является выражением того, что процессы расчленения происходят в самом зачатке конечностей амфибий. Эта способность к регуляции значительно меньше у костистых рыб, где мышцы не могут возникнуть иначе, как из миотомов тела, но все же распределяются в самой конечности, и еще ниже у селажий и в линейных непарных плавниках.

Это сравнение показывает, что в ходе эволюции конечностей происходит преобразование механизмов развития зачатков в сторону внутризачаткового расчленения на их будущие компоненты. Подобное преобразование означает, вместе с тем, переход к максимальной возможной независимости от местных особенностей строения тела.

Институт морфологии животных  
им. А. Н. Северцова  
Академии наук СССР

Поступило  
7 VI 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Г. В. Лопашов, ДАН, 44, 184 (1944). <sup>2</sup> Г. В. Лопашов, Усп. совр. биол., 20, 155 (1945). <sup>3</sup> О. Г. Строева, ДАН, 70, № 1 (1950). <sup>4</sup> H. Braus, Morph. Jb., 35, 240 (1906). <sup>5</sup> R. G. Harrison, Arch. mikr. Anat., 52, 500 (1895).