

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

О. Г. СТРОЕВА

ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПЛАВНИКОВ ЛИЧИНОК АМФИБИЙ

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

Непарные плавники личинок амфибий и рыб представляют очень простой случай формирования органа, что делает их удобным для исследования объектом. Другие зачатки органов, состоящие из эпителия и мезенхимы, представляют собой округлые или трубковидные образования. Плавник же имеет плоскую килеобразную форму. Кроме того, исследование развития плавников представляет интерес как объект сравнительно-морфогенетического исследования.

Сравнительное исследование формирования плавников у личинок амфибий и рыб могло бы позволить наметить переход к изучению вопроса об эволюции способов развития конечностей у низших позвоночных.

Исследование этого формообразовательного процесса у личинок амфибий необходимо было начать с изучения нормального развития, которому и посвящено настоящее сообщение. Объектом исследования были зародыши зеленой лягушки (*Rana esculenta*). Наблюдения производились на стадии активного формирования плавников, т. е. начиная со стадии ранней хвостовой почки и кончая плавающей личинкой (рис. 1).

Как показали наблюдения, формирование плавников у личинок амфибий происходит в несколько ясно выраженных этапов.

1. Формирование плавников (спинного и подхвостового) начинается на стадии ранней хвостовой почки. Эктодерма, покрывающая самую верхнюю поверхность сомкнувшихся нервных валиков, по светлой окраске довольно резко отличается от основной эктодермы. По середине этой светлой зоны, на месте сгладившегося шва, по всей длине спины располагается линия более темных клеток. Светлая зона на спине была названа «плавниковой полоской», а делящая ее пополам линия вдоль спины — «шовной полоской» (рис. 1, *a'*). Плавниковая полоска расширяется в хвостовом отделе. Поперечные срезы показали, что на этой стадии укрупняются клетки эктодермы, составляющие плавниковую полоску и расположенные над нервной трубкой. Эктодерма двуслойна. Нервный гребешок, лежащий между нервной трубкой и эктодермой, плотно прилегает к ним обеим (рис. 1, *a* и *2, a*).

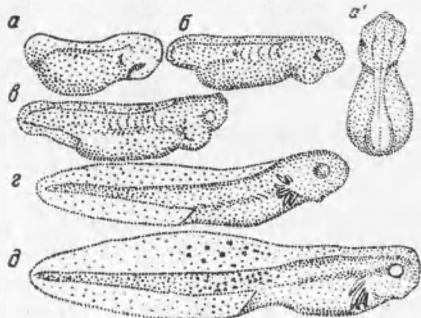


Рис. 1

2. Эктодерма, состоящая из укрупненных клеток, приподнимается над нервной трубкой, образуя складку. На разных уровнях тела складка неодинакова по своему виду (на срезах): в передней части туловища вершина ее округла, а между эпидермальными стенками остается полость. Начиная от середины тела в хвостовом направлении, образование эктодермальной складки связано с возникновением слипания ее стенок в вершине будущего плавника (рис. 1, б и 2, б). В хвостовой почке нет нервной трубки, хорды и сомитов. Ее внутренность заполнена клеточной массой неопределенного вида. Необходимо отметить, что туловищная часть плавника, лежащая ближе к голове, и в дальнейшем имеет округлую вершину, а плавник не бывает высоким. Полного развития плавник достигает в хвосте.

3. Следующий этап формирования плавника характеризуется вхождением в него мезенхимы (рис. 1, в и 2, в). Плавниковая складка становится все выше. Эктодерма, покрывающая плавник и остальное тело зародыша, истончается, и только клетки вершины плавника остаются очень крупными. Мезенхимные клетки внутри плавника дифференцируются, постепенно принимая типично отростчатую форму. Отростки их, переходящие в протоплазматические нити, образуют все усложняющуюся сеть. Мезенхимные клетки начинают ориентироваться определенным образом: поперек длинной (в высоту) оси плавника. В вершине плавника мезенхимные клетки прикрепляются непосредственно к эпидермальным стенкам, а ближе к основанию — при помощи

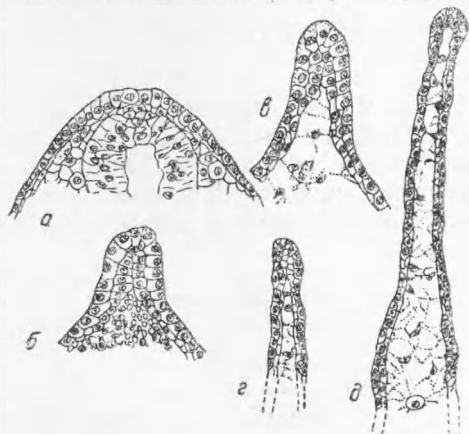


Рис. 2

протоплазматических тяжей, располагаясь также более или менее поперечно, но без строгой ориентации (рис. 1, г, д и 2, г, д). Так образуются мезенхимные «скрепки», которые замещают слипание эпидермальных стенок в вершине плавника.

Так как усложнение дифференцировки движется от головы к хвосту и уровень дифференцировки ниже в хвостовых отделах, слипание эпидермальных стенок в вершине плавника дольше сохраняется в самых хвостовых отделах. Параллельно с возникновением мезенхимных скрепок появляется базальная мембрана, которая, вероятно, частично выполняет опорную функцию. Можно предположить, что слипание эпидермальных стенок в вершине плавника придает последнему килеобразную форму, которая сохраняется впоследствии благодаря мезенхимным скрепкам.

4. Четвертый этап развития мною изучен мало. Известно, что на более поздних стадиях развития головастика внутренность плавников заполняется прозрачным студенистым веществом. Некоторые предварительные опыты показали, что это студенистое вещество играет в плавнике опорную роль (что связано, очевидно, с усиленной функцией хвоста):

а) при введении ножа между эпидермальными стенками плавника это вещество оказывает сопротивление его прохождению;

б) при введении пипетки между эпидермальными стенками плавника и впрыскивании окрашенного физиологического раствора жидкость не проходит внутрь плавника, так как студенистое вещество оказывается достаточно плотным;

в) эпидермальные стенки плавника отвисают лоскутьями, когда срезается вершина плавника и удаляется студенистое вещество.

Спинной и подхвостовой плавники построены одинаково, за тем исключением, что на ранних стадиях эктодерма подхвостового плавника богата желточными гранулами. Формирование подхвостового плавника начинается несколько позже спинного, но протекает сходным образом. Мезенхима входит в подхвостовой плавник несколько позже, чем в спинной.

Для уточнения вопроса о происхождении плавниковой эктодермы были проделаны опыты маркировки спины зародышей на стадии хвостовой почки (прижизненной окраской нейтральным красным, см. рис. 3, а). На другой день после маркировки было видно, что образовавшийся плавник построен из окрашенной эктодермы (рис. 3, б). На третий день марка находилась в самой вершине (рис. 3, в). Опыты маркировки показали, что, образовавшись в самом начале формирования плавника, вершина последнего остается таковой и впоследствии, а плавник подрастает в нижних своих частях. При формировании плавника происходит наполнение эктодермы с боков тела, что подтвердили опыты маркировки эктодермы, прилегающей к нервным валикам.

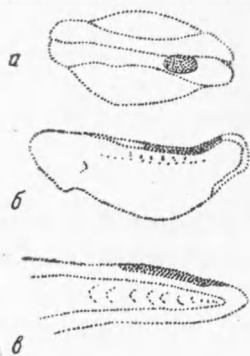


Рис. 3

Выводы

1. Формирование плавников начинается с укрупнения клеток эктодермы.

2. Следующий этап формирования плавников выражается в образовании эктодермальной складки и возникновении слипания в ее вершине.

3. Вхождение в плавник мезенхимы и образование «скрепок», замещающих слипание эктодермальных стенок в вершине плавника, характеризуют третий этап.

4. На четвертом этапе внутри плавника возникает студенистое вещество, выполняющее опорную функцию.

5. Вершина плавника, возникающая в самом начале формирования этого органа, остается таковой и впоследствии. Плавник подрастает в нижних своих частях. При формировании плавника происходит наполнение эктодермы с боков.

Уже исследование нормального развития показывает, что в формировании плавников участвуют различные процессы, подготавливающие и обуславливающие друг друга. Эти процессы соответствуют этапам формирования плавника. Экспериментальные исследования, которые будут сообщены позже, подтверждают это деление на этапы, вскрывая связь течения этих этапов с необходимыми для них условиями, существующими в теле зародыша.

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

Поступило
7 VI 1949