

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Татьяна ИВАНОВА

**СООТНОШЕНИЕ РЕЗОРБЦИИ И ПРОЛИФЕРАЦИИ ПОСЛЕ  
УДАЛЕНИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 1 III 1947)

В процессе метаморфоза амфибий происходит резорбция функционировавших в личиночный период органов и новообразование, пролиферация дефинитивных органов. Резорбция и пролиферация являются процессами противоположными по своей природе. Гормональный характер детерминации метаморфоза доказан огромным количеством экспериментальных исследований. Тем не менее дифференцированный анализ причин формообразовательных процессов, осуществляющихся в период метаморфоза, произведен в еще недостаточной степени. Были выдвинуты положения, что гормон щитовидной железы (специфический фактор метаморфоза) определяет наступление лишь одной из двух фаз (пролиферации по Champy<sup>(14)</sup> или резорбции по Бляхеру<sup>(2)</sup>), каждая из которых, в свою очередь, обуславливает наступление противоположной фазы. Исследования других авторов<sup>(16, 3, 7)</sup> показали, что фазы резорбции и пролиферации не совпадают во времени и, по-видимому, не находятся в каузальной зависимости друг от друга. Искусственное увеличение фазы пролиферации исключает резорбцию<sup>(4, 9)</sup>. Гормон щитовидной железы стимулирует резорбцию и ускоряет дифференцировку, вследствие чего снижается интенсивность пролиферации<sup>(3, 4, 7)</sup>. Сопоставляя результаты гипофизэктомии личинок бесхвостых амфибий<sup>(10, 11, 18)</sup>, которая имеет своим следствием торможение общего роста и роста конечностей, с эффектом усиленного роста тела и конечностей личинок *Anura* после имплантации им ткани эозинофильной зоны железистой доли гипофиза<sup>(5)</sup>, можно предположить, что фаза пролиферации в отличие от фазы резорбции определяется гормоном роста, образующимся в оксифильных клетках гипофиза. Это допущение вполне согласуется с результатами исследований цитологических изменений этой железы в период развития личинок *Anura*<sup>(8, 15)</sup>. В период интенсивной пролиферации, предшествующий периоду резорбции, железистая доля гипофиза богата оксифильными клетками, которые обнаруживают признаки повышенной секреции; наступление фазы интенсивной резорбции совпадает с увеличением числа и усилением функции базофильных клеток, продуцирующих гормон, стимулирующий секреторные процессы в щитовидной железе.

Анализ современных данных о закономерностях личиночного развития амфибий с учетом изменений гистоструктуры гипофиза и щитовидной железы и специфических результатов экстирпации и имплантации упомянутых желез позволяет допустить, что фаза пролиферации и фаза резорбции определяются различными гормонами. Нами было показано<sup>(6)</sup>, что метаморфоз амфибий регулируется не только эндокринными факторами, но и нервной системой. Мы располагаем данными о том, что специфическая реакция тканей на тирео-

идное воздействие находится под контролем ядер промежуточного мозга. Возникает вопрос о степени участия нервной системы в регуляции отдельных процессов метаморфоза, обусловленных различными гормонами. Именно, необходимо было установить зависимость фазы резорбции и пролиферации от регуляции со стороны центров промежуточного мозга.

В опытах были использованы личинки *Rana chensinensis* (David) из прудов окрестностей г. Алма-Ата. Головастики подбирались по стадиям развития согласно схеме Бляхера (1). В опыт отбирались личин-

Таблица 1  
Развитие децеребрированных личинок *Rana chensinensis*

№ опыта	Стадия личинки в начале опыта	Серия	Длительность наблюдения в днях	n	Вес личинки	Резорбция		Пролиферация	
						Жабры, вес в мг	Хвост, длина в мм	Задние конечности	
								вес в мг	длина в мм
1	II	Исходная	0	10	1105	26,6	29,2	14,1	—
		Контроль	19	3	248	0,0	0,0	45,5	17,3
		Опыт	19	10	823	27,5	29,3	39,8	16,2
2	III	Исходная	0	10	1820	41,0	38,6	49,0	—
		Контроль	15	14	543	0,0	0,2	142,5	25,0
		Опыт	15	17	1233	36,8	36,9	131,7	24,4
3	III	Исходная	0	8	1835	58,8	38,6	108,8	20,1
		Контроль	10	5	876	0,0	1,6	222,0	29,0
		Опыт	10	6	1381	30,7	39,0	178,3	27,8

ки II и III стадий. Каждый опыт состоял из 2 или 3 серий от 10 до 25 экземпляров в каждой, в зависимости от наличия стандартного материала. Всего было поставлено 5 опытов и использовано около 400 головастиков. Опыты заключались в следующем: одна группа личинок убивалась в начале опыта (исходная серия) для объективного определения состояния органов, другая группа личинок оставлялась в качестве контроля, у личинок третьей группы удалялись конечный и промежуточный мозг до уровня дорзальной границы с *lobi artici*.

Операция удаления мозга производилась в нестерильных условиях. Головастик обвертывался во влажную марлю, затем с помощью тонкого скальпеля производился поперечный разрез покровных тканей над задним краем лобной фонтанели, перпендикулярно к первому производился второй, медиальный разрез через покровные ткани и лобно-теменной хрящ, затем с помощью узкого шпателя раздвигались края раны и извлекались упомянутые отделы головного мозга, причем целостность гипофиза и его связь с головным мозгом не нарушались. Головастики каждой серии содержались в одной или двух банках (до 20 штук на 3 литра воды). Вода менялась ежедневно. Для уравнивания условий опытные и контрольные личинки не кормились. Опыт считался законченным, когда личинки контрольной серии достигали последней стадии метаморфоза. По окончании опыта личинки контрольной и опытной серий обследовались индивидуально. Производилось определение веса и размеров отдельных органов у каждого головастика. Учитывалось состояние резорбирующихся органов: хвоста, жабер и кишечника и пролиферирующих органов: передних и задних конечностей. В течение опыта наблюдалась значительная гибель контрольных и, особенно, опытных личинок, что связано, главным образом, с условиями содержания. Для обследования у нас сохранилось 77 животных экземпляров.

Во всех опытах получились одинаковые результаты. У лишенных

мозга личинок наблюдалось отчетливо выраженное торможение метаморфоза, хорошо демонстрируемое данными по весу ларвальных органов и линейными размерами последних. Ввиду однозначности полученных результатов в табл. 1 приведены данные только двух опытов и наиболее характерные индикаторы метаморфоза.

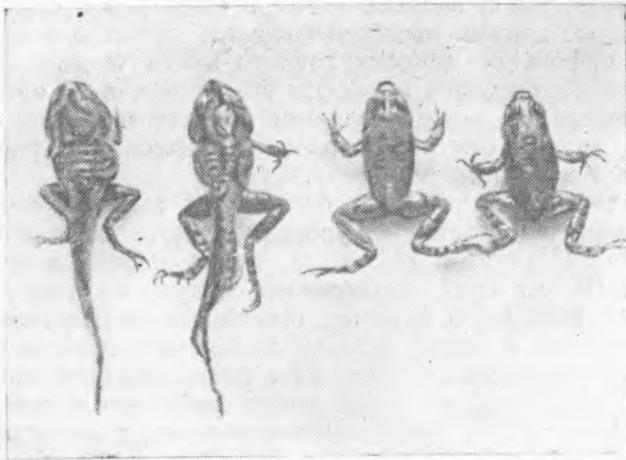


Рис. 1. Опыт № 3 (поздняя стадия). Налево — децеребрированные головастики, направо — контроль

Опыт № 1. Личинки II стадии. В течение 19 дней наблюдения у контрольных головастиков произошла полная резорбция жабер и хвоста. У децеребрированных личинок (опыт) резорбции этих органов совершенно не наблюдалось: вес жабер в исходном состоянии 26,6 мг; через 19 дней в опыте вес этих органов 27,5 мг. Длина хвоста в исходном состоянии 29,2 мм, в опыте — 29,3 мм.

Опыт № 2. Личинки III стадии. У нормальных головастиков в течение 15 дней резорбция жабер и хвоста почти закончилась. В то же время у опытных личинок имела место лишь незначительная резорбция. Вес жабер в исходном состоянии 41,0 мг, через 15 дней от начала опыта у децеребрированных личинок он составляет 36,8 мг; длина хвоста в исходном состоянии 38,6 мм, в опытной серии — 36,9 мм.

Опыт № 3. Личинки III стадии. У контрольных головастиков в течение 10 дней жабры резорбировались полностью, длина хвоста уменьшилась до 1,6 мм. У опытных личинок за тот же срок вес жабер уменьшился почти в два раза, резорбция хвоста совершенно не наблюдалась: 38,6 мм в исходном состоянии и 39,0 мм в опыте (рис. 1). Дефинитивные органы пролиферируют у децеребрированных личинок почти так же, как и у нормальных. Например, вес задних конечностей в опыте № 1 в исходном состоянии равен 14,1 мг, в контроле — 45,5 мг, у децеребрированных личинок — 39,8 мг. Длина конечности контрольных и опытных личинок к концу наблюдения достигла одинакового размера — 17,3 и 16,2 мм, соответственно.

Опыт № 2. Вес задних конечностей в исходном состоянии 49,0 мг, в контрольной серии — 142,5 мг, в опытной серии — 131,7 мг. Длина конечности у нормальных и децеребрированных личинок в конце опыта равна, соответственно, 25,0 и 25,4 мм.

Опыт № 3. Вес конечностей в исходном состоянии 108,8 мг, в контроле 222,0 мг, в опыте 178,3 мг. Изменения длины задней конечности также демонстрируют одинаковую интенсивность роста в контроле и опыте: в исходной серии длина конечности 20,1 мм, в контроле 29,0 мм, в опыте 27,8 мм.

Результаты всех опытов позволяют констатировать, что ларвальные органы—жабры и хвост—у контрольных животных в течение периода наблюдения испытали полную редукцию, у децеребрированных же личинок в течение того же отрезка времени эти органы сохранили почти первоначальные размеры. Дефинитивные органы—передние и задние конечности—в течение того же периода пролиферировали как в контроле, так и в опыте почти в одинаковой степени.

Приведенные данные позволяют сделать вывод о зависимости процесса метаморфоза от промежуточного мозга. У децеребрированных личинок резко тормозятся процессы резорбции, в то время как процессы пролиферации осуществляются на одном уровне с контролем. Результаты других опытов, которых мы здесь не приводим, также подтверждают эту закономерность.

Торможение метаморфоза у бесхвостых амфибий после удаления головного мозга на различных уровнях, вплоть до *m. oblongata*, было описано Babak<sup>(12)</sup> еще в 1905 г., но в дальнейшем этот эффект был отнесен им<sup>(13)</sup> за счет возможного полутного разрушения гипофиза или нарушения его функции. Механическое разрушение гипофиза при децеребрации в наших опытах полностью исключено. Полученный эффект торможения метаморфоза после децеребрации не совпадает с тем эффектом, который имеет место после гипофизэктомии. Allen<sup>(14)</sup> и Smith<sup>(18)</sup> у гипофизэктомированных личинок наблюдали резкую депигментацию покровов, торможение пролиферации дефинитивных органов и резорбции личиночных тканей.

В наших опытах наблюдается торможение только резорбции и нормальное течение пролиферации. Окраска покровов при этом не обнаруживает тенденции к депигментации, напротив, имеет место экспансия меланофоров, что объясняется, согласно данным Etkin<sup>(17)</sup>, усилением функции интермедиальной доли вследствие отсутствия тормозящего влияния гипоталамуса. Сопоставление результатов гипофизэктомии и децеребрации позволяет заключить, что удаление мозга не сопровождается атрофией гипофиза, активное состояние которого проявляется в меланофорной реакции (интермедиальная доля) и в высокой степени пролиферации (функция передней доли). В заключение можно констатировать, что контроль со стороны ядер промежуточного мозга распространяется только на фазу резорбции. Проллиферация не находится в причинной зависимости от функции упомянутых центров. Следовательно, противоположные фазы метаморфоза—резорбция и пролиферация—определяются не только различными гормональными факторами, но и находятся в различной зависимости от нервной регуляции.

Казахский медицинский институт  
им. В. М. Молотова,  
г. Алма-Ата

Поступило  
1 III 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Л. Я. Бляхер, Тр. лаб. Моск. зоопарка, **4**, 125 (1928). <sup>2</sup> Л. Я. Бляхер, Медико-биол. журн., **3**, 150 (1930). <sup>3</sup> А. А. Войткевич, Тр. Ин-та эксперимент. морфог., **5**, 243 (1936). <sup>4</sup> А. А. Войткевич, Изв. АН СССР, сер. биол., **2**, 509 (1937). <sup>5</sup> А. А. Войткевич, ДАН, **15**, 525 (1937). <sup>6</sup> Татьяна Иванова, ДАН, **55**, 469 (1947). <sup>7</sup> А. И. Ирихимович, Тр. Ин-та эксперимент. морфог., **5**, 213 (1936). <sup>8</sup> А. И. Ирихимович, ДАН, **30**, 6 (1941). <sup>9</sup> А. Г. Лапчинский, Тр. Ин-та эксперимент. морфог., **6**, 301 (1938). <sup>10</sup> L. Adler, Arch. Entw.-Mech., **39**, 21 (1914). <sup>11</sup> В. М. Allen, Science, **44**, 755 (1916). <sup>12</sup> E. Babak, Pflüger's Arch., **109**, 3 (1905). <sup>13</sup> E. Babak, Zbl. f. Physiol., **27**, 10 (1913). <sup>14</sup> Chr. Champy, Arch. morphol. exp. et génér., **4**, (1922). <sup>15</sup> S. A. D'Angelo, Am. J. Anat., **69**, 3, 407 (1941). <sup>16</sup> W. Etkin, Physiol. Zool., **5**, 275 (1932). <sup>17</sup> W. Etkin, J. Exp. Zool., **86**, 113 (1941). <sup>18</sup> Ph. E. Smith, Science, **44**, 250 (1916).