

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Татьяна ИВАНОВА и Л. ЖУРАВЛЕВА

**ЗАВИСИМОСТЬ МЕТАМОРФОЗА *BUFO VIRIDIS* (LAURENTI)  
ОТ ЦЕНТРОВ ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 17 II 1948)

В предыдущих сообщениях (2-4) было показано, что удаление промежуточного мозга у личинок различных видов бесхвостых амфибий (*Rana temporaria*, *R. chensinensis* и *R. ridibunda*) влечет задержку их метаморфоза. Гистологическим методом было установлено, что при этом гипофиз и его связь с воронкой не нарушаются. Это позволило заключить, что промежуточный мозг имеет самостоятельное значение в цепи факторов, определяющих метаморфоз амфибий.

А. И. Ирихимович (6) установил, что морфологическая дифференцировка гипофиза в онтогенезе определяется его неравным компонентом. У личинок лягушки после удаления на стадии нейрулы презумптивной области воронки эпителиальная часть гипофиза, лишенная нервного компонента, не достигала обычной морфологической и гистологической дифференцировки. Из другой работы того же автора (5) известно, что у различных видов бесхвостых амфибий гистологическая дифференцировка гипофиза осуществляется на различных стадиях постэмбрионального периода. При одинаковой скорости общего развития личинок *Bufo bufo* и *Rana temporaria* сроки гистологической дифференцировки гипофиза и щитовидной железы и уровень их функций у этих видов резко отличаются. У *Bufo bufo* на стадии появления задней конечности в передней доле гипофиза уже имеются базофильные клетки, секретирующие тиреотрофный гормон, активирующий функцию щитовидной железы. У головастиков *R. temporaria* базофильные клетки в гипофизе появляются значительно позже; в связи с этим усиленная секреция щитовидной железы наступает лишь перед началом резорбции личиночных органов. Принимая во внимание эти данные, необходимо было сравнить эффект децеребрации у личинок амфибий, отличающихся сроками гистологической дифференцировки гипофиза. В этом отношении несомненный интерес представляло изучение развития децеребрированных личинок жаб, поскольку удаление соответствующих отделов головного мозга могло быть произведено в условиях обогащенности организма гормональными началами.

Нами было поставлено 11 опытов, использована 341 личинка *Bufo viridis* Laurenti, 1768, III средней и III поздней стадий по шкале Бляхера (1). Головастики брались из природных водоемов в окрестностях Алма-Ата. Каждый опыт состоял из 3-4 серий. Личинки 1-й серии перед началом опыта использовались для определения показателей их развития (исходная серия). У личинок 2-й серии удалялся telencephalon (серия Dt), у личинок 3-й серии удалялся telencephalon и diencephalon (серия Dd); 4-я серия личинок оставалась в качестве контроля.

Ткани над мозгом разрезались посредством  $\perp$ -образного разреза, поперечной границей которого служила линия, соединяющая задние края глаза. Затем тонким изогнутым шпательком удалялся мозг на нужном

уровне. Ориентиром служили отчетливо выраженные дорзальные границы между средним и промежуточным мозгом, а также между промежуточным и передним мозгом. Головастики каждой серии числом 10—15 шт. содержались в отдельных сосудах емкостью в 3 л. Вода менялась ежедневно. Личинки с появившимися передними конечностями пересаживались в отдельную банку, на дно которой насыпался песок, а уровень воды снижался так, что часть песка оставалась вне воды. Контрольные и опытные головастики не кормились. Когда метаморфоз контрольных головастиков закончился, личинки всех серий подверглись одновременному обследованию. Для оценки метаморфоза учитывалось состояние головастика в целом и его резорбирующихся органов.

Проверка полноты удаления головного мозга производилась как визуально, так и микроскопическим методом. Для микроскопического обследования головы личинок фиксировались в ценкер-формоле, проводились через парафин, затем разлагались на срезы толщиной по 7 $\mu$  и окрашивались по Маллори с окраской ядер борным кармином. Ввиду гибели части головастиков к концу наблюдения сохранилось 132 личинки (в том числе 63 децеребрированных), которые были подвергнуты обследованию. Результаты обследования личинок в 7 опытах представлены в табл. 1, в которой приведены средние величины по каждому индикатору для каждой серии.

Результаты опытов №№ 1 и 2 в основном совпадают. Объективные показатели исходного состояния головастиков в опыте № 2 не были учтены. Сравнивая показатели контрольной и опытных серий этого опыта, можно видеть, что средние величины по всем показателям в контроле и в серии Dt совпадают, тогда как все показатели серии Dd резко отличаются от контроля. Нормальные личинки и личинки, лишенные telencephalon, полностью закончили превращение. Иное

Таблица 1

Состояние децеребрированных личинок в конце опыта

№ опыта	Исходная стадия и продолжит. опыта	Серия	п	Длина в мм			Вес в мг		
				вся личинка	хвост	кишечник	вся личинка	хвост	жабры
1	III (поздняя), 7 дней	Исходная	4	32,5	20,0	119,5	330,0	67,7	15,3
		Контроль	8	13,0	1,6	25,6	190,0	3,7	0,0
		Опыт (Dt)	3	12,3	1,8	34,0	220,0	4,4	0,0
2	III (поздняя), 10 дней	Опыт (Dd)	12	30,0	18,6	88,7	329,0	65,0	5,8
		Контроль	9	12,3	0,0	29,2	224,4	0,0	0,0
		Опыт (Dt)	6	12,3	0,0	29,1	225,0	0,0	0,0
3	III (поздняя), 7 дней	Опыт (Dd)	3	32,6	19,3	79,3	426,6	60,0	6,0
		Исходная	5	37,6	23,8	206,0	576,0	116,0	16,6
		Контроль	1	13,0	1,0	30,0	290,0	2,8	0,0
4	III, 18 дней	Опыт (Dt)	3	14,0	1,0	30,0	302,5	2,4	0,0
		Опыт (Dd)	3	34,0	21,3	78,3	363,3	69,0	15,0
		Исходная	8	35,0	21,0	160,2	437,3	68,7	19,1
5	III, 11 дней	Контроль	8	12,4	0,0	20,6	185,0	0,0	0,0
		Опыт (Dt)	4	13,5	0,0	24,7	230,0	0,0	0,0
		Опыт (Dd)	1	33,0	22,0	80,0	400,0	90,0	10,0
6	III, 10 дней	Исходная	4	32,0	20,0	156,7	500,0	95,0	—
		Контроль	5	12,2	0,0	18,0	186,0	0,0	0,0
		Опыт (Dt)	1	12,0	0,0	30,0	140,0	0,0	0,0
7	III, 12 дней	Опыт (Dd)	3	31,3	19,0	52,6	316,0	40,0	7,6
		Контроль	7	11,4	0,0	26,0	164,2	0,0	0,0
		Опыт (Dt)	4	11,7	0,0	29,0	165,0	0,0	0,0
7	III, 12 дней	Опыт (Dd)	9	29,2	19,3	117,0	341,1	55,5	6,6
		Контроль	10	15,9	2,0	39,4	340,0	7,9	1,1
		Опыт (Dt)	8	14,2	0,0	26,2	252,2	0,0	0,0
		Опыт (Dd)	3	34,6	18,7	114,3	620,0	119,0	19,5

состояние наблюдалось у головастиков, лишенных промежуточного мозга, поскольку они сохранили ряд личиночных признаков (табл. 1). Следует также отметить большие размеры тела (32,6 мм) и общий вес, превышающий вес контрольных сеголеток в 1,9 раза.

Сопоставляя результаты всех опытов, можно констатировать, что развитие личинок, лишенных переднего мозга (серия Dt), не отличается от развития нормальных головастиков (во всяком случае не испытывает торможения). Личинки, лишенные промежуточного мозга (Dd), во всех опытах обнаруживают резкое торможение процессов резорбции ларвальных органов.

Для удобства сравнения степени резорбции по различным сериям и индикаторам в табл. 2 представлено процентное отношение величины резорбированного материала к величине соответствующего органа в начале опыта (величина резорбции) и разница между контролем и опытом (эффект торможения).

Таблица 2

Относительная величина резорбции и эффект торможения (в %)

№ опыта	Серия	По длине				По весу			
		Хвост		Кишечник		Хвост		Жабры	
		величина резорбции	эффект торможения	величина резорбции	эффект торможения	величина резорбции	эффект торможения	величина резорбции	эффект торможения
1	Контроль . . . .	92,0	0,0	78,6	0,0	94,5	0,0	100,0	0,0
	Опыт (Dt) . . . .	91,0	1,0	71,5	7,1	93,5	1,1	100,0	0,0
	Опыт (Dd) . . . .	7,0	85,0	25,8	52,8	3,9	90,6	62,0	38,0
3	Контроль . . . .	95,8	0,0	85,4	0,0	97,6	0,0	100,0	0,0
	Опыт (Dt) . . . .	95,8	0,0	85,4	0,0	97,9	0,2	100,0	0,0
	Опыт (Dd) . . . .	10,5	85,3	62,0	23,4	40,5	57,1	9,6	90,4
4	Контроль . . . .	100,0	0,0	87,1	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0
	Опыт (Dt) . . . .	100,0	0,0	84,5	2,6	100,0	0,0	100,0	0,0
	Опыт (Dd) . . . .	4,5	95,5	50,0	37,1	23,5	76,5	47,9	52,1
5	Контроль . . . .	100,0	0,0	89,8	0,0	100,0	0,0	100,0	0,0
	Опыт (Dt) . . . .	100,0	0,0	80,8	9,0	100,0	0,0	100,0	0,0
	Опыт (Dd) . . . .	5,5	94,5	66,3	23,5	57,9	42,1	—	—

В табл. 2 приводятся только те опыты, в которых учитывалось исходное состояние личинок. Относительные величины резорбции у нормальных личинок и у личинок, лишенных telencephalon, совпадают по всем показателям, значительно превышая соответственные величины для головастиков, лишенных промежуточного мозга. Аналогичное соотношение в эффекте между контрольной и опытными сериями наблюдается и в других опытах.

Сопоставление относительных показателей резорбции для разных органов выявляет неравноценность тех изменений, которые испытывают личиночные органы после децеребрации. Например, кишечник, испытывающий по сравнению с другими органами относительно наименьшую резорбцию у нормальных головастиков, подвергается относительно большей резорбции у личинок, лишенных промежуточного мозга. Разница в относительной величине резорбции между контролем и опытом по каждому индикатору дает представление о степени торможения этого процесса в отношении каждого органа (эффект торможения резорбции). Рассмотрим эффект торможения резорбции по различным органам у личинок, лишенных промежуточного мозга. Во всех опытах у головастиков, лишенных промежуточного мозга, эффект торможения резорбции хвоста в 2—4 раза превышает эффект торможения резорбции кишечника. Следовательно, процессы резорбции в различных органах децеребрированных личинок испытывают тормо-

жение в различной степени. Визуальная проверка всех опытных личинок подтвердила правильность удаления интересующих нас отделов мозга. Гистологическое обследование части личинок показало, что при удалении промежуточного мозга гипофиз находится в полной сохранности и не теряет связи с воронкой (рис. 1).

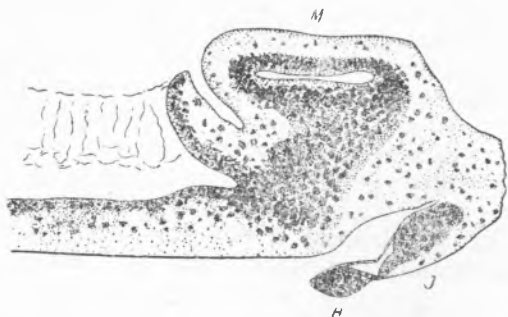


Рис. 1. Опыт № 1, серия Dd. Продольный разрез через головной мозг и гипофиз головастика, лишённого промежуточного мозга. М — telencephalon, Н — гипофиз, J — воронка. Рисовальный аппарат Аббе, микроскоп М-9, окуляр 7, объектив 8, расстояние от зеркала 13,5 см

Удаление различных отделов головного мозга у личинок жаб неодинаково отражается на их дальнейшем развитии. Экстирпация telencephalon не препятствует нормальному метаморфозу оперированных личинок. Одновременное удаление telencephalon и diencephalon при полной сохранности гипофиза влечет резкое торможение процессов резорбции личиночных органов. Поскольку удаление telencephalon не вызывает каких-либо изменений в развитии оперированных личинок,

полученный феномен торможения резорбции ларвальных органов необходимо отнести только на счет нарушения регуляции со стороны промежуточного мозга. Торможение метаморфоза у личинок жаб, децеребрированных на III стадии, не может быть обусловлено недостаточной гистологической дифференцировкой гипофиза, лишённого связи с промежуточным мозгом, поскольку гистогенез гипофиза, как показал А. И. Ирихимович<sup>(5)</sup> в отношении жаб, заканчивается еще на стадии дифференцировки зачатка задней конечности (I стадия), т. е. значительно раньше того момента, когда была произведена операция. Кроме того, III (поздняя) стадия развития личинок в норме характеризуется началом интенсивной резорбции вследствие предварительного обогащения гуморальной среды гормоном щитовидной железы. Неодинаковая степень торможения резорбции различных органов у децеребрированных личинок показывает, что резорбционные процессы в различных органах не в одинаковой степени зависят от комплекса факторов, обуславливающих этот процесс.

Сопоставляя результаты децеребрации личинок жаб с результатами, полученными ранее в аналогичных опытах с личинками лягушек, можно констатировать их полное сходство, что позволяет заключить об универсальности факторов, определяющих закономерности метаморфоза. У жаб процессы метаморфоза регулируются не только эндокринной системой, но и нервной, как и у различных видов лягушек. Нарушение метаморфоза лишённых мозга личинок выражается в торможении процессов резорбции. Центры, регулирующие метаморфоз, локализованы в промежуточном мозге. Процессы резорбции у личинок жаб, децеребрированных на III стадии, испытывают торможение, несмотря на наличие к моменту операции хорошо развитого и функционирующего гипофизарно-тиреоидного аппарата.

Казахский медицинский институт  
им. В. М. Молотова

Поступило  
14 II 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Л. Я. Бляхер, Тр. лаб. Моск. зоопарка, 4, 125 (1928). <sup>2</sup> Татьяна Иванова, ДАН, 55, 469 (1947). <sup>3</sup> Татьяна Иванова, ДАН, 57, 745 (1947). <sup>4</sup> Татьяна Иванова, ДАН, 57, 853 (1947). <sup>5</sup> А. И. Ирихимович, ДАН, 32, 512 (1941). <sup>6</sup> А. И. Ирихимович, 55, 237 (1947).