

О. В. ЧЕКАНОВСКАЯ

**ИСТОЧНИКИ МАТЕРИАЛА ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ
ТУЛОВИЩНО-ХВОСТОВОГО ОТДЕЛА ЗАРОДЫША МИНОГИ**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 4 IV 1949)

В моей работе (1) было показано, что зародыши миноги обладают высокой регулятивной способностью. При удалении заднего отдела зародыша на стадиях средней и поздней нейрулы, а также на стадии обособления головы восстанавливается отдел туловища, содержащий свыше 30 сегментов. Кроме мышечных сегментов, восстанавливаются также нервная система и хорда. Подобных регулятивных явлений на этих стадиях развития не наблюдается ни в одном классе позвоночных. На более поздних стадиях при аналогичных операциях никакого восстановления осевых органов не происходит. За счет чего происходит означенная регенерация и в чем состоит этот процесс — надлежало изучить дальнейшими опытами.

Вопрос об источнике регенерации нервной системы был решен без труда. Рассмотрение срезов показало, что регенерация медуллярной трубки идет за счет остатка зачатка нервной системы, т. е. процесс идет спереди назад. Что же касается источника регенерационного материала хорды и мезодермы, то мною было высказано предположение, что у зародышей миноги таковым является так называемая перистомальная мезодерма, которая расположена на стадии ранней гаструлы с вентральной стороны бластопора. Позднее этот материал перемещается в дорзальном направлении вдоль латеральных губ бластопора и ко времени закрытия бластопора оказывается на его дорзальной стороне. В дальнейшем этот материал принимает участие в образовании хорды и мезодермы туловищно-хвостового отдела миноги.

С целью проверки высказанного предположения мною была проведена серия опытов по удалению различных участков материала, лежащего в задней части зародыша. Одновременно эти же опыты должны были решить вопрос о судьбе этого материала при нормальном развитии. Как правило, операция производилась всегда на трех стадиях развития: ранней, средней и поздней нейруле.

1. Удаление материала, лежащего по бокам бластопора (рис. 1, а). Серия опытов на ранней нейруле показала, что при двустороннем удалении боковой мезодермы образуются укороченные зародыши с уменьшенным числом сегментов. Вместо 55—60 мышечных сегментов в норме развивались зародыши с 29—31 сегментами. После операции на стадии средней нейрулы результат получался такой же. Зародыши оказывались тоже укороченными и содержали до 37—39 сегментов. В этом опыте сегментов получалось несколько больше, поскольку к моменту операции (средняя нейрула) большее число их успевало образоваться.

На поздней нейруле двустороннее удаление боковой мезодермы не имело такого решающего значения, как это наблюдалось на ранней и средней нейруле. В большинстве случаев развивались нормальные зародыши, но в известном проценте случаев получились все-таки зародыши с небольшим отставанием в развитии, что скорее всего нужно отнести за счет оперативной травмы.

Таким образом, опыты двустороннего удаления перистомальной мезодермы прежде всего показали, что материал, расположенный по бокам бластопора на стадиях ранней и средней нейрулы, действительно участвует в образовании хорды и мезодермы туловищно-хвостового отдела.

2. Удаление презумптивной хордо-мезодермы с одной стороны бластопора (рис. 1, б). Эта серия опытов имела целью анализировать пределы регенеративной деятельности в

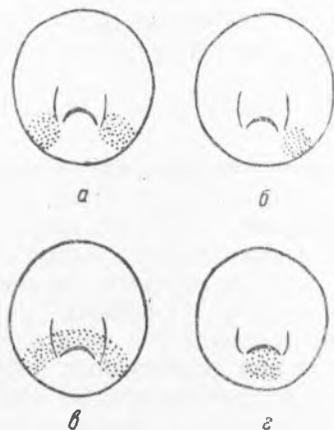


Рис. 1. Схема произведенных операций. Удаление материала: а — лежащего по бокам бластопора, б — с одной стороны бластопора, в — с дорзальной и латеральных частей бластопора, г — с вентральной стороны бластопора

изучаемой области и проверить предыдущие результаты. На тех же трех стадиях развития удалялся аналогичный участок материала, но расположенный только с одной стороны. Всегда удалялся материал справа. Эта операция на всех стадиях приводила к образованию асимметричных зародышей. Наиболее отчетливая асимметрия сохранялась у зародышей, оперированных на ранней и средней нейруле.

У пескороек, оперированных на поздней нейруле, асимметрия исчезала почти совсем, и к концу опыта развивались почти нормальные зародыши. Микроскопическое изучение зародышей на стадии ранней нейрулы показало, что за 12—13 неповрежденными передними сегментами следовали 19 нормальных сегментов на неоперированной стороне (слева) и такое же количество маленьких регенерировавших сегментов справа. В заднем конце сегменты переходили в массу недифференцированных клеток эмбрионального типа. Хорда и нервная система развивались нормально.

На средней нейруле результат опыта получился несколько иной. В передней части зародыша содержалось до 17 пар неповрежденных мышечных сегментов. За ними следовали 12—14 нормальных сегментов слева. Справа (оперированная сторона) сегменты отсутствовали вовсе. В самом заднем конце зародыша наблюдалось скопление клеток эмбрионального типа. Хорда и нервная система развивались нормально. В этом

случае регенерация удаленных сегментов, повидимому, еще не успела произойти вследствие того, что послеоперационный период продолжался не 6, а только 4 суток.

Зародыши, оперированные на стадии поздней нейрулы, были фиксированы неодновременно. Два из них, как менее жизнеспособные, были фиксированы на пятые сутки, все остальные на седьмые. Первые содержали в переднем неповрежденном отделе до 12 пар мышечных сегментов, затем за ними следовала на неоперированной стороне (слева) совершенно нормальная серия сегментов. Справа, сзади от нормальных мышечных сегментов, миотомы на некотором расстоянии отсутствовали вовсе, но ближе к заднему концу тела зачатки их снова появлялись и смыкались с массой недифференцированных клеток эмбрионального типа в области blastopora. Таким образом, в средней части оперированной стороны сегменты отсутствовали. Все остальные зародыши, фиксированные на седьмые сутки, по внешнему виду мало отличались от нормальных — это зародыши, слегка закрученные справа. На срезах оказалось, что на всем протяжении зародыша тянутся парные сегменты, причем с правой стороны они были несколько меньших размеров, чем слева.

Таким образом, эта серия опытов подтверждает, что боковая мезодерма действительно идет на образование туловищно-хвостового отдела. Поскольку при двустороннем удалении этого материала полной регенерации никогда не наблюдалось, можно сделать вывод, что этот процесс осуществляется за счет оставшейся боковой мезодермы противоположной стороны зародыша. Наличие парных молодых сегментов в заднем конце зародыша показывает, что процесс восстановления происходит в направлении от заднего конца к переднему.

3. Удаление материала с дорзальной и латеральных частей blastopora (рис. 1, в). Эта операция была более решительной, чем все остальные. Она имела целью установить, возможна ли регенерация при полном удалении мезодермы в заднем конце тела. Опыты на ранней нейруле показали, что образуются укороченные зародыши с 28—35 сегментами. Чаще всего задние 18—25 сегментов были меньших размеров и несколько деформированы. Хорда тянулась не до конца тела. Она прерывалась на 18—20-м сегменте и появлялась снова только в самом заднем конце. Однако нервная система тянулась на всем протяжении зародыша. И хорда, и нервная система заканчивались очень небольшими скоплениями эмбриональных клеток.

Зародыши, оперированные на средней нейруле, были фиксированы на четвертые сутки. За этот промежуток времени пескоройки успевали продвинуться в развитии значительно меньше, чем в предыдущем случае. При подсчете сегментов оказалось, что у них имеется только 15—17 сегментов. Хорда достигала уровня последнего, 17-го сегмента, зато нервная система простиралась до конца тела. В самом заднем конце имелось очень незначительное количество недифференцированных клеток. После операции на поздней нейруле получались результаты, мало отличимые от предыдущих. У оперированных зародышей имелось 22—25 сегментов (фиксированные на шестые сутки). До конца тела тянулась только нервная система; хорда образовалась на последнем мышечном сегменте.

Итак, восстановление туловищно-хвостового отдела после удаления заднего дорзального его участка возможно только в том случае, если имеется налицо хотя бы часть латерального хордо-мезодермального материала.

4. Удаление материала с вентральной стороны blastopora (рис. 1, г). Операции на всех трех стадиях дали почти однозначные результаты. В подавляющем большинстве случаев получались нормальные пескоройки. Однако в нескольких случаях после операций этого рода, произведенных на поздней нейруле, получались и

недоразвитые пескоройки. Скорее всего это можно объяснить случайными причинами, вызвавшими общую задержку в развитии.

Эти опыты показывают, что перистомальная мезодерма к моменту операции на ранней нейруле уже успела переместиться в латеральном направлении и вследствие этого при операции оказывается незатронутой и зародыши развиваются нормально.

Итак, данные всех проведенных опытов показывают, что источниками материала при регенерации туловищно-хвостового отдела зародышей миноги служат: для регенерации хорды и мезодермы — перистомальная мезодерма в области бластопора, а для нервной системы — остаток зачатка медуллярной трубки.

Восстановление хордо-мезодермальной части регенерата оказывается возможным у миноги благодаря тому, что только к концу нейруляции презумптивный хордо-мезодермальный материал становится на дефинитивное место и только к этому моменту расходуется внезародышевый резерв эмбрионального материала, т. е. и здесь сказывается характерная особенность развития миноги, состоящая в большей растянутости и малой концентрации во времени всех морфогенетических процессов (2). Операции удаления заднего конца тела у других позвоночных приводят к непоправимым дефектам прежде всего потому, что дефинитивное расположение презумптивного материала хорды и осевой мезодермы туловища происходит у них на гораздо более ранних стадиях развития.

Институт экспериментальной медицины
Академии медицинских наук СССР

Поступило
4 IV 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ О. В. Чекановская, Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 5 (1944).
² О. В. Чекановская, Очерки по развитию миноги, Диссертация, Л., 1946.