

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. ФЕЙГИНА, А. А. ВОЙТКЕВИЧ и С. Н. ГОРДИНА

**СТАДИЙНАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ЧАСТЕЙ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ
ОРГАНА**

(Представлено академиком А. Д. Сперанским 18 IV 1952)

В предыдущей работе (2) на зародышах трех видов амфибий было установлено, что удаление части материала из почки хвоста сопровождается изменением хода последующего развития органа в такой степени, что оно сохраняется и при регенерации, вызываемой позже, путем ампутации хвоста головастика. Аналогичные изменения развития ранее были показаны на зародышах травяной лягушки (3, 7, 9). М. А. Воронцова и Л. Д. Лиознер (3) пришли к заключению, что результат экспериментального вмешательства находится в связи с «морфологической стадией» развития зародыша. Они же показали, что повреждение почки хвоста морфологически не отличающихся зародышей также может приводить к неодинаковым результатам (4, 5). М. А. Воронцова (5) не объясняет это явление, ограничиваясь общим предположением о возможности стадийных отличий у разных особей одной «морфологической стадии».

В названных работах, кроме того, установлено, что частота нарушения последующего хода развития находится в некоторой зависимости от области повреждения почки хвоста. Удаление материала дистальной и вентральной частей почки хвоста редко приводит в дальнейшем к нарушению нормального развития. Напротив, при удалении частей, расположенных ближе к пограничной зоне, между основанием почки хвоста и туловищем, нарушения в значительном проценте случаев сохраняются и в последующий период развития.

Факты, указывающие на зависимость характера последующего развития органа от места нанесения повреждения, навели нас на мысль, что развивающийся орган не является однородным в различных своих частях. С этой точки зрения неоднозначность результатов, полученных предыдущими авторами на зародышах одного возраста, можно объяснить разнородностью частей самой почки в отношении ее способности к регенерации.

Способность к регенерации есть одно из приспособлений организма к условиям существования, основанное на свойстве живой материи к самовоспроизведению; регенерация, как указывал еще К. А. Тимирязев, является также частным случаем простой наследственности (8). В процессе индивидуального развития, которое отражает историческое развитие, происходит становление способности органа к регенерации. Индивидуальное развитие идет путем прохождения определенных стадий, в процессе которых орган приобретает свои характерные свойства. Разнокачественность органа в ранний период развития связана с одновременным прохождением стадийных изменений различными частями

ми растущего органа. Т. Д. Лысенко (6) установил, что «клетки, ткани могут обладать различными, в смысле стадийности, качествами. Разные участки ткани стебля могут находиться на разных стадиях развития». Одним из характерных свойств такого личиночного органа, как хвост амфибий, является его способность к регенерации. Исходя из предположения о стадийной разнокачественности частей развивающегося органа, можно допустить, что способность к регенерации не наступает во всех частях органа одновременно, а появляется только после прохождения стадийных процессов.

Известно, что почка хвоста формируется из неоднородного материала, образующего в дальнейшем: скелетные части, нервный ствол, осевую мускулатуру и плавниковую кайму. Рост почки осуществляется путем движения зародышевого материала в проксимально-дистальном и отчасти в дорзо-вентральном направлениях. Поэтому установление области, в которой осуществляются стадийные процессы, могло быть достигнуто рассечением почки хвоста на зоны по основной (длинной) оси тела. Отсечение различных участков почки хвоста является не только условием нарушения целостности развивающегося органа, но и одновременно условием для проявления способности к регенерации.

Таблица 1

Изменение хода развития органа в зависимости от характера первичного нарушения почки хвоста

	Объем удаленной части почки хвоста зародыша			
	1/4	2/4	3/4	4/4
I возраст				
Число личинок	82	124	23	} Погибли
Из них % особей с дефектом	58,5	43,5	78,6	
II возраст				
Число личинок	89	91	57	56
Из них % особей с дефектом	16,8	51,6	73,6	83,9
III возраст				
Число личинок	11	6	12	9
Из них % особей с дефектом	18,2	50,0	58,3	66,5

Объектом наших опытов были личинки зеленой жабы (*Bufo viridis* Laurent.) разного возраста. Основные опыты проводились на личинках трех возрастных групп: I — «ранняя хвостовая почка» (длина почки в два раза меньше высоты), II — «средняя хвостовая почка» (длина почки равна высоте) и III — «поздняя хвостовая почка» (длина почки в два раза больше высоты). Одновременно были проведены опыты на личинках более позднего возраста (до образования наружных жабер включительно).

В разных сериях, перпендикулярно основной оси зародыша, отсекались 1/4, 2/4, 3/4 и 4/4 почки хвоста (в последней серии у зародышей отсекалась целиком вся почка у основания туловища). Всего было оперировано 1700 зародышей, в среднем по 100—150 зародышей в каждой серии. Результаты опытов на зародышах трех возрастов представлены в табл. 1.

В соответствии с количеством удаляемого материала, по мере приближения к пограничной области между туловищем и основанием почки хвоста, число случаев измененного формообразования постепенно увеличивалось. Это наблюдалось у личинок всех трех возрастных групп. Полное отсечение почки у зародышей первой группы (возраст «ранняя хвостовая почка») сопровождалось повреждением туловища, что приводило к массовой гибели личинок. Малые размеры почки у личинок

этого возраста делали затруднительным точное варьирование объема удаляемого участка ($1/4$ и $2/4$), в связи с чем находит свое объяснение отсутствие существенной разницы в результатах двух первых серий. При удалении всей почки регенерация нередко полностью отсутствовала: происходило только смыкание плавниковой каймы за нерегенерировавшим обрубком осевой части.

Сопоставляя результаты в одинаковых сериях разных возрастных групп, можно видеть, что абсолютное число случаев измененного формообразования с возрастом уменьшилось. Такой результат следует объяснить тем, что у зародышей позднего возраста материал почки, прошедший стадийные изменения, занимает относительно больший объем, чем у молодых зародышей.

В еще более позднем возрасте (период формирования наружных жабер) нарушение развития наблюдалось только при отсечении развивающегося хвоста в непосредственной близости к туловищу, т. е. в области, где еще не прошли стадийные процессы.

Стойкость таким способом нарушенного развития можно было выяснить, как это делалось ранее (1), при вегетативном воспроизведении органа в процессе регенерации. Для этого у подопытных личинок всех серий производилась ампутация хвостов (как дефектных, так и нормальных) и учитывался характер происходившей позже регенерации. Ампутация хвоста у каждой личинки производилась два раза: первая — через 30 дней, вторая — через 45 дней от начала опыта.

В табл. 2 мы ограничиваемся данными, полученными на личинках II группы (возраст «средняя хвостовая почка»). Ранее было показано (1), что именно в этом возрасте наблюдается наибольшая повторяемость измененного, путем нанесения дефекта на почку, развития.

Данные табл. 2 показывают, что стойкость первично нарушенного развития повышается в известном соответствии с увеличением объема удаляемой части почки зародыша. Число случаев измененного развития после вторично вызванной регенерации уменьшилось, но все же оно оказалось наибольшим у личинок в серии, где почка удалялась целиком. Устойчивость измененного пути развития находится в прямой зависимости от того, в какой мере удаляется материал, прошедший стадийные изменения. Удаляя стадийно измененный материал и затрагивая область, где стадийные изменения еще не наступили, мы тем самым нарушаем условия естественного физиологического взаимодействия частей, имеющее место при нормальном развитии.

Ранее было показано (2), что закрепление измененного хода развития может быть усилено в условиях низкой температуры. Новые опыты, проведенные в нашей лаборатории А. В. Неговской на личинках трех разных возрастов, показали, что степень закрепления измененного развития низкой температурой больше зависит от объема удаленной части стадийно измененного материала, чем от возраста оперированных зародышей.

Таблица 2
Вегетативное воспроизведение (в процессе регенерации) измененного хода развития органа

Регенерация		Объем удаленной части почки хвоста зародыша			
		$2/4$	$2/4$	$3/4$	$4/4$
После первой ампутации	Число личинок	59	35	38	37
	Из них % особей с дефектом	15,2	34,3	55,3	76,0
После второй ампутации	Число личинок	42	24	18	16
	Из них % особей с дефектом	9,5	33,3	16,7	43,7

Рассмотренные выше данные позволяют сделать следующее общее заключение. Разнокачественность частей органа в ранний период развития связана с неодновременным прохождением стадийных процессов его различными частями. Т. Д. Лысенко установил, что стадийные изменения не связаны с определенными морфологическими этапами развития, а представляют собой физиологические процессы, осуществляющиеся в точках роста растения. Развивающийся орган, в данном случае хвост личинки, имеет зону роста, в которой, повидимому, и осуществляются стадийные изменения. Зона роста расположена в пограничной области между туловищем и основанием хвостовой почки. Зона роста формирующегося органа не имеет постоянных, четко обозначенных границ, и ее относительная величина уменьшается по мере роста органа. Способность к регенерации — одно из свойств личиночного органа, которое он приобретает только после прохождения определенной стадии развития. Развивающаяся почка разнокачественна по своим свойствам, так как не все части ее прошли стадийные изменения, следовательно, и в проявлении способности к регенерации она будет неоднородна. После полного удаления материала, прошедшего стадийные изменения, исключается возможность регенерации соответствующих частей в дальнейшем ходе развития органа. При менее значительных нарушениях целостности почки хвоста, не захватывающих всю область стадийно измененного материала, нанесенные дефекты устраняются в процессе последующей регенерации.

В связи с неравномерным ростом различных частей формирующегося органа, особенно в ранний период развития, трудно отграничить стадийно отличающиеся зоны, и поэтому больше вероятности, что при различных повреждениях будут затрагиваться обе зоны, хотя и в разной степени. Характер дальнейшего хода развития будет определяться соотношением между оставшимся стадийно неоднородным материалом. В позднем возрасте имеется достаточно оснований ожидать более четкой зависимости между характером повреждения и ходом дальнейшего развития органа: при отсечении дистальных частей всегда будет происходить регенерация, тогда как при повреждении проксимальных возможно в дальнейшем развитие измененного органа.

Предшествующие авторы при объяснении факта различий в реакции личинок одного возраста (одной «морфологической стадии») допускали возможность стадийной разницы между особями, но не предполагали стадийных отличий в разных частях развивающегося органа. Части хвоста личинки, которые прошли соответствующие стадийные изменения, всегда обладают способностью к регенерации. Регенерационная способность у развивающегося органа отсутствует, если максимально удален стадийно измененный материал.

Казахский медицинский институт
им. В. М. Молотова

Поступило
13 II 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Войткевич и Г. В. Хомулло, Журн. общ. биол., 10, № 3 (1949).
² А. А. Войткевич, Г. В. Хомулло и Е. Науменко, там же, 11, № 3 (1950).
³ М. А. Воронцова и Л. Д. Лиознер, ДАН, 52, № 8 (1946). ⁴ М. А. Воронцова и Л. Д. Лиознер, ДАН, 58, № 6 (1947). ⁵ М. А. Воронцова, Л. Д. Лиознер и С. Л. Бляхер, Бюлл. Об-ва исп. прир., 51, 3 (1946). ⁶ Т. Д. Лысенко, Агробиология, 1948. ⁷ П. Г. Светлов, Тр. ЛЭЗМ, 3 (1934). ⁸ К. А. Тимирязев, Соч., 3, 1949. ⁹ П. Г. Светлов, Roux'Arch., 131 (1934).