

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. В. НЕГОВСКАЯ

**РЕГЕНЕРАЦИЯ КОНЕЧНОСТИ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ
ПОСЛЕ УДАЛЕНИЯ РАЗНЫХ ОТДЕЛОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА**

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 19 IV 1952)

В многочисленных экспериментальных исследованиях, посвященных изучению различных сторон регенерационного процесса, немало места уделено роли нервной системы в процессах новообразования органов. Характерно, что внимание исследователей было сосредоточено на изучении возможного влияния на регенерацию периферической нервной системы, почему широко и практиковалась местная денервация. Вопрос о значении центральной нервной системы в процессах новообразования даже не ставился. Лишь недавно Л. В. Полежаев⁽⁸⁾ опубликовал работу, касающуюся влияния удаления головного мозга на регенерацию конечности у личинок бесхвостых амфибий. Автор исходит из данных ряда работ Т. Ивановой⁽²⁻⁶⁾, которая убедительно доказала, что господствовавшее ранее, чисто гормональное представление о закономерностях развития амфибий не является правильным. Т. Иванова установила, что развитие бесхвостых амфибий и, в частности, превращение личинки в дефинитивную форму зависит от центров промежуточного мозга (Diensephalon). Она показала, что в результате децеребрации нарушается закономерное соотношение между процессами резорбции и пролиферации — рассасывание личиночных тканей испытывает торможение, в то же время рост дефинитивных органов продолжается без существенных отклонений от нормы.

Полежаев в опытах на личинках травяной лягушки показал, что после децеребрации, как и после гипофизектомии, регенерация конечности задерживается; торможение регенерации оказывается больше в тех случаях, когда удаление головного мозга предшествует ампутации конечности. Данные, полученные Полежаевым, следует рассматривать в качестве предварительных. Эти соображения и важность проблемы нервной регуляции процессов развития побудили нас предпринять исследования на нескольких видах амфибий с привлечением большого материала. Нашу задачу мы видели в изучении влияния удаления переднего и промежуточного мозга на регенерацию конечности в разные периоды развития организма.

Опыты были проведены на личинках: озерной лягушки *Rana ridibunda* и сибирской лягушки *R. chensinensis*. Всего под опытом находилось 850 личинок. Головастики, взятые из естественных водоемов, предварительно сортировались по возрасту, согласно условной номенклатуре Л. Я. Бляхера⁽¹⁾. В опыт брались личинки I и II морфологических периодов, названных Бляхером стадиями развития. Децеребрация производилась на разных уровнях (методика децеребрации была разработана и в свое время описана Т. Ивановой⁽³⁾). Головастики содержались в стеклянных банках индивидуально или небольшими группами до 10 особей. В опытах использовались хорошо упитанные личинки, взятые непосредственно из водоема. В период наблюдения децеребирован-

ные и контрольные головастики не кормились. Регенерация задней конечности вызывалась путем ампутации дистальной части голени или кисти. Ампутация конечности производилась одновременно с децеребрацией. Продолжительность наблюдений в разных опытах составила от 10 до 30 дней. Для учета изменений в регенерационном процессе производилась зарисовка регенератов, а в конце опыта регенераты подвергались гистологическому исследованию.

Опыты с удалением переднего мозга проводились на головастиках озерной и сибирской лягушки в I и II морфологическом периоде (возрасте). Результаты опытов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Влияние децеребрации на регенерацию конечности у головастиков сибирской и озерной лягушки в I и II возрастах

Развитие регенерата после ампутации	Удаление переднего мозга						Удаление промежуточного мозга			
	Сибирская лягушка				Озерная лягушка		Сибирская лягушка		Озерная лягушка	
	I гр.		II гр.		I гр.		II гр.		II гр.	
	контроль	децеребрация	контроль	децеребрация	контроль	децеребрация	контроль	децеребрация	контроль	децеребрация
Нормальные . . .	12	9	7	5	9	7	11	2	9	1
Атипичные . . .	0	0	10	11	0	0	0	8	4	10
С внешней дифференц.	0	0	2	4	2	1	2	2	1	2
Отсутствуют . .	0	0	5	6	2	3	0	5	2	3
Всего случаев	12	9	24	26	13	11	13	17	16	16

У 12 контрольных и у 9 децеребрированных головастиков сибирской лягушки I возраста, сохранившихся до конца опыта, регенерировали нормальные конечности. У личинок озерной лягушки, оперированных в I возрасте, развились нормальные регенераты у 9 контрольных из общего числа 13, и у 7 децеребрированных из общего числа — 11. У личинок сибирской лягушки, оперированных во II морфологическом возрасте, образовались нормальные регенераты у 7 контрольных особей из 24, у 10 головастиков регенераты имели атипичное строение. Из общего числа 26 децеребрированных нормальные регенераты развились у 5 особей, и у 11 личинок регенераты имели атипичную форму. Скорость регенерационного процесса у контрольных и децеребрированных особей существенно не отличалась. Орган регенерировал через 13—16 дней после ампутации.

Удаление переднего мозга в раннем возрасте не влияет существенно на регенерацию конечности у личинок. Аналогичный результат был получен во II морфологическом периоде.

Рассмотрим данные, касающиеся результатов удаления промежуточного мозга. Опыты ставились на личинках 2 видов амфибий. Результаты опытов представлены в той же табл. 1. После удаления промежуточного мозга у личинок сибирской и озерной лягушки во II возрасте только у 3 особей развились нормальные регенераты из общего числа 33, атипичные новообразования имелись у 18 головастиков, у 8 особей регенерация отсутствовала. Из общего числа 29 контрольных личинок у 20 регенераты имели нормальную форму, у 4 особей были атипичными и у 2 личинок регенерации не было (см. рис. 1). Вначале регенерационный процесс у контрольных и децеребрированных особей протекал

сходно, в дальнейшем у децеребрированных личинок наблюдалось замедление регенерационного процесса.

Личинки, лишённые промежуточного мозга, приостанавливались в своем развитии. Развитие приостанавливалось в соответствии с тем этапом, когда была произведена децеребрация; рост регенератов при этом не прекращался. В подавляющем большинстве случаев у децеребрированных личинок регенерировали атипичные образования; скорость



Рис. 1. Регенерирующие конечности личинок сибирской лягушки. Слева — контроль; в центре и справа — после удаления промежуточного мозга. Микрофото. $\times 20$

регенерации была меньше, чем в контроле. Следует отметить, что в первый период новообразования, до того момента, когда регенерат принимал форму конуса, не отмечалось отклонений в развитии регенерата от нормы. В последующий период у децеребрированных личинок развитие регенератов испытывало, как правило, торможение и протекало атипично.

В какой мере эти нарушения могут быть поставлены в связь с нарушением функции в железах внутренней секреции, являющихся промежуточными звеньями в нервной регуляции тканевых процессов (7)? Ответ на этот вопрос мы получили в новой группе опытов, в которых децеребрированные и контрольные головастики подвергались дополнительному воздействию препарата щитовидной железы (помещение во взвесь тиреоидина) и гормонального начала гипофиза (имплантация кусочков из базофильной зоны железистой доли гипофиза быка).

Личинки сибирской лягушки во II раннем периоде развития после ампутации конечностей делились на 4 серии. Одна серия контрольных и одна серия децеребрированных головастиков помещалась во взвесь тиреоидина (1 : 500 000), две другие серии не подвергались влиянию тиреоидного гормона. Результаты опыта представлены в табл. 2.

Через 8 дней контрольные особи, получавшие тиреоидный гормон, достигли V морфологической группы, контрольные головастики дошли в своем развитии до IV группы. Децеребрированные личинки, получавшие тиреоидный гормон, находились в возрасте IV—V морфологической группы; децеребрированные головастики, не получавшие тиреоидина, находились в возрасте III группы. Из 10 контрольных особей, получавших тиреоидный гормон, у 6 развились нормальные регенераты, у 2 атипичные, у 7 контрольных и 14 особей, не подвергавшихся воздействию тиреоидного гормона, регенераты были нормальные, у 2 атипичные. У 4 децеребрированных личинок, получавших тиреоидный гормон (из общего числа 8 личинок), развились нормальные регенераты, у 3 атипичные. Из 16 децеребрированных головастиков, не получавших тиреоид-

Таблица 2

Влияние децеребрации и гормональных начал на регенерацию конечности у головастиков сибирской лягушки II морфологической группы

Развитие регенерата после ампутации	Удаление промежут. мозга + дача тиреоидина		Контроль		Удаление промежут. мозга + имплантация гипофиза		Контроль	
	тиреоидин +	без тиреоидина	тиреоидин +	без тиреоидина	децеребрация + имплантация гипофиза	без имплантации гипофиза	имплантация гипофиза +	без имплантации гипофиза
Нормальные . . .	4	1	6	7	5	0	7	5
Атипичные . . .	3	7	2	2	3	6	1	2
С внешней дифференц.	1	5	2	4	3	4	1	2
Отсутствуют . . .	0	3	0	1	1	5	2	3
Всего случаев .	8	16	10	14	12	15	11	12

дина, 1 имел нормальный регенерат, а 7 имели регенераты атипичной формы.

В условиях повышенной концентрации тиреоидного гормона наблюдалась стимуляция регенерационного процесса. Тиреоидин ускорял регенерацию конечности у децеребрированных личинок на 5—6 дней в сравнении с децеребрированными, не получавшими тиреоидного гормона. Аналогичная стимуляция была отмечена в тех сериях, где производилась имплантация кусочков гипофиза, активное начало которого оказывало действие через активизацию собственной щитовидной железы личинок.

На основе полученных данных мы приходим к следующему общему заключению. Регенерация задней конечности нормальных головастиков в разном возрасте протекает неодинаково. После ампутации у личинок в I морфологическом периоде регенерируют нормальные пятипалые конечности. Ампутация во II возрасте сопровождается атипичной регенерацией (восстанавливаются однопалые, трехпалые и неоформленные конечности).

Удаление переднего мозга в I возрасте не отражается на общем развитии и на течении регенерации конечности. При операции во II возрасте возникают атипичные конечности, в равном количестве у контрольных и у подопытных личинок. Удаление промежуточного мозга сопровождается, наряду с общим торможением развития, нарушением регенерации во всех изученных нами морфологических периодах. Нарушения касаются как скорости процесса, так и формы новообразующихся конечностей. Введение гормонов приближает регенерационный процесс у децеребрированных головастиков к норме. Отсюда следует, что влияние центров промежуточного мозга на процесс регенерации конечности осуществляется через изменение функции гипофиза и щитовидной железы. Эти влияния более важны во вторую фазу новообразования конечности, что находится в соответствии с онтогенетическим становлением централизованной регуляции развития этого органа.

Поступило
1 IV 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. Я. Бляхер, Тр. лабор. эксп. биол. Моск. зооп., 4 (1928), ² Т. Иванова и Л. Журавлева, ДАН, 60, 517 (1948). ³ Т. Иванова, Журн. общ. биол., № 9, 245 (1948). ⁴ Т. Иванова, ДАН, 57, 745 (1947), ⁵ Т. Иванова, ДАН, 55, 469 (1947). ⁶ Т. Иванова, Изв. АН СССР, сер. биол., 5, 769 (1939). ⁷ Р. П. Ольнянская, Кора головного мозга и газообмен, 1950. ⁸ Л. В. Полежаев, ДАН, 70, 1089 (1950).