Доклады Академии наук СССР
1955 Том 104, № 4

ФИЗИОЛОГИЯ

Г. С. СТРЕЛИН

О НЕРВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У КОЛЬЧАТОГО ЧЕРВЯ LUMBRICULUS VARIEGATUS

(Представлено академиком Л. А. Орбели 28 IV 1955)

Отсечение головной или апикальной области тела у ряда беспозвоночных животных, обладающих способностью к бесполому размножению, вызывает стимуляцию этого процесса. Результаты опытов, проделанных на Dugesia (Euplanaria) dorotocephala, на Tubularia и Corymorpha ([1], [2]), на пресноводной гидре ([3]) и на Nais paragvaiensis ([4]), оказались в этом отношении сходными. Наблюдающаяся в опытах стимуляция размножения объяснялась в соответствии с теорией физиологических градиентов Чайльда ([1]) изоляцией доминирующей головной области тела, обладающей относительно высоким уровнем обменных процессов. При этом роль нервной системы в каждом отдельном случае оставалась не выясненной, хотя чайльдовская концепция в общей форме и предполагает, что нервные отношения и в частности цефализация нервной системы в эволюции и в индивидуальном развитии организмов возникает на почве более примитивных градуальных метаболических отношений.

Вопросу цефализации нервной системы у беспозвоночных животных уделялось в морфологических исследованиях достаточно много внимания, однако физиологическое значение высших нервных центров у этих животных сравнительно мало известно.

В плане изучения централизации функций в нервной системе в эволюции выяснение этих вопросов представляется существенным. В связи с этим нами была сделана попытка выяснить роль головных ганглиев кольчатого червя L. variegatus в процессе его бесполого размножения (архитомии). Поводом к этому явился установленный нами факт выраженной стимуляции архитомии при отсечении головных сегментов у этого объекта.

Для опытов использовались черви, длительно культивировавшиеся в лабораторных условиях при температуре 18—20°. При подкармливании животные дорастают до определенной длины, 3,5—7 см, после чего распадаются на две примерно равные части. Более крупные фрагменты иногда делятся и повторно. Путем регенерации восстанавливаются недостающие части и цикл возобновляется; он занимает около 1 месяца. Мы имели дело с животными длиною 5—5,5 см. Ампутация передних сегментов у таких червей провоцировала наступление их фрагментации и нарастание в популяциях оперированных животных числа особей примерно на 80%. Фрагментация обнаруживалась в культуре не ранее чем через сутки после операции и затухала к 4—5 дню, когда почти все черви оказывались поделившимися. В контрольных культурах, лишенных корма, за этот же срок число особей возрастало не более чем на 10%, а иногда и вовсе не происходило фрагментации.

Чтобы выяснить значение удаления именно головных ганглиев в обнаруженной стимуляции процесса размножения, мы поставили две основные серии опытов. В первой из них мы стремились выяснить значение уровня, на котором происходит ампутация. В одних опытах, в связи с

этим, обрезывалась значительная часть переднего отдела — 15 сегментов, в других — 8 ларвальных сегментов, в третьих — только два передних сегмента и в четвертых — только часть первого сегмента, простомиум, впереди от ганглия. Ставя опыты таким образом, можно было выяснить, существенно ли удаление только надглоточных ганглиев, заложенных в основании первого и во втором сегментах, или имеет значение отсечение и других частей тела.

Таблица 1

№№ п.п.	Без ампутации	Ампутация			
		15 сегм.	8 сегм.	2 сегм.	простомиума
1	10	—	50	40	—
2	30	70	80	80	0
3	0	70	70	80	—
4	0	—	50	60	0
5	0	—	40	50	—
6	0	60	—	30	—
Средн . . .	6,7	66,7	48,7	56,7	0

Полученные результаты приведены в табл. 1. В каждом отдельном опыте использовано 10 животных. Показан прирост популяций в процентах к исходному числу особей за 6 суток.

Данные табл. 1 показывают, что отсечение только простомиума, не затрагивающее головных ганглиев, не провоцирует размножения. Отсечение двух сегментов, содержащих головные ганглии, стимулирует фрагментацию примерно в той же степени, как и ампутация 8 и 15 сегментов. Эти сопоставления с несомненностью говорят в пользу исключительного значения удаления именно головных ганглиев в вызываемом эффекте стимуляции.

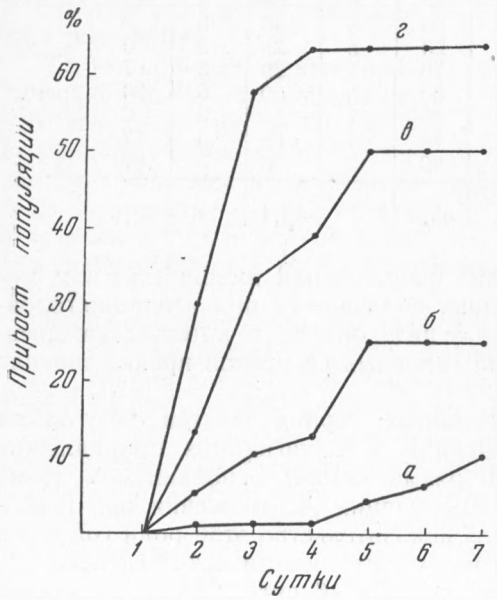


Рис. 1. *а* — контроль, *б* — операция без отторжения, *в* — операция с последующим отторжением, *г* — отсечение 8 сегментов

Во второй серии экспериментов мы попытались доказать это же положение, изолируя головные ганглии, вылущивая участок брюшного мозга на уровне 3—7 сегментов. Иссечение отрезка брюшного мозга было необходимо, так как в противном случае при простой перерезке брюшного мозга очень быстро происходило восстановление дефекта, в чем можно было убедиться как с помощью морфологического анализа, так и наблюдая возобновление способности червя отвечать двигательной реакцией на прикосновение к головному его концу.

В этих опытах у значительной части червей в результате операции происходило отторжение головных сегментов на 1—2 сутки после операции. Из 215 оперированных животных отторжение головного конца в месте травмы произошло в 123 случаях, в 92 случаях операции были удачными, отторжение не произошло. В табл. 2 сопоставляются результаты, полученные в этой серии опытов. На рис. 1 показано увеличение популяций по суткам. Цифры табл. 2 и график показывают, что изоляция головных ганглиев путем иссечения участка брюшного мозга вызывает усиленную фрагментацию животных по сравнению с контролем. Стимуляция оказалась более выраженной, если операция сопровождалась отторжением передних сегментов с ганглиями. Наибольший стимул к размножению, од-

нако, давало простое отсечение головных сегментов. Мы склонны объяснить получившиеся различия разной степенью травматизации животных в разной постановке опытов. При отсечении передних сегментов или при их отторжении организм травматизируется относительно слабо, рана за-

Таблица 2

№№ п.п.	Длит. опыта в сутк.	Контроль		Ампут. 8 сегм.		Операция с послед. отторжением		Операция без отторжения	
		исходн. число особей	прирост в %	исходн. число особей	прирост в %	исходн. число особей	прирост в %	исходн. число особей	прирост в %
1	3	10	0	10	40	7	14	3	0
2	7	10	0	10	40	3	67	12	17
3	5	10	0	10	40	3	100	7	0
4	5	10	0	10	60	5	40	5	20
5	4	10	0	10	50	9	11	1	0
6	6	10	0	10	80	5	100	5	40
7	5	10	10	10	40	3	67	7	14
8	6	10	0	10	80	5	60	5	20
9	4	10	10	10	60	3	100	7	0
10	6	10	20	10	70	4	25	6	17
11	3	10	0	10	30	10	30	0	0
12	6	10	30	20	75	5	100	5	40
13	5	10	0	20	75	9	55	1	0
14	7	10	0	10	50	6	50	4	25
15	7	20	0	10	50	5	40	5	0
16	7	10	0	10	90	8	25	2	50
17	4	10	0	10	70	7	29	3	67
18	7	10	40	10	60	5	80	5	20
19	3	10	0	10	80	7	14	3	0
20	5	10	0	10	70	7	28	3	67
21	5	10	0	10	90	7	28	3	67
	Средн. .		5,0		63,0		43,1		20,6

живает быстрее. То, что раздражение оперативным вмешательством может подавлять стимул к размножению, получаемый при изоляции головных ганглиев, показывают проведенные нами опыты, в которых ежедневное обновление раны при ампутации головных сегментов препятствовало наступлению фрагментации червей.

Полученные нами в обеих описанных сериях опытов результаты указывают на то, что головным ганглиям у L. variegatus принадлежит функция торможения вегетативного размножения. Основанием к этому выводу служат полученные факты стимуляции размножения при изоляции головных ганглиев. Более прямое доказательство этой роли головных ганглиев мы нашли в поставленных нами рентгенологических опытах.

Обращает на себя внимание, что через 4—6 суток после ампутации передних сегментов фрагментация червей, начавшаяся со вторых суток после операции, обычно внезапно прекращается, на что указывает более или менее резкий перелом кривых, иллюстрирующих прирост популяций. Мы объясняем этот факт тем, что на 4—6 сутки путем регенерации восстанавливаются отрезанные ларвальные сегменты и регенерируют головные ганглии. Образовавшиеся ганглии вновь затормаживают процесс фрагментации животных. К этому же моменту животные восстанавливают подвижность, перестают собираться в плотные клубки. По данным Л. Н. Жинкина ([5]) и нашим рентгеновские лучи в дозе 22 000 г избирательно подавляют у L. variegatus способность к регенерации ампутированного переднего конца тела. В поставленных нами опытах с рентгенизацией червей указанной дозой перед отсечением у них ларвальных сегментов выяснилось, что облучение, препятствующее восстановлению ганглиев, не только не тормозит фрагментации червей, но значительно

почти в два раза, усиливает эффект стимуляции размножения, вызываемый удалением передних сегментов. При этом, как показывает рис. 2, фрагментация после ампутации идет у червей, облученных дозой 22 000 *r* и контрольных, первоначально в одном темпе. Позже, однако, начиная с 5 дня, она внезапно прекращается в популяции необлученных животных, продолжаясь длительное время (до 40 суток в облученных культурах). Здесь фрагментация лишь постепенно затухает, приводя к раздроблению почти всех особей на 2—3 части.

Несомненно, что усиление фрагментации облучением объясняется подавлением регенерации и что ее нельзя рассматривать как результат прямого разрушения животных. Против этого говорит то, что при увеличении дозы радиации в 3 раза (66 000 r) облучение уже не стимулирует фрагментации, а подавляет ее (см. рис. 2). Приведенные на рис. 2 кривые представляют суммарный результат опытов, проведенных на достаточно большом материале, 316 облученных и 389 контрольных животных.

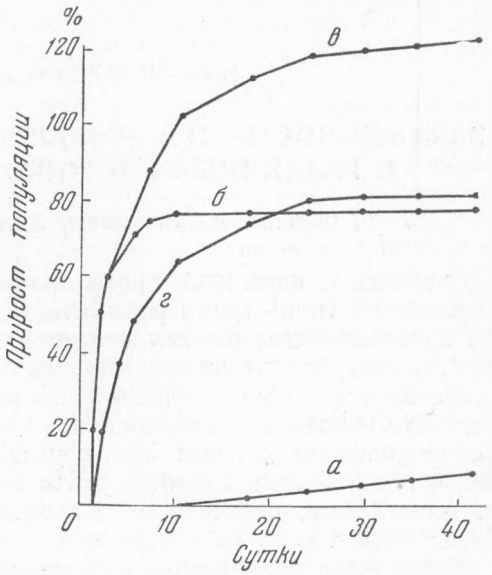


Рис. 2. *а* — контроль, *б* — без облучения, *в* — облучение дозой 22 000 r, *г* — облучение дозой 66 000 r

Таким образом, рентгенологические опыты подтверждают, что затухание на 4—6 сутки вызванной удалением головных ганглиев фрагментации животных происходит в результате регенерации головных ганглиев и возобновления их тормозного влияния на процессы бесполого размножения.

Основные результаты проделанной работы сводятся к доказательству того, что у кольчатого червя L. variegatus головным ганглиям принадлежит функция торможения бесполого размножения. Вероятно, что и у других животных эти процессы контролируются подобным же образом.

Поскольку архитомия связана с нарушением целостности организма, в торможении ее головными ганглиями отчетливо обнаруживается интегрирующая функция этих высших центров нервной системы.

Первый Ленинградский медицинский институт
им. И. П. Павлова

Поступило
23 IV 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] C. M. Child, Individuality in Organisms, Chicago (1915, 1924). [2] C. M. Child, J. Exp. Zool., **71** (1935). [3] Г. С. Стрелин, Арх. анат., гист. и эмбр., **15** (1936). [4] L. Hyman, Phyz. Zool., **11** (1938). [5] Л. Н. Жинкин, Тр. Лаб. эксп. зоол. и морф. животн. АН СССР, **3** (1934).