

Доклады Академии Наук СССР

1939. Том XXII, № 9

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ

Л. В. ПОЛЕЖАЕВ

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ГРАНИЦЫ РЕГЕНЕРАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ У ГОЛОВАСТИКОВ *RANA TEMPORARIA*

(Представлено академиком Н. В. Насоновым 29 I 1939)

Для изучения процессов регенерации у бесхвостых амфибий необходимо знать, на какой стадии у головастиков исчезает способность к регенерации.

Принимается следующее подразделение на стадии:

I стадия—задние конечности головастика не имеют еще расчлененного сустава между бедром и голенью. Дистальная часть ноги имеет форму лопаточки (Ia стадия) или лопаточки с зубчиками дифференцирующихся пальцев (Ib стадия).

II стадия—бедро и голень образуют тупой угол, зачатки пальцев ясно выражены. Конечности развиты слабо (IIa стадия) или хорошо развиты и имеют большие размеры (IIb стадия).

III стадия—бедро и голень сильно развиты и образуют острый угол.

Задние конечности у головастиков *Rana temporaria* не способны к регенерации по одним авторам (1, 5, 6) уже на II стадии, по другим (2, 4, 9)—на III стадии. Это различие в мнении, как будет видно ниже, зависит от различий в методике работы у цитированных авторов.

Изучая процессы регенерации у бесхвостых амфибий, я (?) обратил внимание на то, что результат регенерации зависит от уровня ампутации: при проксимальной ампутации конечности регенерируют хуже, чем при дистальной. То же явление бегло отмечает Джакомини (3) в работе, посвященной исследованию процессов метаморфоза у бесхвостых амфибий. На результат регенерации влияют также условия содержания животных. В настоящей работе показывается влияние уровня ампутации и других факторов на онтогенетические границы регенерационной способности задних конечностей у головастиков.

Подопытным материалом служили головастики *Rana temporaria*, взятые из холодного ручья в окрестности Кропотовской биологической станции (Капира). Эксперимент был проведен летом 1938 г. Температура колебалась от 28 до 37°. Головастики содержались по 20—30 экземпляров в аквариумах с водой объемом в 2—3 л. Вода сменялась через каждые 1—2 дня. Кормились головастики нитчатыми водорослями (*Spirogyra*). На различных стадиях у головастиков одновременно ампутировались обе задние конечности: правая—в проксимальной части бедра, левая—в про-

ксимальной части голени (около коленного сустава). Опыт длился около месяца. Результаты сведены в таблице. Критерием регенерации считалось или полное восстановление типичной конечности или помимо этого также частичное восстановление, когда регенерировавшие конечности имели некоторые дефекты, например отсутствие 1, 2, 3 пальцев.

Уровень ампутации	Полная регенерация на стадиях		Полная и частичная регенерация на стадиях		
	Ib	IIa	Ib	IIa	IIIb
Проксимальная часть бедра	45.4% (38 случ.)	8.6% (18 случ.)	53.7% (44 случ.)	9.6% (20 случ.)	—
Проксимальная часть голени	90.7% (76 случ.)	42.6% (89 случ.)	100% (82 случ.)	52.1% (109 случ.)	4.6% (3 случ.)
Дистальная часть голени	—	82.3% (14 случ.)	—	—	—

При ампутации на одном и том же уровне—в проксимальной части голени—полная регенерация задних конечностей происходит на стадии Ib в 90.7%, на стадии IIa—в 42.6%, на стадии IIIb имеет место только частичная регенерация в 4.6% случаев и на III стадии ни в одном из 57 случаев регенерации не было.

На одной и той же стадии—на стадии IIa—полная регенерация задних конечностей происходит при ампутации в проксимальной части бедра в 8.6%, при ампутации в проксимальной части голени—в 42.6%, а при ампутации в дистальной части голени, по данным Борсук, в 82.3% случаев.

Из приведенных данных ясно видно, что результат регенерации конечностей у головастика зависит от стадии, на которой была произведена ампутация органа, и от уровня ампутации.

Возникает вопрос, одинаково ли регенерируют правая и левая конечности у одного и того же головастика. По этому поводу мной были получены следующие данные. У головастика на Ib стадии были одновременно ампутированы обе задние конечности на уровне колена. Из 88 случаев ни одна ножка не регенерировала в одном случае, обе ножки полностью регенерировали в 66 случаях, обе ножки частично регенерировали в 11 случаях, правая ножка регенерировала лучше левой в 5 случаях и левая регенерировала лучше правой также в 5 случаях. Таким образом в целом опыте при одном уровне ампутации обе ножки регенерируют одинаково. Однако в отдельных случаях (5.6%) по неизвестным причинам у одного и того же животного одна какая-либо ножка может регенерировать лучше другой.

Аналогичное явление можно было установить при регенерации при ампутации на различных уровнях. На стадии Ib при ампутации правых задних конечностей в проксимальной части бедра, а левых в проксимальной части голени преобладание регенерации левой ножки над регенерацией правой было в 43 случаях из 82, но было также и обратное явление—преобладание регенерации правой над левой в 2 случаях. Такое же явление при тех же условиях эксперимента было установлено и для IIa стадии: левая ножка регенерировала лучше правой в 92 случаях из 209, а правая—лучше левой в 3 случаях.

Влияют ли на результат регенерации условия содержания животных? Головастики были разбиты на 2 группы: в первой они содержались в хороших условиях, описанных выше, во второй—в плохих: вода сменялась редко, через 5—7 дней, в единице объема воды содержалось вдвое больше головастиков, чем в первой группе. Плохие условия содержания—накопление в воде продуктов выделения, недостаток кислорода, скученность сказались в том, что головастики стали очень плохо расти. Они захирели, перестали есть, развитие их замедлилось, брюшко стало поджарым. При ампутации в проксимальной части бедра конечности полностью регенерировали у головастиков первой группы в 53.7%, а у головастиков второй группы—в 14.5%.

Я думаю, что различие в мнении об онтогенетических границах регенерационной способности у головастиков основано главным образом на том, что исследователи не учитывали значения уровня ампутации для регенерации. Устанавливая онтогенетические границы регенерационной способности, Лиознер например ампутирует конечности на уровне колена, а Борсук—на уровне стопы. Естественно, что результаты у них получаются различные. Другие авторы (Barfurth) точно не определяют стадий. Это также дает повод к некоторым недоразумениям. Яковлева⁽⁹⁾ например изображает на рисунке типичную II стадию, а называет ее III стадией (7-й по ее номенклатуре).

Наши данные показывают, что при ампутации конечности в проксимальной части голени регенерация происходит хорошо на I стадии, вовсе не происходит на III стадии, в незначительном % случаев и частично—на IIb стадии и в 42—43% случаев на IIa стадии.

Гистологическое исследование конечностей у головастиков показывает, что дистальные части дифференцируются позже проксимальных. В то время, как на IIa стадии тазобедренный сустав уже образовался, в проксимальной части бедра скелет совершенно охрящевел, а мышцы развились в поперечнополосатые волокна, в области колена сустав еще не образовался, скелет еще не охрящевел полностью, а мышечные закладки еще только начинают дифференцироваться на волокна. Как указывалось мной^(7, 8) раньше, процесс регенерации конечностей происходит только при определенной степени гистологической дифференцировки конечностей. Таким образом данные предлагаемой работы можно объяснить тем, что регенерация на проксимальном уровне конечности происходит хуже, чем на дистальном, вследствие более высокой степени гистологической дифференцировки тканей.

Правая и левая парные конечности у головастиков обладают одинаковой регенерационной способностью. Однако, как уже указывалось выше, в известных случаях (5.6%) имеет место преобладание регенерации одной конечности по сравнению с другой. Этот факт пока трудно объяснить. Тем не менее его необходимо учитывать в практике проведения экспериментов по регенерации конечностей у головастиков. Этот факт заставляет проводить двойной контроль: учитывать процессы регенерации на парных конечностях у одного и того же индивидуума и процент регенерации парных конечностей в массе индивидуумов.

Последнее, что нужно отметить,—это то, что для сравнения результатов опытов по регенерации у головастиков необходимо учитывать условия содержания животных под опытом.

В ы в о д ы. 1. Процесс регенерации у головастиков *Rana temporaria* протекает на дистальном уровне задних конечностей лучше, чем на проксимальном. Это обусловлено повидимому тем, что гистологическая дифференцировка наступает в проксимальной части конечности раньше, чем в дистальной.

2. При ампутации в проксимальной части голени конечности у головастиков *Rana temporaria* утрачивают способность к регенерации на IIa стадии и неспособны к полной регенерации на IIb стадии.

3. Правая и левая задние конечности у головастиков обладают одинаковой регенерационной способностью. Однако приблизительно в 6% случаев регенерация правой конечности на IIb стадии происходит лучше, чем регенерация левой, и, наоборот, регенерация левой происходит лучше, чем регенерация правой.

4. На онтогенетические границы регенерационной способности оказывают влияние также условия содержания головастиков под опытом. Скученность животных, накопление продуктов выделения и недостаток кислорода понижают способность к регенерации.

Институт экспериментальной биологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
3 II 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. Barfurth, Roux' Arch., 1 (1884). ² R. A. Borssuk, Roux' Arch., 133 (1935). ³ E. Giacomini, Rend. R. Ac. Sc., 1-st, Bologna (1922). ⁴ P. Kammerer, Roux' Arch., 19 (1905). ⁵ Л. Д. Лиознер, Журн. exper. биол., 7 (1931). ⁶ Л. В. Полежаев, Биол. журн., 2 (1933). ⁷ Л. В. Полежаев, Арх. анат., гист. и эмбриол., 14 (1935). ⁸ L. W. Poléjaiev, Arch. d'anat. microscop., 32 (1936). ⁹ Т. М. Яковлева, Биол. журн., 7 (1938).