

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Ю. Ю. ШАКСЕЛЬ и Т. М. ИВАНОВА

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ОЧЕРКИ К ВОПРОСУ ПОЛЯРНОСТИ  
ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 17 X 1939)

В нашем сообщении о понятии полярности и конституции<sup>(3)</sup> мы показали, что явления так называемой полярности при регенерации могут быть объяснены только в связи с онтогенетическими процессами. Ссылаясь на предыдущие работы<sup>(1, 2, 4)</sup>, мы сообщаем о новых опытах с аксолотлями (*Siredon pisciforme* Shaw.) белой и черной расы от 4 до 7 месяцев (размером от 110 до 150 мм).

Опыт А. После экзартикуляции левой задней конечности производились ауто- и гетеропластические трансплантации отрезков (размером от 4 до 6 мм) из середины бедра в область экзартикуляционной раны: в контрольной серии с сохранением полярности отрезка (а) и в опытной серии после инверсии его полярности (б).

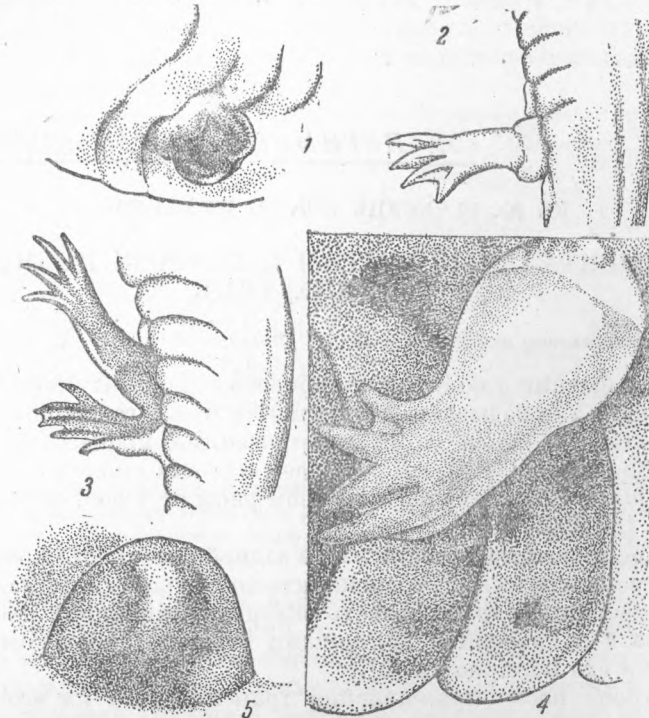
а) В контроле после приживления трансплантата на его свободном дистальном разрезе происходит регенерация дистальных частей. Гистологическое исследование показывает, что ткани трансплантата, частично сохраняясь, отграничиваются от тканей хозяина соединительно-тканной прослойкой, а на свободном конце переходят в новообразование. Следовательно, регенерация в данном случае происходит от дистальной раневой поверхности трансплантата.

б) В опытной серии приживление трансплантатов, которые были наложены на экзартикуляционную рану своей первоначально дистальной стороной, осуществляется медленнее и обычно сопровождается некрозом на свободных раневых поверхностях в более сильной степени, чем в контроле. В дальнейшем трансплантаты ведут себя различно, причем можно выделить следующие три предельных случая.

1. Свободная проксимальная поверхность трансплантата зарубцовывается, вследствие чего никаких новообразований не возникает (фиг. 1).

2. На свободном конце трансплантата происходит более или менее атипичная регенерация, которая протекает несколько медленнее, чем в контроле. Гистологическое исследование показало, что от дифференцированных тканей трансплантата сохраняется только кожа. В стадии регенерационной почки кожа трансплантата покрывает только дегенерирующие остатки, которые включены в массу бластемоподобных клеток. Регенерационная почка возникает отчасти благодаря увеличению индифферентных резервных клеток трансплантата и, главным образом, благодаря иммиграции их из тканей хозяина в область экзартикуляционной раны.

Регрессивный процесс дегенерации и прогрессивный процесс регенерации сначала сопутствуют друг другу, потом второй преобладает над первым. К подробностям о процессах, происходящих в тканях, мы вернемся в другом месте. Регенерация происходит от подлежащей области с вовлечением материала трансплантата. От трансплантата, в конце концов, сохраняется только кожа, которая покрывает проксимальную часть новообразования. Регенерат детерминируется подлежащей областью (фиг. 2).



- Фиг. 1.—Зарубцевавшийся отрезок конечности после гетеропластической трансплантации, с инверсией полярности, на экзартикуляционную поверхность.  
 Фиг. 2.—Регенерат, проросший сквозь отрезок конечности, реплантированный с инверсией полярности на экзартикуляционную поверхность.  
 Фиг. 3.—Химерический двойной регенерат после гетеропластической трансплантации отрезка конечности, с инверсией полярности, на экзартикуляционную поверхность.  
 Фиг. 4.—Регенерат после полярной гетеропластической трансплантации отрезка конечности на спину.  
 Фиг. 5.—Зарубцевавшийся отрезок конечности после трансплантации его, с инверсией полярности, на спину.

3. Приживление трансплантата осуществляется так, что часть экзартикуляционной раны остается свободной, вследствие чего регенерационный материал, накапливающийся в экзартикуляционной ране, раздваивается: одна часть его проникает в вышележащие ткани трансплантата, а другая часть вместе с индифферентными элементами трансплантата дает добавочное образование. Так возникают двойные регенераты химерического характера. Раньше в подобных случаях наблюдались так же тоекратные и четырехкратные образования. При гетеропластических трансплантациях (черный отрезок конечности на белом аксолотле) химерическая природа этих образований особенно отчетливо выявляется, и обнаруживается участие в новообразовании материала трансплантата и подлежащих тканей (фиг. 3). Гистологическим исследованием этих образований на различных стадиях и в завершенном состоянии обнаружено, что дифферен-

цированные ткани, за исключением кожи, уничтожаются и что имеет место сильный приток бластемы из тела хозяина к двум или нескольким местам образования зачатков, которые затем дифференцируются. Многократные образования сами по себе самостоятельны (как показывают их атипические особенности), но в совокупности они все же детерминированы подлежащей областью. От тела хозяина также происходит регенеративная иннервация, от которой зависит будущая подвижность новообразований.

**Опыт Б.** Ампутация конечности выше коленного сустава и реплантация отрезка, включающего коленный сустав, на остаток бедра с сохранением полярности реплантата (а) и после ее инверсии (б).

а) В контроле после приживления реплантата на его свободной дистальной раневой поверхности происходит регенерация дистальных частей. Новообразование является выростом от раневой поверхности реплантата. Процесс развития в данном случае соответствует тому, что наблюдалось в контроле предыдущего опыта—А а).

б) В опытной серии обнаружено, что никакой существенной разницы в сравнении с опытом А б) нет. Ткани реплантата подвергаются глубокому разрушению, завершающемуся рубцеванием последнего или регенерацией подлежащего остатка органа, регенеративные ткани которого прорастают сквозь кожную манжету реплантата. Кроме того наблюдаются двойные образования, причины возникновения которых те же, что и в опыте А б), 3. Все новообразования по форме и объему детерминированы остатком бедра и отличаются благодаря этому от контроля, где всегда образуются дистальные части, детерминированные имплантатом (голень и стопа).

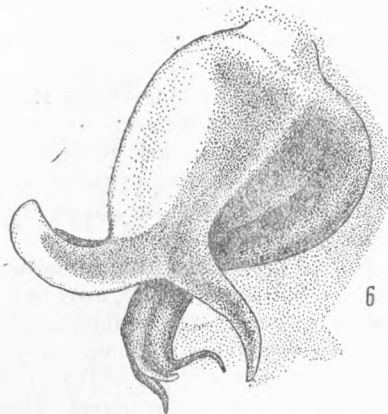
**Опыт В.** После ампутации левой конечности в середине бедра отрезок, содержащий коленный сустав, трансплантировался на спину, справа от плавника, с сохранением полярности трансплантата (а) и после ее инверсии (б).

а) В контроле после приживления трансплантата на его дистальной стороне регенерировали дистальные части конечности. Никакой регенеративной иннервации не было. Дифференцированные регенераты оставались лишенными функций и маленькими (<sup>4</sup>) (фиг. 4).

б) После приживления трансплантаты ведут себя различно, причем можно отметить следующие два предельных случая.

1. В трансплантате происходят регрессивные преобразования, которые заканчиваются рубцеванием свободной лежащей раневой поверхности. В результате остается маленькое остаточное образование из рубцовых тканей, покрытое кожей трансплантата (фиг. 5).

2. В трансплантате после первоначальных дегенеративных процессов наступают прогрессивные преобразования, которые при участии клеточного материала, происходящего из подлежащих тканей, приводят к неопределенным образованиям химерического характера. Подлежащая область хотя и поставляет материал, но не детерминирует. Собственные детерминирующие способности трансплантата после инверсии его полярности не приходят в действие (фиг. 6). Только в одном случае, когда трансплан-



Фиг. 6. Химерическое образование неопределенной формы после гетеропластической трансплантации отрезка конечности, с инверсией полярности, на спину.

тат соединялся с подлежащими тканями тонким стебельком, наблюдалось начало самодифференцировки.

Опыты Г. После отсечения проксимального (часть бедра с головкой сустава) и дистального (часть голени и стопа) концов экзартикулированной конечности средняя часть ее, содержащая коленный сустав и лишенная кожи, имплантировалась в корень хвоста в положении, перпендикулярном к позвоночному столбу; свободные концы имплантата находились на одном уровне с кожей хвоста. После приживления во всех случаях мы получили рубцевание обоих свободных концов имплантата. Однако этот результат нельзя рассматривать как окончательный, потому что в опытах, проведенных раньше, наблюдалось рубцевание первоначально проксимального конца и регенерация на первоначально дистальном конце отрезка конечности.

Результаты. При полярной имплантации отрезков конечности аксолотля, независимо от места имплантации, возникают регенераты на свободной раневой поверхности имплантата. Регенерация детерминруется имплантатом [опыты А а), Б а), В а)].

При инверсии полярности имплантируемых отрезков конечности наблюдается следующее.

После приживления трансплантатов имеет место, метафорически выражаясь, «борьба частей», которая в зависимости от условий в отдельных случаях заканчивается рубцеванием свободной раневой поверхности имплантата, вследствие чего новообразований не возникает (отсутствие регенерации: опыты А б), 1 и В б), 1 или после глубокого разрушения тканей трансплантата возникают химерические регенераты из недифференцированного материала трансплантата и подлежащей области, в соответствии с детерминирующим действием последней [опыт А б), 2 и А б), 3, Б б)]. В случае отсутствия детерминации со стороны подлежащей области возникают неопределенные образования [опыт В б), 2].

Онтогенетическая детерминация есть принужденный процесс. Поскольку она протекает последовательными актами, ее направление может быть изменено посредством внешних вмешательств. Взаимное расположение частей того или иного образования, его конституция, действует как фактор детерминации, независимо от того, сохраняется ли взаимное расположение частей или оно изменяется извне. Кроме конституции говорить еще о полярности излишне. То, что понимается как «регулятивная или даже финальная реверсия полярности», после оперативного перемещения частей не происходит.

Лаборатория механики развития  
Института эволюционной морфологии  
Академия Наук СССР

Поступило  
17 X 1939

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> J. Schaxel, Untersuchungen über die Formbildung der Tiere, I Teil, Berlin (1921). <sup>2</sup> Ю. Ю. Шаксель, ДАН, IV, № 3 и 4 (1934). <sup>3</sup> Ю. Ю. Шаксель и Т. М. Иванова, ДАН, XXV, № 6 (1939). <sup>4</sup> Ю. Ю. Шаксель и Г. Г. Шнейдер, ДАН, XXII, № 9 (1939).