

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Л. В. ПОЛЕЖАЕВ

**О ЗНАЧЕНИИ ЭПИТЕЛИЯ И МЕЗОДЕРМЫ ПРИ ПОТЕРЕ
РЕГЕНЕРАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ КОНЕЧНОСТЕЙ
У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 5 X 1939)

В своих прежних работах^{3, 4, 5} я изучал проблему потери и возобновления регенерационной способности целых конечностей у бесхвостых амфибий. В дальнейшем я расширил и углубил план работы, поставив вопрос о значении отдельных частей конечности и целого организма животного в указанных явлениях. Соответственно нормальному онтогенезу конечности и при регенерации мы имеем дело с четырьмя следующими основными частями: 1) эпителием; 2) мезодермой; 3) нервами; 4) общей гуморальной средой животного. О роли гуморальной среды сообщалось уже раньше⁶, о роли же нервов я сообщу позже особо. В настоящем я опишу эксперименты о значении эпителия и мезодермы при потере регенерационной способности конечностей у бесхвостых амфибий. Эксперименты производились путем пересадок тканей между способными и неспособными к регенерации животными: ксенопластически, когда в качестве первых брались хвостатые амфибии, а в качестве вторых бесхвостые амфибии, или гомопластически—различные стадии развития бесхвостых амфибий.

Ксенопластические пересадки. В 1935 г. кожа и мезодерма (мышцы, соединительная ткань и скелет) конечностей пересаживались между взрослыми лягушками (*Rana temporaria*) и большими аксолотлями (*Amblystoma mexicanum*). В 1938 г. такой же эксперимент был проведен между головастиками *Pelobates fuscus* и аксолотлями. После пересадки химерная конечность ампутировалась по трансплантату. Опыты оказались неудачными: трансплантаты или отпадали или вытеснялись тканями хозяина. В 1936 г. был проведен и частично опубликован⁶ эксперимент с пересадками эпителия и мезодермы зачатка конечности на стадиях нейрулы—хвостовой почки у тритонов, аксолотлей, *Rana esculenta*, *Bombina* и *Pelobates*, но и он в основном оказался неудачным. В 1939 г. было произведено большое количество пересадок (110 опытов) конечностей и их мезодермы и эпителия между маленькими аксолотлями (2—4 см в длину) и головастиками *Rana temporaria* с последующей ампутацией по трансплантату. Несмотря на хорошее приживание, конечности ни в одном случае не регенерировали, а в дальнейшем трансплантат вытеснялся тканями хозяина.

Опыт пятилетней (1935—1939 гг.) безуспешной работы убедил меня в том, что методом ксенопластики изучить поставленную проблему вряд ли удастся. Биохимические различия между тканями хвостатых и бесхвостых амфибий, как развитых, так и личинок, настолько велики, что регенерация конечностей и их частей при ксенопластических пересадках всегда тормозится.

Гомопластические пересадки. Эксперимент был проведен летом 1939 г. на головастиках *Rana temporaria* следующих стадий

развития: I стадия—задние конечности не имеют еще расчлененного сустава между бедром и голенью, пальчики имеют форму зубчиков; II стадия—бедро и голень образуют тупой угол, зачатки пальцев ясно выражены, конечности развиты слабо (IIa стадия) или хорошо и имеют большие размеры (IIb стадия); III стадия—бедро и голень развиты сильно и образуют острый угол, брюшко округло, передние конечности не заметны (IIIa стадия) или брюшко поджаро, передние конечности выдаются из-под оперкулярной мембраны (IIIb стадия); IV стадия—передние конечности прорезались наружу. По нашим данным (7), при ампутации в дистальной части голени конечности регенерируют полностью на I стадии в 90.7% случаев, на IIa стадии в 42.6%, регенерируют только частично на IIb стадии в 4.6% и вовсе не регенерируют, начиная с IIIa стадии.

Для выяснения роли мезодермы при утрате конечностью ее регенерационной способности был поставлен следующий опыт. У головастика на IIIa стадии отрезалась у тела задняя ножка, с которой снималась кожа и у которой ампутировалась дистальная часть по голени. Мезодерма (мышцы, соединительная ткань и скелет) бедра и голени пересаживалась под эпителий бока у основания правой задней ножки головастика I стадии. Таким образом в этом опыте (см. таблицу, серия У) мезодерма конечности, неспособной к регенерации, комбинировалась с эпителием головастика, способного к регенерации. В качестве контроля был поставлен следующий опыт (серия Ч), являющийся контролем одновременно и к остальным сериям опыта: мезодерма бедра и голени (без ступни) аутопластически пересаживалась под эпителий бока у основания правой задней ножки у головастика I стадии.

Для выяснения роли эпителия при утрате конечностью ее регенерационной способности были поставлены следующие опыты, в которых мезодерма конечностей, способных к регенерации, комбинировалась с эпителием конечностей, не способных к регенерации. Мезодерма бедра и голени (без ступни) I стадии пересаживалась под эпителий бедра головастикам II b стадии (серия ЛIIb) или IIIa стадии (серия ЛIIIa). Эти серии опытов имели тот недостаток, что мезодерма I стадии испытывала на себе помимо влияния эпителия IIb и IIIa стадий также влияние гуморальной среды этих стадий, которая тормозит регенерационный процесс (1, 2, 9). Поэтому была проведена еще одна серия опытов (серия Ц). Головастикам I стадии на спину пересаживалась кожа конечностей IIb и IV стадий, а через сутки после приживания под пересаженную кожу (в середине ее) аутопластически пересаживалась мезодерма бедра и голени (без ступни) конечностей I стадии. Таким образом мезодерма I стадии в гуморальной среде головастика I стадии комбинировалась с эпителием кожи конечностей IIb и IV стадий.

Во всех сериях опытов незначительная часть мезодермы, находящаяся наружи, в течение суток покрывалась окружающим ее эпителием, а в течение последующих 2—4 суток сильно гиперемировалась. Приживление трансплантатов происходило хорошо.

Результаты опыта сведены в таблице, в которой добавлены еще данные по регенерации конечностей на I стадии при простой ампутации их в дистальной части голени (серия К) и при ампутации их на том же уровне и одновременной аутопластической пересадке (серия Н).

К полной регенерации причислялись те случаи, когда регенерировала целая типическая 3—5-палая ножка, к частичной регенерации—те случаи, когда регенерировали атипические или 2-палые ножки, и к отсутствию регенерации—те случаи, когда на ампутационной раневой поверхности регенерировала только кожа или неспределенные небольшие выросты.

Из данных таблицы можно заключить о следующем. При аутопласти-

Серия опыта	Род операции	Было прооперировано	Неудачные операции	Зафиксировано на ранних стадиях	Осталось для учета	Нет регенерации		Частичная регенерация		Полная регенерация	
						Количество случаев	%	Количество случаев	%	Количество случаев	%
К	Ампутация ножки в дистальной части голени на I стадии	156	—	—	156	3	1.6	1	0.5	152	97.8
Н	Аутопластическая пересадка ампутированной ножки на I стадии	57	—	—	57	3	5.3	1	1.7	53	93.0
Ч	Аутопластическая пересадка мезодермы ножки на I стадии под эпителий	68	—	—	67	1	1.5	12	17.9	54	80.6
У	Пересадка мезодермы ножки IIIa стадии под эпителий головастику I стадии	48	—	3	45	45	100.0	—	—	—	—
ЛШб	Пересадка мезодермы ножки I стадии под эпителий головастику Шб стадии	30	—	1	29	20	69.0	4	13.8	5	17.2
ЛШа	Пересадка мезодермы ножки I стадии под эпителий головастику IIIa стадии	21	—	2	19	17	89.5	—	—	2	10.5
Ц	Аутопластическая пересадка мезодермы ножки I стадии под пересаженный эпителий Шб и IV стадий	35	3	—	32	26	81.3	5	15.6	1	3.1

ческой пересадке мезодермы ножек у головастиков на I стадии регенерация происходит несколько хуже, чем при аутопластической пересадке и одновременной ампутации целых ножек (мезодермы с эпителием) на той же стадии. Это ухудшение обусловлено повреждением мезодермы при ее изоляции от эпителия, которую трудно произвести на I стадии. Интересно, что образование частичных регенератов как в этих, так и в прежних моих опытах⁽⁸⁾ всегда было связано с уменьшением количества активной мезодермы в ампутационной раневой поверхности. Можно предположить, что регенерация конечностей у головастиков совершается мозаично и несколько иначе, чем у хвостатых амфибий.

Конечности не регенерируют в 1.5% случаев при аутопластической пересадке мезодермы I стадии под эпителий (серия Ч), в 100% при пересадке мезодермы IIIa стадии под эпителий головастикам I стадии (серия У), в 81.3% при аутопластической пересадке мезодермы I стадии под пересаженный эпителий IIIb и IV стадий (серия Ц), в 89.5% при пересадке мезодермы I стадии под эпителий головастикам IIIa стадии (серия ЛIIIa) и в 69.0% при пересадке мезодермы I стадии под эпителий головастикам IIIb стадии (серия ЛIIIb). Эти данные позволяют заключить, что регенерационная способность конечностей утрачивается благодаря изменению свойств и мезодермы и эпителия, а также и благодаря изменению свойств гуморальной среды^(1,2,9). Изменения в мезодерме на IIa стадии обратимы и сводятся к продвижению вперед ее гистологической дифференцировки, а на IIIb стадии уже необратимы и сводятся к изменению свойств ее клеток—цитологической дифференцировке⁽⁸⁾. Изменения в эпителии носят прогрессивный характер на IIIb, IIIa, IIIb и IV стадиях и, повидимому, сводятся к потере способности его вступать с мезодермой в ту связь, которая определяет накопление мезодермальных клеток в зачатке. Тормозящее регенерацию действие гуморальной среды ясно обнаруживается на IIIa стадии⁽⁹⁾ и, повидимому, проявляется уже на IIIb стадии^(1,2). Роль нервной системы при потере регенерационной способности еще не установлена. Не исключено, что конечности у головастиков могут регенерировать без участия нервной системы. Вопрос о том, могут ли изменяться свойства эпителия и мезодермы при потере регенерационной способности конечности независимо от изменений гуморальной среды, еще не решен.

В связи с настоящими данными приходится сделать вывод, что проблема возобновления регенерационной способности конечностей у головастиков усложняется, так как потеря этой способности связана с изменениями общей гуморальной среды животного и с изменением свойств мезодермы и эпителия конечностей.

В ы в о д ы. 1 Регенерационная способность конечностей у головастиков во время метаморфоза утрачивается в связи с прогрессирующим изменением свойств и мезодермы и эпителия конечностей.

2. Потеря регенерационной способности конечностей связана также с изменениями общей гуморальной среды животного^(1,2,9). Роль нервной системы в этом процессе пока еще достаточно не изучена.

Институт экспериментальной биологии
Академия Наук СССР

Поступило
19 IX 1939

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Р. А. Борсук, Тр. ин-та экспер. морфоген., 3 (1935). ² Р. А. Борсук, Тр. ин-та экспер. морфоген., 5 (1936). ³ Л. В. Полежаев, Биол. журн., 2 (1933). ⁴ Л. В. Полежаев, Арх. анат., гист. и эмбриол., 14 (1935). ⁵ L. W. Poléjaïev, Arch. d'Anat. microscop., 32 (1936). ⁶ Л. В. Полежаев, ДАН, IV (XIII), № 8 (1936). ⁷ Л. В. Полежаев, ДАН, XXII, № 9 (1939). ⁸ Л. В. Полежаев, ДАН, XXII, № 9 (1939). ⁹ Л. В. Полежаев и Г. И. Гинцбург, ДАН, XXIII, № 9 (1939).