

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. Б. КОРОБОВА

**РЕГЕНЕРАЦИЯ ОРГАНА ПОСЛЕ ИНВЕРСИИ ЕГО
ПОЛЯРНОСТИ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 26 I 1947)

Рядом экспериментальных работ показано, что регенерация конечностей и хвоста у амфибий может совершаться после извращения полярности регенерирующего органа, т. е. в направлении, противоположном нормальному. Авторы указанных работ (2-4) утверждают, что образующийся в таких условиях регенерат представляет собой зеркальное отражение остатка органа. Если, например, ампутация была произведена в средней части бедра, то в проксимальном направлении регенерирует такой же участок бедра, как и остающийся дистальный, а вслед за ним — голень и стопа. Таким образом, создается впечатление, что от одной поверхности разреза в обоих направлениях могут регенерировать лишь те части, которые расположены дистальнее ее. Это явление объясняют (1) тем, что потенции к регенерации органов позвоночных строго ограничены. То, что расположено проксимальнее уровня ампутации, не может быть восстановлено; даже если создать условия для регенерации в этом направлении, возникают только те части, которые расположены в норме дистальнее уровня ампутации.

Это укоренившееся в литературе представление вызывает серьезные сомнения. Возникающие регенераты не были достаточно детально изучены для того, чтобы можно было делать столь ответственные заключения.

Сомнения в справедливости рассматриваемых выводов базируются на несомненном наличии как морфологической, так и физиологической поляризованности в тканях и клетках остатка органа. Из этого естественно вытекает предположение, что и формообразовательные потенции этих элементов должны в разных направлениях проявляться различно.

С целью проверки предыдущих опытов по гетерополярной регенерации и более точного изучения строения получаемых регенератов была поставлена настоящая работа.

Подопытным материалом служили аксолотли черной расы. Операция производилась следующим образом: на левой задней конечности от середины бедра до дистальной части голени снималась кожная манжетка. Пальцы и частично плюсна ампутировались. Хвост животного прокалывался тонким ланцетом поперечно у основания, и через образовавшееся отверстие проводился пинцет, которым оперируемая конечность захватывалась и протаскивалась через отверстие поперечно через мышцы хвоста.

По бокам имплантата накладывались швы. После приживления (10—15 дней) согнутая конечность перерезалась так, что на левой

стороне оказывалась раневая поверхность проксимальной части конечности, именно, — разрезанное бедро. Развившиеся регенераты (через 4—5 месяцев) фиксировались жидкостью Ценкера. Органы, залитые в парафин, разлагались сериально на срезы, которые окрашивались по Маллори. При помощи аппарата Эдингера была произведена графическая реконструкция скелета регенератов. Под опытом было 80 аксолотлей.

Регенерация наблюдалась как в дистальном, так и проксимальном направлениях одновременно. Почти во всех случаях развились сформированные конечности. Типичность их строения вполне достаточна



Рис. 1

для того, чтобы сделать определенные выводы. На рис. 1 представлена реконструкция скелета регенератов аксолотля № 19. Справа изображен регенерат дистальной стороны конечности, слева — проксимальной. Пунктиром обозначены границы старых костей имплантата. Скелет имплантированной конечности представлен

участком бедра, костями голени и 5 тарзальными костями.

Тарзальные кости регенерировали, с ними соединились еще 4 вновь развившиеся тарзальные кости, с которыми сочленяются 4 пальца.

Представляющий для нас особый интерес регенерат проксимальной стороны имплантата является почти типичной конечностью. Старое бедро регенерировало, с ним сочленяются 2 кости голени, вслед за которыми следует 8 тарзальных костей и 5 пальцев, 1 из которых имеет 3 фаланги, 3 имеют по 2 и 1 представлен 1 фалангой.

Только незначительные отклонения от строения нормальной конечности не позволяют говорить о совершенно типичном строении регенерата. Эти отклонения заключаются в недостатке 1 тарзальной кости (8 вместо 9) и 1 фаланги во 2-м пальце.

Вряд ли имеется потребность в подробном описании всех полученных регенератов, так как их строение отличается редким образом. Во всех случаях регенерационный процесс привел к образованию регенератов как с дистальной, так и проксимальной сторон имплантата.

Везде наблюдалось развитие сформированных конечностей. Отдельные случаи несколько варьируют, но существенно ни один не отличался от только что рассмотренного.

Возможность развития гетерополярных регенератов была установлена рядом авторов и не вызывает сомнений. В этом отношении настоящие данные являются только подтверждением известного факта. Но интересующий нас вопрос о зеркальном отражении регенератом строения остатка органа получает здесь иное освещение. С этой точки зрения особый интерес приобретает то, на каком уровне по длине бедра проведена ампутация и какая часть бедра при этом регенерировала. Если при регенерации в проксимальном направлении возникают регенераты, зеркально отражающие строение ампутированного органа, то при ампутациях на различных уровнях должны возникать органы с таким строением, какое изображено на рис. 2.

В связи с этим при постановке опытов было обращено внимание на размеры участка бедра, остающегося после ампутации. Разрез имплантированной в ткани хвоста конечности проводился таким образом, чтобы имплантат содержал участки бедра разной величины. Различалось 3 группы опытов, в зависимости от уровня ампутации, — регенерация инвертированной конечности: а) от середины бедра, б) от проксимального участка бедра, в) от его дистального участка.

Существенных отличий в строении дистальных сегментов регене-

рирующих в проксимальном направлении конечностей не наблюдалось, в связи с чем можно фиксировать внимание только на соотношении размеров участков старого и регенерировавшего бедра.

На рис. 3 приведены реконструкции только элементов бедра трех регенератов соответственно трем вариациям экспериментов. У аксолотля № 41 ампутация была произведена в средней части бедра. Размеры бедра гетерополярной конечности соответствуют размерам регенерирующей половины старого бедра. В данном случае регенерат может быть определен как зеркальное отражение остатка органа. Регенерат аксолотля № 47 относится к группе б, где производилась ампутация по проксимальному участку бедра (на рисунке участки старой кости заштрихованы). Ампутацией был удален только проксимальный эпифиз с небольшим прилежащим участком диафиза. В слу-

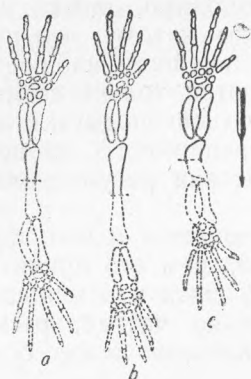


Рис. 2

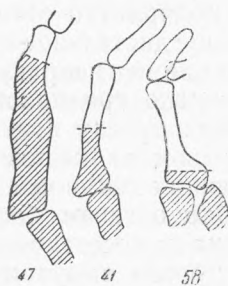


Рис. 3

чае зеркального отражения должен был бы образоваться большой участок бедра, на самом же деле развившийся регенерат обладает небольшими размерами и в общем соответствует по величине удаленному. Создается впечатление, что регенерировавший участок дополнил до первоначальных размеров поврежденное ампутацией бедро. Регенерат аксолотля № 58 относится к группе в, где ампутация производилась ближе к дистальному концу бедра. На реконструкции видно, что развившиеся скелетные элементы также не соответствуют ожидаемому в случае зеркального отражения (ср. с рис. 2, с). Вместо образования небольшого участка, повторяющего форму и размеры остатка старого бедра, здесь развился большой отрезок бедренной кости, т. е. поврежденная ампутацией кость дополнена регенератом до своих нормальных размеров.

Строение полученных регенератов не согласуется с утверждением о развитии в гетерополярном регенерате только тех элементов, которые в норме находятся дистальнее уровня ампутации. Сравнение регенератов, полученных после ампутации на разных уровнях бедра, показывает, что они не являются простым повторением поврежденного сегмента. Развивающиеся участки дополняют регенерирующий сегмент до нормальных размеров. Регенераты группы в, восстанавливая нормальные размеры бедра, безусловно обладают не только элементами, располагающимися дистальнее уровня ампутации. Дистальнее этого уровня находился только эпифиз бедренной кости, а регенерировавший участок представляет почти целое бедро. Следовательно, здесь произошло развитие элементов бедра, в норме расположенных проксимальнее уровня ампутации.

На основании этих данных, очевидно, можно сделать вывод, что регенерационный процесс, совершающийся после инверсии полярности

конечности, восстанавливает дефект поврежденного сегмента. Происходит развитие утраченных частей. Иначе говоря, непосредственно примыкая к остатку органа, развиваются не части, расположенные дистальнее уровня ампутации, а наоборот, отсутствующие проксимальные элементы. Следовательно, в непосредственной близости к раневой поверхности не происходит инверсии полярности. Регенерационные потенции тканевых компонентов проявляются без какого бы то ни было извращения, обеспечивая развитие утраченных частей. Полученные в этой работе данные, повидимому, служат подтверждением высказанному вначале предположению, что регенерационные потенции в своем проявлении характеризуются определенной поляризованностью.

Делая вывод об ошибочности представления о полной инверсии полярности в процессе регенерации, необходимо, однако, подчеркнуть, что все вышесказанное относится только к тому, что происходит в пределах поврежденного сегмента. В дальнейшем наблюдается инверсия общей полярности органа — развиваются только сегменты конечности, лежащие дистальнее поврежденного (цейгоподиум и аутоподиум). Это изменение в направлении регенерационного процесса можно объяснить только предположением о действии регуляционных процессов, присущих органу в целом.

Общий вывод из нашей работы заключается в том, что потенции регенерирующих органов амфибий шире, чем это принято было думать. Подобно органам беспозвоночных, хотя и в меньшей степени они способны к восстановлению не только частей, расположенных дистальнее уровня ампутации, но и тех, которые лежат более проксимально.

Второй
медицинский институт,
Москва

Поступило
26 I 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ M. Abellos, La régénération et les problèmes de la morphogénèse, Gauthier-Villars, Paris, 1932. ² H. Burchardt, Roux'Arch., 12 (1930). ³ L. Gräper, Roux'Arch., 51 (1922). ⁴ М. И. Ефимов, Биол. журн., № 2 (1933).