

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. Н. СТУДИТСКИЙ

**ГИСТОМОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ОБРАЗОВАНИЕ  
ДОБАВОЧНЫХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПРИ ВНУТРЕННИХ  
ПОВРЕЖДЕНИЯХ СКЕЛЕТА У АКСОЛОТЛЯ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенom 12 II 1948)

Для исследования взаимоотношений между гистогенетическими и формообразовательными процессами мною были предприняты опыты с нанесением внутренних повреждений в конечностях аксолотля. Я исходил из предположения, что в данной постановке опытов регенерация будет протекать исключительно за счет разрастания поврежденных тканей, так как главное условие органотипической регенерации — свободная раневая поверхность — будет отсутствовать.

Результаты опытов, в соответствии с имеющимися в литературе данными (4), показали, что, действительно, восстановление поврежденных внутренних частей конечности происходит не путем образования регенерационной бластемы с ее последующей детерминацией, а на основе формообразовательной деятельности тканей, выражающейся в виде гистоморфогенезов (3). Оказалось, что скелетная ткань восстанавливается за счет раздраженной надкостницы, а мышцы развиваются из миобластов и миосимпластов, возникающих из распадающихся мышечных волокон. Регенерировавшие части скелета отличаются от нормальных и от восстанавливающихся органотипически частей как по форме, так и по структуре. Уподобление новообразованных частей утраченным полностью не достигается, хотя и происходит некоторая перестройка в связи с приспособлением к функции.

Данные опыты отчетливо показывают, что, наряду с детерминационным механизмом восстановления утраченных частей организма, существует механизм тканевой регуляции, действующий на основе формообразовательных свойств тканей. Эти формообразовательные свойства проявляются и при органотипической регенерации — в виде процессов эпителизации раневой поверхности, накопления клеток в бластеме, осуществления связей новообразованных тканей со старыми и врастания кровеносных сосудов и нервов в регенерат. Это гистоморфогенетические процессы, подчиненные оргоанообразованию.

Возникает вопрос, насколько велика степень этого подчинения. Механизм детерминации, действующий при органотипическом восстановлении удаленной конечности у аксолотля, по одним данным (1) вовлекает в процесс формообразования мезодермальные ткани остатка органа, по другим (2) — формирует новообразующиеся мышцы и скелет заново, из клеток регенерационной бластемы. Если правильна первая точка зрения, то детерминационный механизм, очевидно, в состоянии преодолеть тенденции поврежденных тканей к гистотипическому или, вернее, к гистоморфогенетическому развитию. Если же справедлива вторая точка зрения, то, очевидно, факторы, детерминирующие формо-

образование регенерата, недостаточны для организации специфических тканей, хотя бы и представленных в виде камбиальных элементов.

Некоторую ясность в поставленный вопрос вносит наблюдение над развитием добавочных конечностей при гистотипической регенерации внутренних повреждений. Если удалить у аксологля проксимальную часть плечевой кости (рис. 1, А), то на месте повреждения за счет раздраженной надкостницы возникает хрящевое образование, по форме и структуре существенно отличающееся от удаленной части, но функционально вполне ее замещающее. Это типичный феномен тканевой регу-

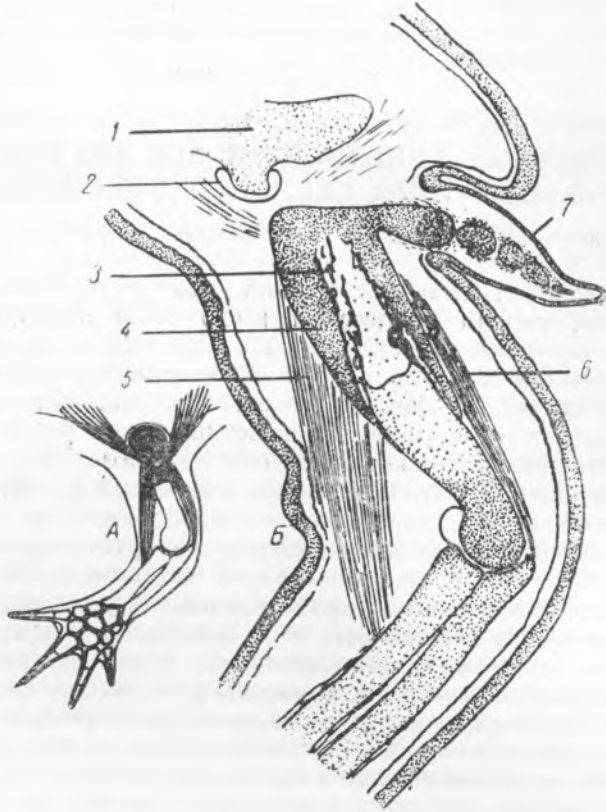


Рис. 1. А — схема опыта. Черным изображены удаленные части скелета и мускулатуры. Б — полусхематическое изображение результатов опыта (по серии последовательных срезов). 1 — плечевой пояс, 2 — заросшая суставная сумка, 3 — остаток поврежденной плечевой кости, 4 — хрящевой регенерат удаленной части, 5 и 6 — мышцы, подрастающие к новообразованному хрящу по линиям натяжения, 7 — новообразованная добавочная конечность

ляции, в котором отсутствует детерминация формообразования. В некоторых случаях этот процесс усложняется развитием добавочных конечностей, которые возникают в области повреждения в виде маленькой лапки с 2—3 пальцами. Гистологическое исследование показывает, что добавочная конечность спустя 2 месяца после операции представляет вытянутый стержень, по оси которого развиваются хрящевые зачатки скелета. Несмотря на незавершенное формообразование, в конечности представлены все тканевые элементы: дифференцирующиеся скелетная, мышечная и сосудистая ткани и нервные волокна (рис. 1, Б).

Очевидно, в данном участке, в результате процессов восстановления поврежденных тканей создались условия для органообразования.

Началось развитие конечности, обеспеченное тем механизмом, которого лишены регенерирующие ткани. Этот механизм — детерминация формообразования. Развивающиеся хрящевые части проявляют типичные признаки детерминированного развития. Каждый хрящевой зачаток имеет вид сфероидального тела с хорошо выраженным камбиальным периферическим слоем. Оси хрящевых клеток ориентированы тангенциально поверхности зачатка. По сторонам осевого скелета располагаются зачатки мышц — сгибателей и разгибателей, образующих сгущения в каждом развивающемся сегменте конечности. Здесь обнаруживаются различные стадии развития поперечнополосатых мышечных волокон — от недифференцированного миобласта до новообразованного миона с типичным расположением ядер и миофибриллами в саркоплазме.



Рис. 2. Последовательные срезы через область регенерации добавочной конечности

Отношение скелетных и мышечных частей добавочной конечности к регенерирующим тканям основного органа не оставляет сомнений в том, что детерминационный процесс вовлек в развитие добавочной конечности специфические тканевые элементы. Первый сегмент хрящевого скелета добавочной конечности представлен выростом хрящевой ткани, регенерировавшей на месте удаленной части плечевой кости (рис. 2). По расположению и ориентации хрящевых клеток видно, как беспорядочное их распределение постепенно переходит в типичное для формирующегося зачатка закономерное размещение. Оси клеток располагаются тангенциально поверхности зачатка подобно тому, как они размещаются в дистальных сегментах скелета добавочной конечности.

Ткани вокруг хрящевого выроста, переходящего в скелет добавочной конечности, сильно васкуляризированы. Сосуды отличаются характерным для эмбрионального развития лакунарным строением и переполнены эритроцитами. Сеть сосудов переходит и в добавочную конечность.

Органообразование привлекает поток миобластов, выходящих из регенерирующих мышц. Повреждение, которое наносится при операции, разрушает дистальные части сгибателей и разгибателей плеча, и проксимальные — сгибателей и разгибателей предплечья (рис. 1, А). Восстановление мышц происходит за счет миобластов и миосимпластов, устремляющихся по линиям натяжения к новообразующейся хрящевой головке плечевой кости (рис. 1, Б). Очевидно, в процесс образования добавочной конечности вовлекаются потоки миобластов, подрастающие к месту повреждения. На срезах можно найти все переходные стадии превращений мышечных элементов — клетки, отщепляющиеся от мышечного симпласта, и свободные миобласты, заметные среди других клеток по отростчатой форме тела и волокнистому строению прото-

плазмы, миобласты, организующиеся вокруг хрящевых элементов, и мионы, приобретающие характерное для мышечных волокон строение. Мышечная система новообразующейся конечности, по крайней мере в проксимальной ее части, несомненно является непосредственным производным регенерирующей мускулатуры. Об иннервации регенерата свидетельствует мощный поток шванновских клеток, отходящий от основного нервного ствола поврежденной конечности в добавочную конечность.

Таким образом, в условиях данных опытов создаются предпосылки для использования в формообразовательном процессе тканевых элементов, возникающих в результате повреждения скелета и мускулатуры. Детерминационный механизм вовлекает в формообразование специфические ткани. На основании изложенных данных можно высказать предположение, что и при типичной регенерации сложных органов возможно использование миобластов и камбиальных элементов скелета в качестве специфических строительных материалов. С другой стороны, эти данные, как мне кажется, проливают свет на проблему происхождения регенерационной способности. Если считать ее приспособительной реакцией организма, возникающей в условиях частой повреждаемости органа, то основой, на которой она возникает, следует, по-видимому, считать механизм заживления ран. Этот механизм включает элементарные реакции тканей на повреждения — гистоморфогенезы, которые в результате детерминации формообразования вовлекаются в поток органообразовательных процессов.

Институт эволюционной морфологии  
им. А. Н. Северцова  
Академии Наук СССР

Поступило  
12 II 1948

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Казанцев, Тр. лаб. эксп. зоол. и морф. жив. АН СССР, 3 (1934).  
<sup>2</sup> Л. В. Полежаев, Основы механики развития позвоночных, 1945. <sup>3</sup> А. Н. Студитский, Журн. общ. биол., 8 (1947). <sup>4</sup> W. Böhmel, Arch. Entw.-Mech., 115 (1929).