

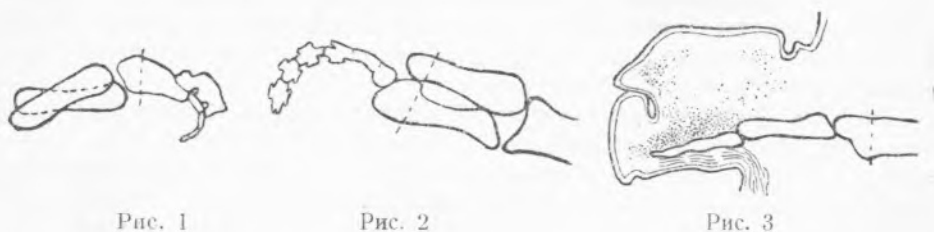
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. Б. КОРОБОВА

ИССЛЕДОВАНИЕ БОКОВОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ ХВОСТА *URODELA*

(Представлено академиком Л. А. Орбели 2 IX 1947)

Роль структуры остатка органа в регенерационном процессе изучалась, в частности, путем наблюдения регенерации от боковой поверхности. Регенерационные потенции боковой поверхности конечности тритона исследовались Л. В. Полежаевым (4), Г. Вендельштадт (1) и др. Почти все имеющиеся данные говорят о невозможности процесса такого рода, причем во всех работах оставалось еще много неясного. Желание получить материалы для выяснения этого вопроса побудило нас провести предлагаемое исследование.



В качестве подопытного материала были использованы гребенчатые тритоны. Была применена имплантация конечностей поперечно сквозь мышцы хвоста. Эта методика применялась и описана нами при исследовании регенерационного процесса от проксимальной раневой поверхности, т. е. инверсной регенерации. При продергивании конечности сквозь мышцы хвоста нарушается целостность хвостовых тканей; на боковой поверхности хвоста, непосредственно вокруг имплантированной конечности, оказываются поврежденные тканевые компоненты (главным образом мускулатура и кожа), при этом нарушается их нормальное расположение по продольной оси тела. Мы рассчитывали получить таким путем развитие регенератов от боковой поверхности хвоста.

Под опытом было 30 тритонов. Развитие регенератов наблюдалось в 12 случаях, причем ни в одном случае регенерат не обладал типичным строением конечности. Сформировавшиеся регенераты (через 3—4 месяца) фиксировались жидкостью Ценкера, разлагались сериально на срезы и окрашивались по Маллори. Готовые препараты реконструировались графически при помощи аппарата Эдингера.

Как уже указывалось, регенераты имели вид более или менее бесформенных недифференцированных выростов, как, например, регенерат тритона № 11, графическая реконструкция скелета которого представлена на рис. 1. Регенерация происходила в проксимальном направлении имплантированной конечности. Регенерат бедренной кости имплантата

сочленяется с расположенными в ряд 4 мелкими косточками, строение которых характерно для фаланг пальцев.

С другой, краниальной стороны регенерировавшее бедро несколько короче. К нему причленялась одна большая кость, имевшая форму хорошо развитого позвонка. Три отростка этого позвонка соединялись с метатарзальной костью регенерировавших рядом костей аутоподия. Строение скелетных элементов этого регенерата представляет несомненный интерес; в одном регенерате находятся в тесной связи кости двух различных органов. Соединение элементов конечностного и хвостового типа дает отчетливую картину химерного органа. В этом случае мускулатура имплантата подверглась значительной резорбции, установить связь ее с мускулатурой регенерата не удается. Только местами, со стороны регенерата с развившимися конечностными элементами, эта связь проявляется в виде прорастания отдельных мускульных волокон. Вокруг развившегося позвонка имелось значительное скопление ткани, характерной для плавника хвоста (лофиодерма), и разбросанные в ней отдельные мышечные волокна. Расположение этих волокон характерно для сегментированных хвостовых мышц.

Регенерат тритона № 4 также имел вид недифференцированного выроста. В данном случае регенерация совершалась от дистального участка имплантированной конечности, т. е. регенерат был гомополярным. На рис. 2 представлена графическая реконструкция скелетных элементов этого регенерата. От одной из костей голени регенерировала удлиненная кость с наметившимся разделением на две части. Вслед за ней располагаются 4 позвонка, каждый из которых имеет дуги. На гистологических срезах вокруг позвонков видны лофиодерма и мышцы, сегментированные типично для хвоста. У основания регенерата на ряде срезов отчетливо видны прорастание мышц хвоста в регенерат и их связь с мускулатурой регенерата.

Во всех случаях регенерации имплантированных конечностей у тритонов наблюдалось вовлечение в регенерационный процесс тканей хвоста, как это видно в приведенных двух случаях. Результатом было возникновение химерных органов. Обнаруживается связь между прорастанием хвостовых мышц и развитием скелета хвостового типа; несомненно, что для его возникновения связь со скелетными элементами хвоста отнюдь не является необходимой. Имплантация конечности производилась ниже позвоночного столба, последний оставался неповрежденным, и без всякой связи с ним развивался скелет хвостового типа, но во всех случаях присутствие в регенерате хвостовой мускулатуры оказывалось обязательным.

Наблюдаемое развитие химерных органов у тритонов говорит о возможности боковой регенерации. Ткани хвоста, главным образом мускулатура, поврежденные во время операции, могут принять участие в регенерационном процессе и дать развитие образований хвостового типа с латеральной поверхности органа. Но, говоря о боковой регенерации, следует тут же отметить, что речь идет только об органе в целом. Если внимательно проследить расположение хвостовых мышц в местах операции, то оказывается, что мускульные волокна, тянущиеся по продольной оси хвоста, изменили свое нормальное положение. Непосредственно около имплантированной конечности эти волокна повернулись, и в результате на раневой поверхности оказались те же участки волокон, которые были бы повреждены в случае поперечной ампутации. Иначе говоря, регенерация мускульных волокон совершалась здесь в направлении их продольной оси, и нет оснований говорить об их боковой регенерации. Можно предположить, что регенерационные способности гистологических элементов могут проявляться только в направлении одной продольной оси. Регенерация органа, в данном случае хвоста, в лате-

ральном направлении возможна в случае изменения нормального расположения волокон. Полюсы волокон, служащие источником регенерации, должны быть повернуты на 90° к своему обычному положению, т. е. возможна боковая регенерация органа, но невозможно проявление потенциалов гистологических элементов к формообразованию в этом направлении. Имеющиеся в литературе и полученные нами данные не дают ответа на вопрос, могут ли эти потенциалы проявляться не только в направлении одной главной оси.

Совершенно аналогичные опыты, поставленные на аксолотлях, дали иной результат: во всех случаях наблюдалось развитие в регенератах элементов только конечностного типа. Этот факт, повидимому, связан с различным поведением мускулатуры. Гистологическое исследование показало, что распад конечностной мускулатуры у тритонов происходил более интенсивно. В результате сохранялось только незначительное количество ее, и на раневой поверхности оказывались почти исключительно мускульные волокна хвоста. Мускулатура конечностей аксолотлей сохранялась значительно лучше и занимала образовавшуюся раневую поверхность. Хвостовые мышцы, поврежденные внутри хвоста, не имели здесь свободного выхода. Если дело в том, что мускулатура конечностей аксолотлей оказалась более стойкой и лучше переносила последствия травмы, тем самым препятствуя проявлению формообразовательных способностей мускулатуры хвоста, то надо ожидать, что отсутствие в имплантате мышц конечности приведет к развитию у аксолотлей таких же хвостоподобных органов. Имплантация в хвост только скелета конечности должна создать необходимые для этого условия.

Наряду с непосредственно интересующим нас вопросом о возможности боковой регенерации, развитие хвостоподобных органов затрагивает и другие вопросы, связанные с взаимоотношением тканевых компонентов регенерирующего органа. Изучение формообразовательных потенциалов тканей остатка органа было проведено в работах М. А. Воронцовой⁽²⁾ и Л. Д. Лиознера⁽³⁾. Воронцовой было показано, что мускулатура конечности или хвоста, будучи перенесена в чужеродное окружение, вовлекает окружающие ткани в регенерационный процесс, причем эти ткани изменяют направление своего развития.

В наших опытах мы находим подтверждение этому положению. Химерные органы обладают скелетными элементами хвостового типа, что говорит об изменении направления развития скелетных элементов конечности под влиянием окружающей хвостовой мускулатуры. Лиознером показано, что скелетные элементы также оказывают специфическое влияние на направление регенерации органа, изменяя его в соответствии со своим происхождением. Специфичность влияния скелета конечности на ткани хвоста в его работах не исследовалась. Таким образом, производя имплантацию скелета конечности в мышцы хвоста, мы получаем возможность проследить влияние, оказываемое скелетными элементами конечности на хвостовую мускулатуру.

Для опыта было использовано 15 аксолотлей. Бедро задней конечности тщательно очищалось от мышц, и затем бедренная кость имплантировалась в мышцы хвоста поперечно, как и в предыдущей серии опытов. В результате регенерации ни в одном случае не наблюдалось развития конечностей. Регенераты представляли собой недифференцированные выросты, в отдельных случаях имевшие сходство с образованиями, наблюдавшимися у тритонов. Во всех регенератах скелет был развит слабо, в связи с чем были сделаны также реконструкции окружающих тканей, и по отдельным срезам восстановлены внешние границы регенератов. Общая реконструкция одного из регенератов представлена на рис. 3. Широкий вырост довольно причудливой формы только с одной стороны содержит скелетные элементы, связанные с

имплантированной бедренной костью. Вслед за первой костью, которую можно рассматривать как одну из костей голени, располагается одна удлиненная тонкая кость, поперек которой в трех местах намечаются перетяжки. Подобные структуры характерны для ранних стадий развития скелета регенерирующего хвоста, и поэтому, несомненно, можно здесь говорить о довольно типичном для хвоста строении регенерата. С одной стороны этой кости лежит небольшая прослойка сегментированных мышц, вся остальная часть регенерата заполнена лофиодермой.

В большинстве случаев настоящей серии мускулатура хвоста не приняла участия в образовании регенератов. Ее поврежденные части зарубцевались, положение волокон сохранилось нормальное, по продольной оси хвоста. Только у основания регенерата, представленного на рис. 3, с его каудальной стороны можно обнаружить несколько мускульных волокон хвоста, изогнутых в направлении регенерата. И только в этом случае в регенерате оказались хвостовые мышцы; на отдельных срезах можно обнаружить их связь с мышцами хвоста, изменившими свое нормальное положение.

Повидимому, на основании полученных данных можно прийти к заключению, что регенерация возможна только в направлении одной оси. Это ясно в отношении мускулатуры, но не может быть сказано о соединительной ткани, строение которой таково, что трудно установить направление осей ее клеток. Мышечные волокна располагаются по продольной оси хвоста; везде, где регенерат обладал хвостовыми мышцами, у основания его отчетливо была видна их связь со старыми мышцами хвоста. Ясно видно, что мышечные волокна изменили свое положение и в связи с регенератом оказывался или проксимальный или дистальный конец волокна. Регенерирующие ткани остатка органа, обладая определенной поляризованностью в проявлении формообразовательных потенций составляющих их гистологических элементов, повидимому, сохраняют ее неизменной, и регенерация может происходить только в направлении одной этой оси.

В созданных нами условиях опыта скелет конечности не проявляет своих специфических формообразовательных потенций и не оказывает заметного влияния на окружающие ткани хвоста, в частности на мускулатуру. Под влиянием окружения элементы скелета могут изменять направление своего развития, приближаясь к структурным особенностям скелетных элементов хвоста.

Поступило
2 IX 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. Wendelstadt, Arch. mikr. Anat., 57 (1911). ² М. А. Воронцова, Тр. Ин-та эксп. морф., 7, 57 (1940). ³ Л. Д. Лиознер, там же, 7, 129 (1940). ⁴ Л. В. Полежаев, Биол. журн., 2, 231 (1933).