

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Т. Б. КОРОБОВА

**К ВОПРОСУ О ВОЗМОЖНОСТИ БИПОЛЯРНОЙ РЕГЕНЕРАЦИИ
У ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 1 III 1948)

Многие беспозвоночные животные обладают способностью к биполярной регенерации, которая выражается в том, что ряд частей тела может регенерировать структурные элементы как одного, так и другого его конца. Если, например, провести поперечный разрез через тело гидры в области желудочной зоны, то верхняя половина регенерирует базальную часть со стебельком, а нижняя — оральный конец с гипостомом. Таким образом, одна и та же ампутационная поверхность гидры регенерирует различно в зависимости от того, с каким полюсом животного она связана.

По распространенному до последнего времени мнению, у позвоночных животных имеет место только монополярная регенерация. В каком бы направлении по отношению к данному уровню ни происходила регенерация органа, всегда возникают одни и те же части, характерные только для одного его конца. Если регенерация происходит в направлении, проксимальном к данному уровню разреза, что достигается пересадкой органа в инверсном положении, то проксимальные части все равно не образуются. Вместо этого наблюдается развитие частей, представляющих собой зеркальное отражение остатка органа, т. е. регенерируют лишь те части, которые располагались дистальнее исходного уровня ампутации⁽¹⁾.

В работе 1947 г.⁽³⁾ нами было показано, что скелетные части конечности *Urode'la* обладают в известной мере способностью к биполярной регенерации. Интересно было продолжить эти исследования и выяснить, в частности, обладают ли такой способностью другие органы амфибий. В этом отношении заслуживают внимания старые данные Гаррисона⁽²⁾.

Гаррисон приращивал в инверсном положении участок хвоста головастика к хвосту другого головастика и наблюдал за последующей регенерацией. Изучение регенератов показало, что в ряде случаев расположение миомеров в них было неупорядочено. Гаррисон делает на основании этих данных вывод, что здесь имеет место «несовершенная регенерация туловища». Нам кажется, однако, что для такого вывода нет достаточных оснований и вопрос нуждается в переисследовании.

В качестве подопытного материала нами использовались зародыши *Rana temporaria*. Опыты производились на стадии хвостовой почки, причем была применена классификация стадий, предложенная Светловым⁽⁴⁾.

У двух зародышей ампутировалась самая дистальная часть хвостовой почки, и зародыши сращивались образовавшимися раневыми поверхностями. Спустя сутки небольшая часть хвоста одного из зароды-

шей ампутировалась, в результате чего она оставалась присоединенной к культе хвоста другого зародыша, но в инверсном положении. От свободной проксимальной стороны трансплантата шел регенерационный процесс. Таким способом были оперированы зародыши I, II и III стадий, в общей сложности 250. Продолжительность опыта колебалась от 20 до 45 дней. В течение этого времени развивающиеся головастики неоднократно просматривались, причем особое внимание обращалось на ориентировку миомеров. Только начиная с IV стадии через бинокулярную лупу можно было различить положение дифференцирующихся мышеч-



Рис. 1

ных пластинок, однако спустя несколько дней границы миомеров снова становились менее отчетливыми ввиду усиливающейся пигментации хвоста. Несмотря на эти затруднения, прижизненное наблюдение обна-

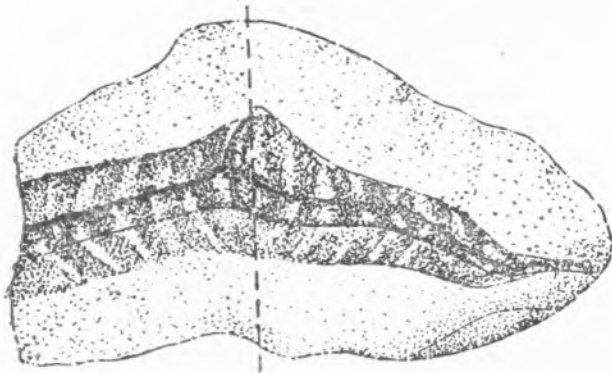


Рис. 2

ружило те же закономерности, которые в дальнейшем выявились при гистологической обработке. Полученные регенераты были зафиксированы жидкостью Ценкера и тотально окрашены гематоксилином Бемера.

Поскольку на разных стадиях были получены различные результаты, мы рассмотрим их отдельно. На I стадии было сращено 70 пар. Во всех случаях в трансплантированном участке хвоста миомеры дифференцировались в том же направлении, что и в хвосте хозяина, а именно в форме <, обращенной вершиной к голове. Один из регенератов этой серии изображен на рис. 1.

Как видно, на всем протяжении развившегося хвоста расположение миомеров однотипно. В этих случаях произошла инверсия полярности не только в регенерате, но и в самом трансплантированном участке хвостовой почки. Отсюда следует, что на I стадии развития строение хвоста по его продольной оси еще не детерминировано и хвостовая почка представляет скопление клеток, судьба которых определяется их положением в организме, т. е. взаимоотношением с другими частями. В случае изменения нормального положения дифференцировка совершается соответственно новому окружению. Окончательная, необратимая

детерминация полярности хвоста, как показывают дальнейшие опыты, наступает на II стадии, где были получены иные результаты.

На II стадии было сращено 140 пар зародышей. На рис. 2 изображен один из регенератов этой группы. С левой стороны рисунка имеется участок хвоста хозяина, в котором ясно видны нормально расположенные миомеры. Линия ампутации указана пунктиром, причем место сращения двух хвостов отчетливо вырисовывается благодаря наличию дорзального отростка осевых частей, образовавшегося в месте соприкосновения тканей донора и реципиента. За линией сращения расположены ткани трансплантата, в которых также отчетливо видны миомеры, однако ориентация их обратна той, которая наблюдается в хвосте хозяина — вершина \triangleright направлена к хвосту. Такое расположение миомеров сохраняется на всем протяжении развившегося хвоста, только в самой дистальной его части они еще не дифференцированы, и параллельно осевым частям прорастают отдельные мышечные волокна. Такие же отношения повторяются во всех других случаях, полученных в этой группе опытов. Мы не будем рассматривать все отдельные случаи, так

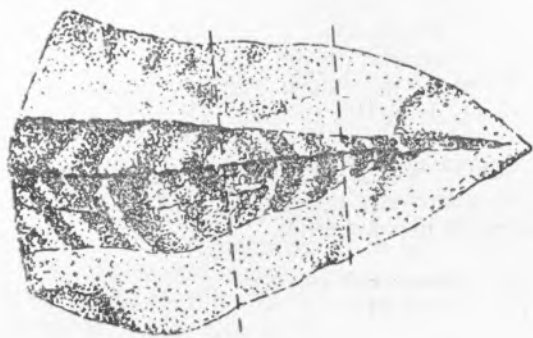


Рис. 3

как они ничем существенным не отличаются от уже рассмотренного. Безде наблюдается однотипное, противоположное нормальному, расположение миомеров в развивающемся хвосте. Хотя границы трансплантированной и регенерировавшей части хвоста не могут быть определены, все же не вызывает сомнения, что самая дистальная часть хвоста представляет собой регенерат. Между тем миомеры в ней также имеют ориентацию, обратную по отношению к телу хозяина. Отсюда можно сделать вывод, что в отношении ориентации миомеров регенерация хвоста происходит таким образом, как если бы регенерировали части хвоста, расположенные проксимальнее уровня ампутации.

Аналогичное положение наблюдается в случаях повторной регенерации. У 12 головастиков на 22-й день после операции приблизительно в средней части трансплантата была произведена повторная ампутация. В течение 24 дней наблюдалась регенерация, после чего хвост головастика был зафиксирован и окрашен вышеописанным способом. На рис. 3 изображен один из полученных регенератов. Левая пунктирная линия отмечает место сращения зародышей, правая — линию повторной ампутации. Ясно видны миомеры трансплантата, в конце регенерата имеются только отдельные волокна, но в начале его отчетливо выступают 2 миомера, сохраняющие то же, инверсное по отношению к телу хозяина, положение.

Ориентация миомеров в регенерирующем хвосте позволяет говорить об отсутствии явления извращения полярности в созданных условиях опыта и о развитии проксимальных частей органа. Однако миомеры, сохраняя неизменную, характерную для трансплантата ориентировку, в то же время отличаются постепенно уменьшающимися размерами, что

является типичным для дистальных участков хвоста. Таким образом, строение регенератов является как бы компромиссом между двумя противоположными направлениями регенерации — частично оно характеризует проксимальные, частично дистальные участки хвоста. Очевидно, строение этого сложного органа с чертами, присущими и проксимальным, и дистальным частям, можно объяснить допущением возможности дифференцировки регенерата одновременно в двух направлениях. С одной стороны, старые ткани культи обуславливают регенерационный процесс, идущий без извращения полярности, причем развиваются удаленные, проксимальные части, т. е. проявляется присущая организму способность к биполярной регенерации, обеспечивающая восстановление поврежденного целого. С другой стороны, этот процесс, который должен был бы привести к развитию туловища головастика, сталкивается с другим, противоположным ему процессом дифференцировки, не зависящим от структуры старых тканей, который обеспечивает развитие дистального конца хвоста. Эта дифференцировка имеет своим следствием типичную форму плавника и осевых частей, а также размеры миомеров, в то время как ориентация их, связанная с прорастанием мышц из культи, обнаруживает тенденцию к развитию проксимальных участков. Таким образом, регенерирует орган, характеризующийся известной дисгармонией строения, т. е. наличием необычной ориентации миомеров.

Опыты, поставленные на III стадии, дали такие же результаты, как и на II.

Полученные данные подтверждают сделанный ранее вывод о наличии у позвоночных животных известной, хотя и слабо выраженной способности к биполярной регенерации.

Второй московский медицинский институт
им. И. В. Сталина

Поступило
12 II 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ L. Gräper, Roux' Arch, 51 (1922). ² R. Harrison, AEM, 7, 2—3 (1898).
³ Т. Б. Коробова, ДАН, 57, № 1 (1947). ⁴ P. Svetlov, Roux' Arch., 131 (1934).