

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Э. Е. УМАНСКИЙ и В. П. КУДОКОЦЕВ

**О ВОССТАНОВЛЕНИИ РЕГЕНЕРАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ
КОНЕЧНОСТИ РЕПТИЛИЙ**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 4 VI 1948)

Известно, что ящерицы обладают способностью регенерировать хвост, но не могут восстанавливать ампутированную конечность.

Однако после ряда работ Л. В. Полежаева (7-11) и Роза (12, 13), показавших возможность восстановления регенерационной способности конечности у бесхвостых амфибий, может возникнуть предположение о возможности восстановления регенерационной способности конечности ящерицы при помощи какого-либо экспериментального воздействия.

Роз полагал, что причиной утраты регенерационной способности конечности у бесхвостых амфибий является быстрое затягивание ампутационной поверхности кожей, именно кориумом кожи. Исходя из этого, он предложил метод восстановления регенерационной способности у взрослых лягушек, который заключался в обработке ампутационной поверхности хлористым натрием, замене кожи конечности взрослой лягушки кожей головастика, или в срезании краев кожи на культе конечности. Роз считает, что основная масса клеток регенерационной бластемы образуется из эпителия, и при затягивании ампутационной поверхности кориумом кожи клетки эпителия лишены возможности мигрировать внутрь для образования регенерационной бластемы.

Подобное толкование основано на некритическом изучении гистологических картин при регенерации. Попытки доказать эпителиальное происхождение регенерационной бластемы делались и раньше (1, 3). В настоящее время их безусловно необходимо отвергнуть, как и всякие попытки доказать возможность трансформации эпителия в соединительную ткань и наоборот.

Согласно представлению Л. В. Полежаева, отсутствие регенерации у бесхвостых амфибий объясняется определенным состоянием мезодермальных тканей, препятствующим образованию регенерационной бластемы. Отсутствие достаточно интенсивного разрушения и дедифференциации мезодермальных тканей после ампутации конечности является фактором, тормозящим образование регенерационной бластемы. Обработка ампутационной поверхности хлористым натрием и другими веществами, травмирование ампутационной поверхности приводят к усилению распада и дедифференцировки мезодермальных тканей, и вследствие этого регенерационная способность восстанавливается. Заращение ампутационной поверхности кожей Л. В. Полежаев рассматривает не как причину, а как следствие отсутствия регенерации конечности у бесхвостых амфибий.

Причину утраты регенерационной способности конечности ящерицы Барбер (2), подобно Розу, видит в быстром затягивании ампутацион-

ной поверхности кожей, в отличие от хвоста, где ампутационная поверхность долгое время остается покрытой лишь эпителием. Барбер также установила, что после ампутации конечности у ящерицы *Anolis carolinensis* дедифференциация тканей происходит в меньшей степени и на меньшем протяжении, нежели в хвосте, что может быть истолковано в пользу представления Л. В. Полежаева как доказательство того, что механизм возобновления регенерации сводится к усилению деструктивных процессов в тканях остатка конечности. Барбер и Полежаев предприняли попытку срезанием кожи у краев раны возобновить регенерационную способность конечности у ящерицы. Было показано, что разрушение тканей в области раны усиливается, но регенерация конечности все же не происходит.

Э. Е. Уманским (14) было произведено сравнение процессов, происходящих на ампутационной поверхности конечности ящерицы, с начальными процессами регенерации конечности аксолотля и установлено, что отдельные процессы компонентов регенерационного явления у ящерицы находятся в иных взаимоотношениях во времени, нежели у аксолотля. Так например, регенерация мускулатуры у ящерицы происходит с гораздо большей скоростью, нежели у аксолотля, и предшествует процессам деструкции скелета. У аксолотля наблюдаются обратные соотношения: прежде всего наступают процессы деструкции скелета и значительно позже наблюдается регенерация мышц. Возможно, что в результате таких сдвигов во времени наступления тех или иных процессов происходит нарушение морфогенетических корреляций, необходимых для осуществления регенерационного процесса, и следствием этого является утрата регенерационной способности, подобно тому, как разрывы морфогенетических корреляций в эмбриональном развитии могут приводить к исчезновению органа (15).

Обращают на себя внимание известные в литературе (4, 5) случаи нахождения в природе ящериц с хвостоподобными выростами на остатке конечности, что давало основание предполагать, что в данных случаях имела место несовершенная регенерация конечности.

Маркуччи (5, 6) не только описал случаи нахождения в природе ящериц с хвостоподобными выростами, но и предпринял специальное исследование, в котором показал, что при ампутации конечности у *Lacerta muralis*, *L. viridis*, *Gongilius ocellatus* наблюдаются такие хвостоподобные выросты. Насколько часто наступает подобная регенерация, Маркуччи не указывает. Маркуччи также отметил, что регенерация на проксимальных уровнях ампутации конечности происходит лучше, нежели на дистальных.

В настоящей работе предпринята попытка вызвать возобновление регенерационной способности конечности у ящерицы *Lacerta agilis* методом периодического удаления кожи с ампутационной поверхности. Взрослым ящерицам была произведена ампутация задней конечности в дистальном отделе бедра, и через каждые 15 дней производилось удаление кожи с ампутационной поверхности. По нашим данным, за 15 дней кориум не успевает закрыть ампутационную поверхность, и, таким образом, периодически удалялась лишь эпителиальная пленка, покрывавшая ампутационную поверхность. Ящерицы содержались в террариумах. Корм: личинки жука *Tenebrio molitor*, желтки куриного яйца, морковный сок. Всего было произведено 8 удалений эпителиальной пленки. Осталось в живых к концу опыта 8 ящериц, из которых у 6 были получены хвостоподобные регенераты. Регенераты представляют собой выросты, покрытые чешуей, тонкие или несколько расширенные в средней части или на дистальном конце. Длина регенератов 4—10 мм (рис. 1). Регенераты обладали хорошо выраженной подвижностью и на прикосновение пинцетом реагировали подергиванием.

Регенераты были зафиксированы через 30—60 дней после последнего удаления эпителиальной пленки с ампутационной поверхности. Первые признаки регенерации становятся заметны на 20-й день после последнего удаления пленки. Регенераты были изучены на сериях сре-



Рис. 1. Внешний вид регенератов. *a* — линия ампутации

зов (рис. 2). Было установлено, что в регенератах имеются удлиненные палочковидные хрящи, примыкающие к остатку скелета конечности или находящиеся на некотором расстоянии от скелета остатка. Отсутствие непосредственного контакта палочковидных хрящей регенерата с скелетом остатка говорит в пользу их независимого от старого скелета возникновения. Хрящи регенерата окружены мышцами, которые встречаются в различных количествах, иногда в довольно значительных. Мышцы располагаются вдоль регенерата до самого дистального конца. На сериях срезов удается проследить их связь с мышцами остатка конечности. Встречаются, однако, и изолированные мышечные пучки, не связанные с мышцами остатка конечности. В регенерате имеется большое количество нервных волокон, образующих беспорядочную сеть.

Полученные регенераты сходны с описанными Маркуччи хвостоподобными выростами. В большом числе поставленных нами контрольных опытов нам ни разу не удалось наблюдать подобные выросты. Во всех случаях после ампутации наблюдалось гладкое заживление раны.

Нет сомнения, что подобные выросты представляют собой несовершенные регенераты конечности ящерицы. Это дает основание предполагать, что регенерационная способность конечности у ящерицы может быть восстановлена в значительно более совершенном виде, нежели в случаях, описанных нами. Полученные данные свидетельствуют о том, что отсутствие регенерации конечности у ящерицы определяется не отсутствием или недостатком регенерационного материала, ибо регенерировавшие выросты достаточно велики и обладают всеми тканевыми компонентами конечности, а отсутствием определенных коррелятивных связей, необходимых для правильного расчленения регенерационной бластемы, в результате чего возникает бесформенный

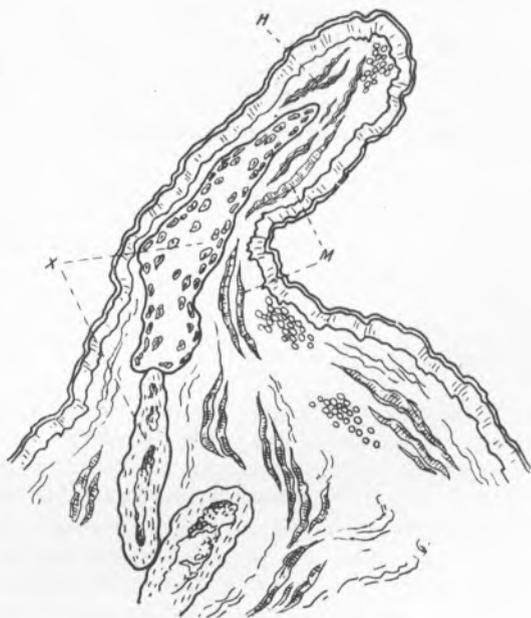


Рис. 2. Продольный срез через регенерат № 2. *x* — скелет регенерата, *m* — мышцы, *n* — нервы

скелет, вместо правильно расчлененного, а мышцы, не образуя правильно расположенной мускулатуры, беспорядочно вырастают в регенерат.

На основании полученных данных нельзя вывести заключения о механизме восстановления столь несовершенной регенерации. Можно только предполагать, что периодическое удаление эпителиальной пленки с ампутационной поверхности приводит к частичному восстановлению необходимых коррелятивных соотношений.

Вероятно, усиление распада и дедифференциации мезодермальных тканей также является одним из звеньев восстановления морфогенетических корреляций, необходимых для осуществления регенерации.

Институт биологии
Харьковского государственного
университета

Поступило
2 V 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. П. Астрахан, Материалы к изучению закономерностей в процессе регенерации, 1929. ² L. W. Barber, Anat. Rec., 89 (1944). ³ E. Godlewsky, Roux' Arch., 114 (1928). ⁴ E. Egger, Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg, 8 (1888). ⁵ E. Marcucci, Bull. Soc. Nat. Napoli, 38 (1926). ⁶ E. Marcucci, Arch. Zool. Ital., 14, 2—4 (1930). ⁷ Л. В. Полежаев, Биол. журн., 2, 4—5 (1933). ⁸ Л. В. Полежаев, ДАН, 22, № 9 (1939). ⁹ Л. В. Полежаев и Г. И. Гинзбург, ДАН, 30, № 6 (1941). ¹⁰ Л. В. Полежаев, ДАН, 48, № 3 (1945). ¹¹ Л. В. Полежаев, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4 (1947). ¹² S. M. Rose, J. Exp. Zool., 95, 2 (1944). ¹³ S. M. Rose, J. Morph., 77, 2 (1945). ¹⁴ Э. Е. Уманский, ДАН, 52, № 7 (1946). ¹⁵ И. И. Шмальгаузен, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, 1936.