

М. А. Воронцова исследовала регенерационные потенции мускулатуры различных сегментов конечности у аксолотля. С этой целью мускулатура кисти (аутоподиум) пересаживалась в стилоподиум конечности, из которой предварительно удалялась вся местная мускулатура. Нерв, скелет и кожа стилоподиума при этом сохранялись. После приживления пересаженной мускулатуры конечность ампутировалась посредине стилоподиума. Отличительной чертой развившихся регенератов был их маленький размер. Остаток стилоподиума испытывал при этом значительную резорбцию и иногда сохранялся лишь проксимальный эпифиз. Скелет дейгоподиума по большей части отсутствовал или был представлен хрящевыми образованиями, совершенно не типичными для скелета этого сегмента. Скелет аутоподиума развивался более или менее нормально. В другой серии мышцы стилоподиума имплантировалась в кожный чулок аутоподиума. Из аутоподиума удалялись мышцы вместе со скелетом. После приживления регенерировала конечность с двумя локтевыми суставами. Конечность была длиннее нормальной. Воронцова пришла к выводу, что мускулатура различных сегментов конечности обладает различным объемом регенерационных потенций в отношении количества восстанавливаемых отделов, причем потенции мускулатуры сходны с потенциями остатка органа в целом.

Если мы примем, что отделы конечности по потенциям можно разбить, как предполагает Бишлер, на 4 сегмента, то интересно выяснить, как будет протекать регенерация, если в одном сегменте совместить ткани различных сегментов, обладающих, следовательно, разным объемом потенций. Несомненно, что внутренние ткани облученной конечности, не участвуя в регенерации конечности в качестве источника регенерационного материала, взаимодействуют с регенератом, развивающимся из трансплантированной кожи. Регенерат конечности образует гармоническое целое с остатком конечности и, вероятно, именно под влиянием, исходящим из неспособных к регенерации, вследствие облучения, внутренних тканей.

Допустим, что различиям в объеме потенций в сегментах конечности соответствуют различные в каждом сегменте влияния внутренних тканей и поставим такой вопрос: каков будет результат регенерационного процесса, если привести в несоответствие эти влияния с объемом потенций материала, служащего источником регенерационного процесса? Проверить это можно трансплантацией кожи бедра на голень облученной конечности. После ампутации в области голени источником регенерации будет служить *сogium* кожи бедра, а ампутированная поверхность будет состоять целиком из тканей голени. Если регенерат будет образовываться совершенно независимо от влияния внутренних тканей, то уровень регенерирующего органа должен начинаться, по крайней мере, со следующего дистального отдела, т. е. должна регенерировать вся голень, а, если по Вейсу, то и дистальный отдел бедренной кости.

Этим самым была бы доказана независимость регенерационного процесса от организующих влияний внутренних, неспособных к регенерации, вследствие облучения, тканей конечности. Такое предположение является само по себе мало вероятным.

Для разрешения вопросов—как будет взаимодействовать ампутированная поверхность голени с материалом, обладающим потенциями дать регенерацию не только голени, но и бедра? подчиняется ли регенерационный материал организующему влиянию ампутированной поверхности?—была поставлена серия опытов, в которой кожа бедра

необлученного аксолотля трансплантировалась на голень облученной конечности, причем проксимальный край манжетки кожи бедра был обращен в дистальную сторону, чем достигалось максимальное несовпадение уровней сегментов, ибо на дистальном отделе голени находился проксимальный отдел кожи бедра (табл. II, 28). Конечность реципиента облучалась рентгеновскими лучами дозой 5000—7000 г при 100 kV. Через 1 месяц после трансплантации производилась ампутация конечности в области голени.

Было поставлено 42 опыта. В 31 случае регенерировала конечность, в 11 случаях регенерация ограничивалась заживлением раны с образованием незначительного выроста.

Приводим описания отдельных случаев.

I группа. Регенерация происходит

№ 49 АН. 23/X 1937—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 25/X—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 2/XI—оголена дистальная часть бедра и вся голень. Трансплантирована манжетка кожи бедра, взятая от другого аксолотля, в извращенном на 180° проксимо-дистальном положении. 1/XII—конечность ампутирована в дистальном отделе голени через манжетку. 5/II 1938—регенерировала по внешнему виду нормальная конечность.

Исследование строения конечности было произведено на тотальном препарате скелета. Дистальные концы костей голени не подверглись никаким изменениям. Их ампутационные поверхности не имели никаких признаков регенерации.

Регенерат конечности не связан с остатком скелета. Скелет представлен неполным количеством элементов. Проксимально расположенные хрящи представляют собою tibia и fibula. Хрящи эти коротки и ничем не связаны с tibia и fibula остатка конечности. Размеры их приблизительно соответствуют размерам ампутированных отделов цейгоподиума. Тарзальные элементы частью слитны (табл. II, 29).

№ 19 АН. Операция—та же. Конечность подвергнута изучению на тотальном препарате скелета. Дистальные концы цейгоподиума не имеют никаких признаков регенерации. Регенерат не связан с остатком скелета цейгоподиума. В регенерате представлен, главным образом, скелет аутоподиума. Из элементов цейгоподиума имеется только один хрящ, слитый с тарзальными элементами. Хрящ соответствует tibia (табл. II, 30).

№ 48 АН. Операция—та же. Регенерат конечности ампутирован и подвергнут исследованию.

Скелет регенерата не связан со скелетом остатка цейгоподиума, ампутированные концы которого свободно оканчиваются в мягких тканях. Регенерат представлен неполным количеством тарзальных элементов и широкой пластинкой из слитных элементов цейгоподиума (табл. III, 31).

№ 98 АН. Операция—та же. Регенерат конечности ампутирован и подвергнут исследованию на тотальном препарате скелета.

Регенерат причленяется к одному из элементов цейгоподиума. В регенерате можно различить все три отдела конечности—стило-, цейго- и аутоподиум. Оба элемента цейгоподиума представлены всего лишь одним хрящом. Все тарзальные элементы слились в одну хрящевую пластинку. Нет уверенности в правильном отождествлении проксимального хряща со стилоподиумом. Необходимо отметить, что

ампутация в этом случае была произведена ближе к проксимальному концу голени, о чем свидетельствуют оставшиеся проксимальные концы костей голени (табл. III, 32).

№ 47 АН. Операция—та же. Регенерат конечности прирос к одному из элементов голени (*tibia*). Ампутированный конец *fibula* свободно оканчивается в мягких тканях. Проксимальный хрящ регенерата, раздвоенный в дистальном своем конце, представляет собою цейгоподиум. Все тарзальные элементы слились в одну пластинку (табл. III, 33).

№ 50 АН. Операция—та же. Регенерат конечности ампутирован и подвергнут исследованию на тотальном препарате скелета.

Регенерат конечности прицеляется к одному из двух проксимальных хрящей, представляющих собою цейгоподиум регенерата. Тарзальные элементы срастаются с цейгоподиумом и представлены двумя хрящами (табл. III, 34).

№ 5 АН. Операция—та же. Регенерат подвергнут исследованию на тотальном препарате скелета.

Дистальные концы остатка голени свободно оканчиваются в мягких тканях. В регенерате совершенно отсутствуют элементы голени. Тарзальные элементы—в виде двух хрящевых пластинок (табл. III, 35).

№ 214 АН. Операция—та же. Регенерат конечности подвергнут исследованию на тотальном препарате скелета.

Несмотря на то, что ампутация была произведена в сочленении голени со стопой, голень подверглась значительной деструкции.

От большой берцовой сохранилась примерно проксимальная половина, а малой берцовой кости совершенно нет. Регенерат представлен тремя отделами. Проксимально расположен небольшой хрящ, представляющий собою как бы продолжение большой берцовой кости. Этот хрящ необходимо считать несовершенным регенератом бедренной кости. Под углом к нему расположена голень, состоящая только из одной кости. С бедром голень не образует сочленения, а срастается с ним. Граница между бедром и голенью, несмотря на сращение обоих отделов, хорошо заметна по небольшому кольцевому углублению, соединяющему оба отдела. В стопе всего 4 обособленных элемента, пальцев—3. Проксимальный конец регенерата бедра совершенно не типичен, не образует головки бедра и не связан со старым скелетом конечности, хотя и находится на близком расстоянии от остатка *tibia*. Гомологизация трех отделов регенерата не представляет никаких трудностей. Наименее развит бедренный отдел (табл. III, 36).

№ 218 АН. Операция—та же. Регенерат конечности. Изучение скелета конечности показало сильную резорбцию *tibia* и *fibula*, от которых сохранились только их проксимальные концы. Сильной деструкции подверглась также бедренная кость в диафизе, где она ноздревата и сильно разрушена. Многочисленные лакуны проникают внутрь кости. Посредине между дистальными концами остатка костей голени находится проксимальный конец регенерата—небольшой хрящ, соответствующий стилоподиуму. С ним сочленяется цейгоподиум, состоящий из 2 элементов. Прицеляется к регенерату бедра только *tibia*, а *fibula* прицеляется к выступу *tibia*. Тарзальных элементов—4. На дистальном конце остатка голени нет никаких признаков регенерации (табл. IV, 37).

№ 139 АН. Операция—та же. Регенерат конечности подвергнут исследованию на тотальном препарате скелета. Исследование показало, что дистальный конец бедренной кости вздут и образует единое целое с проксимальным отделом голени. К этой бесформенной массе прирос регенерат конечности, состоящий из бедра и голени, при-

члененной к бедру только одним элементом; другой элемент голени оканчивается свободно. Тарзальных элементов—3 (табл. IV, 38).

№ 220 АН. Операция—та же. Регенерат конечности ампутирован и подвергнут исследованию на тотальном препарате скелета.

Исследование скелета показало сильную резорбцию бедренной кости; кости голени полностью резорбированы. Регенерат конечности состоит из цейгоподиума и аутоподиума. Цейгоподиум не связан со скелетом остатка органа с бедренной костью. Проксимальные концы tibia и fibula регенерата срослись вместе, свободно залегая в мышцах (табл. IV, 39).

II группа. Регенерация нормальной конечности отсутствует

№ 45 АН. Операция—та же. Регенерировал тонкий, раздвоенный на конце вырост.

Изучение регенерировавшего выроста на срезах показало, что регенерат обладает скелетом, состоящим из пяти расположенных в один ряд хрящей. Проксимальный хрящ, самый крупный, обладает расширенным начальным отделом и прикасается к остатку fibula (табл. IV, 40).

На ампутированных концах цейгоподиума нет никаких регенеративных образований. Обе кости малы, подверглись резорбции.

№ 21 АН. Операция—та же. Регенерировал длинный вырост.

Регенерат обладает скелетом, состоящим из трех стержневидных хрящей, расположенных в один ряд. Проксимальный хрящ прикасается к остатку tibia, от которой сохранился проксимальный отдел. Fibula превратилась в бесформенную массу, постепенно резорбирующуюся. Проксимальный хрящ регенерата наиболее крупный. Скелет регенерата сопровождается нервными волокнами (табл. IV, 41).

№ 146 АН. 4/I 1938—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 5/I—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 9/I—оголена голень и трансплантирована манжетка кожи бедра в нормальном проксимо-дистальном направлении. 10/II—конечность ампутирована посредине голени. 15/VI—регенерировал длинный вырост.

Реконструкция скелета регенерата изображена на табл. IV, 42. От голени сохранились проксимальные концы, причем оставшиеся концы слились своими сочленовными головками в единое целое. К остатку голени примыкает и срастается с ней хрящ, образующий по направлению к бедру два выроста, из которых один длиннее другого и своей поверхностью срастается с остатком tibia; второй вырост шире, но короче первого. За этим хрящом расположены один за другим еще два круглых хряща, за которыми следует типично устроенный палец из трех хрящевых элементов, снабженных вполне типичными сочленовными поверхностями. Проксимальный хрящ можно с известной долей вероятности рассматривать как регенерат цейгоподиума, а слившиеся своими проксимальными концами два круглых хряща—как тарзальные элементы. Три дистальных хряща представляют собою типичный палец.

№ 148 АН. 4/I 1938—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 5/I—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 10/I—оголена голень и трансплантирована кожа бедра другого аксолотля в нормальном проксимо-дистальном направлении. 13/II—конечность ампутирована посредине голени. 1/VIII—регенерировал длинный вырост.

Изучение скелета регенерата путем графической реконструкции показало, что голень остатка конечности полностью отсутствует.

Регенерат состоит из 5 хрящей, расположенных в один ряд. Два дистальных хряща представляют собою типичные фаланги пальцев. Проксимальный хрящ сочленяется с бедренной костью. Мышцы в регенерате имеются в незначительном количестве (табл. V, 43).

№ 107 АН. 20/XI 1937—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 22/XI—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 23/XII—оголена голень и трансплантирована манжетка кожи бедра другого аксолотля в извращенном на 180° проксимо-дистальном направлении. 21/I 1938—конечность ампутирована по дистальному краю голени. 18/VI—регенерация полностью отсутствует. Кости голени не подверглись почти никакой резорбции и сохранились по всей своей длине. Нет никаких признаков регенеративных образований.

№ 7 АН. Операция—та же. Регенерировал тонкий вырост, заполненный соединительной тканью. Нет никаких признаков регенерации конечности.

Результаты трансплантации кожи бедра на облученную голень можно разбить на три категории:

1. Регенерация или полностью отсутствует, или имеется незначительный вырост с расчлененным на несколько отделов хрящевым стержнем.

2. Регенерат конечности состоит из двух отделов: цейгоподиума и аутоподиума, причем, как правило, регенерировавшие отделы цейгоподиума малы и не превышают по своим размерам удаленные дистальные отделы цейгоподиума, или же цейгоподиум совсем не образуется и регенерат состоит только из одной стопы. Возникший регенерат не срастается с остатком скелета. Если срастание регенерата имеет место, то оно неправильно и несовершенно.

3. Регенерируют все три отдела конечности—стилоподиум, цейгоподиум и аутоподиум.

Все исследованные случаи второй категории имеют общий признак—скелет регенерата развивается независимо и не связан с остатком облученной конечности. Признаков регенеративных образований на ампутированных концах проксимальных отделов цейгоподиума нет никаких, что еще раз подтверждает неучастие облученных тканей в регенерационном процессе. Отсутствие или регенерация незначительных размеров элементов цейгоподиума свидетельствует о подчинении регенерационного материала *сogitum* кожи бедра организующим влияниям ампутационной поверхности дистального отдела голени. Действительно, при извращенном проксимо-дистальном положении манжетки кожи бедра на голени после ампутации край кожи должен был бы регенерировать, по крайней мере, всю голень, так как от данного уровня кожа обладает потенцией регенерировать почти всю конечность. По Вейсу, полнота восстановления скелетных отделов ампутированной бескостной конечности зависит от уровня ампутации. Уровень ампутации кожи при извращенном проксимо-дистальном положении соответствует проксимальному уровню бедра, и можно было бы ожидать регенерации не только всей голени, но и значительной части бедра, если бы регенерация из кожи происходила совершенно независимо от присутствия облученных, неспособных к регенерации тканей. Однако этого не происходит и, следовательно, полноту регенерации определяет уровень ампутации внутренних, облученных тканей, несмотря на то, что сам регенерационный материал обладает большим объемом потенций. Это является хорошим доказательством наличия взаимодействия ампутационной поверхности, составленной из неспособных

к регенерации тканей и регенерационного материала, обладающего большим объемом потенций, нежели его перспективное значение в данном эксперименте.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что подчинение регенерационного материала является неполным и, очевидно, вследствие такой неполноты подчинения, регенерировавший скелет не срастается со старым скелетом и остается независимым. Если это срастание имеет место, то оно неправильно и несовершенно.

При трансплантации кожи на облученную конечность в пределах одноименных сегментов (бедро на бедро) такого явления нам ни разу не пришлось наблюдать. Регенерировавший скелет всегда срастается с остатком скелета, образуя с ним одно целое.

Не лишним будет сравнить полученные нами регенераты с регенератами, полученными Воронцовой при трансплантации мускулатуры аутоподиума в стилоподиум.

В этих случаях скелет цейгоподиума по большей части отсутствовал, а аутоподиум развивался более или менее нормально. Отсутствие регенерации цейгоподиума объясняется, конечно, отсутствием в мускулатуре аутоподиума потенций регенерировать проксимально расположенные отделы.

В строении наших регенератов мы наблюдаем, вопреки наличию потенций регенерировать весь цейгоподиум, полное или неполное выпадение этого отдела, так что количество возникших элементов в опытах Воронцовой и наших одинаково, но достигнуто совершенно различными путями. В первом случае трансплантированный материал выявил все имевшиеся в нем потенции регенерировать отделы конечности, а во втором случае, подчиняясь местным влияниям, он не проявил этих потенций.

Регенерация трех отделов конечности в I группе свидетельствует, прежде всего, о действительном наличии региональности объема потенций в коже конечности аксолотля, а также о том, что, хотя уровень ампутации конечности соответствует дистальному отделу голени, внутренние ткани конечности не подчинили своему организационному воздействию регенерат из трансплантированного материала. Развитие протекает согласно происхождению, а не согласно месту.

Необходимо подчеркнуть, что во всех случаях, когда развивались три отдела конечности, уровень ампутации происходил либо в сочленении стопы с голенью, либо по самому дистальному отделу голени. Этим самым создавалось максимальное несовпадение уровней ампутации края кожи, который являлся наиболее проксимальным, и внутренних тканей. Причины неподчинения регенерационного материала остаются невыясненными. Обращает на себя внимание, что при ампутации кости голени почти не затрагиваются, однако резорбция костей заходит весьма далеко—вплоть до их полного уничтожения. Резорбция распространяется также на дистальный отдел бедренной кости.

Регенераты подверглись исследованию в возрасте 3—4 месяцев, когда они были уже хорошо сформированы, и все же резорбционные процессы в скелете остатка конечности были весьма обширны и ярко выражены. Такого явления нам ни разу не приходилось наблюдать в случае трансплантации кожи между одноименными сегментами. Мы думаем, что столь далеко идущее уничтожение костных элементов остатка органа в данном случае является результатом совмещения тканей различного объема потенций. Сравнивая размер резорбции костей голени, можно прийти к заключению, что элементы стилоподиума закладываются только в том случае, когда разрушаются почти пол-

ностью скелетные элементы цейгоподиума. Наоборот, чем меньше разрушены элементы цейгоподиума, тем несовершенней и меньшего размера закладывается в регенерате цейгоподиум, вплоть до его полного отсутствия. Другими словами, реализация потенции кожи регенерировать отдел конечности связана с размерами резорбции скелета хозяина.

Столь значительная резорбция, возможно, является результатом своего рода конфликта между трансплантатом и местными, неспособными к регенерации тканями. Размер конфликта, по всей вероятности, связан с наибольшим несовпадением уровней трансплантата и внутренних тканей. Если резорбция была сравнительно невелика и кости голени сохранились на большом протяжении, то регенерационный материал, происходящий из трансплантата, подчиняется местным влияниям и регенерируют дистально расположенные отделы конечности. Отсюда можно сделать вывод, что количество восстанавливаемых отделов определяется старым скелетом. Этим наглядно демонстрируется формообразовательное значение скелета.

Однако подчинение регенерационного материала является неполным. Очевидно, вследствие неполноты подчинения, регенерировавший скелет не срастается со старым скелетом и остается независимым.

Наконец, в случае совпадения или выравнивания уровней наступает и такого рода взаимодействие: срастание регенерата со старым скелетом, которое зачастую является несовершенным и неправильным.

Следовательно можно утверждать о наличии взаимодействия внутренних, неспособных к регенерации вследствие облучения, тканей с регенерационным материалом, обладающими большими потенциями, нежели внутренние ткани уровня ампутации. В большинстве случаев трансплантированный материал подчиняется местным влияниям и не проявляет имевшихся в нем потенций регенерировать все отделы конечности.

Это есть своеобразный регуляционный процесс, требующий дальнейшего изучения. Возможно также, что причина несращения регенерата с остатками костей голени кроется в различии регенерационных процессов различных уровней конечности.

Глезер (1919) различал три способа регенерации скелета:

1. Периостальная регенерация, происходящая путем разрастания периоста проксимально от места ампутации; регенерат хряща образует вздутие на конце ампутированной кости—нечто вроде муфты.

2. Аксиальная регенерация, происходящая путем метаплазии соединительной ткани на дистальном конце ампутированной кости.

3. Эмбриональная регенерация, происходящая путем скопления мезенхимных клеток (бластема) с последующей дифференцировкой хряща.

Эмбриональная регенерация путем образования бластемы встречается во всех случаях ампутации конечности, независимо от уровня ампутации. Доля участия периостального и аксиального способов регенерации зависит от уровня ампутации. Чем проксимальнее произведена ампутация, тем больше возрастает доля периостального способа регенерации и тем меньше роль аксиального способа. Наоборот, с передвижением уровня ампутации к дистальному концу значение периостальной регенерации падает, а значение аксиальной возрастает. По Глезеру, при ампутации в дистальном отделе голени (у тритона) периостальная регенерация почти не наблюдается.

В соединении переломанных костей значение периостальной регенерации исключительно велико. Костная мозоль, образующая муфту

между сломанными концами, возникает исключительно путем разрастания периоста. Можно предполагать, что и в соединении регенератов с ампутированным концом старого скелета периостальная регенерация играет немаловажную роль.

Отсутствие регенерации в случаях первой группы, по всей вероятности, объясняется отсутствием надлежащих условий, необходимых для накопления регенерационного материала. В частности, возможно, что значительную роль играет здесь полярность трансплантированной кожи. Указания на это дают опыты, произведенные моей ученицей В. Самаровой. Самарова трансплантировала манжетку кожи конечности и хвоста с извращением полярности на 90° и во всех случаях получала отсутствие регенерации, а в тех случаях, когда извращение полярности отклонялось от 90° на некоторый угол, то регенерировали хрящи; очень схожие с полученными нами (№ 45 АН, 21 АН и др.).

В чем заключается поляризованность кожи—не выяснено. Возможно, что в наших опытах случаи отсутствия регенерации также обусловлены отклонением направления полярности кожи от нормы. Трансплантация манжетки с изменением направления на 180° не изменяет нормального соотношения полярности кожи к проксимо-дистальной оси конечности. Отклонение от этого направления приводит к несовпадению структур кожи и оси конечности.

Серия 9. Трансплантация бедренной кости в облученную конечность в области голени

Если полноту регенерации удаленных отделов конечности определяет уровень ампутации внутренних тканей, сохраняющих способность подчинять регенерационный материал несмотря на облучение рентгеновскими лучами, что лишает эти ткани возможности принимать непосредственное участие в регенерации в качестве источника клеточного материала для регенерации, то возникает вопрос, каким именно внутренним тканям необходимо приписать ведущую роль в определении количества регенерирующих отделов при ампутации на различных уровнях? Возможны следующие представления:

1. Специфическими свойствами обладает какая-либо одна ткань или некоторые, например, мышцы, скелет, нерв.
2. Полнота регенерации определяется количественным преобладанием тканей одного уровня над другим.

В количественном преобладании тканей одного уровня над другим надо различать два момента:

1. Количественно преобладающие ткани одного уровня будут поставлять в большем количестве регенерационный материал, что, естественно, отразится на характере регенерата. Такие результаты мы будем иметь при совмещении тканей различных уровней, если все ткани будут способны к регенерации.

2. Если же при совмещении тканей различных уровней, ткани, происходящие из одного уровня, неспособны к регенерации вследствие облучения рентгеновскими лучами, то количественное преобладание, например, облученных тканей над необлученными будет иметь значение некоего детерминирующего агента, роль которого оставалась бы невыясненной, если бы все ткани были способны к регенерации.

Эксперименты данной серии посвящены изучению регенерации при условии перемещения скелетных элементов.

№ 51 АБ. 29/X 1937—облучена правая задняя конечность аксолотля

рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 25/X—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 3/XI—удалены кости голени (проксимальный конец tibia сохранился) и всажена бедренная кость другого аксолотля в нормальной проксимо-дистальной ориентации. 7/XII—конечность ампутирована в дистальном отделе голени. 22/II 1938—регенерировала длинная, хорошо сформированная конечность.

Регенерат подвергнут анатомическому исследованию на тотальном препарате скелета. Линия ампутации на трансплантированной бедренной кости хорошо заметна. Регенерат состоит из дистального отдела бедра, примыкающего к ампутированной поверхности трансплантированной бедренной кости, и образующих с ним единое гармоническое целое голени и стопы. Следовательно в данном случае регенерировали отдельные конечности, расположенные дистально от уровня ампутации трансплантированной бедренной кости, независимо от того, что уровень ампутации тканей хозяина соответствовал дистальному отделу голени. Там, где нормально должна была быть закладка голени, образовывалась закладка дистального отдела бедра. Регенеративные образования имеются также на остатках костей голени. Место ампутации tibia хорошо заметно. Tibia регенерировала, очевидно, путем аппозиции. Остаток tibia составляет по длине приблизительно половину регенерировавшей tibia. Нет никаких сомнений, что регенерация дистального отдела tibia была осуществлена только за счет трансплантированных клеточных элементов путем подчинения их местным влияниям (табл. V, 44).

№ 209 АБ. 26/II 1938—облучена левая задняя конечность рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 27/II—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 6/III—имплантирована бедренная кость в область голени в извращенном на 180° положении; кости голени не удалялись. 8/IV—конечность ампутирована в дистальном отделе голени. 1/VIII—регенерат конечности состоит только из аутоподиума, который прикасается к трансплантированной бедренной кости. Место ампутации на трансплантированной кости незаметно. Суставная головка на трансплантате, дистально-проксимальная по происхождению, имеется; это показывает, что происходила также регенерация трансплантированной кости. Нет никаких элементов, которые могли бы быть истолкованы как элементы цейгоподиума. На остатке костей голени нет никаких регенеративных образований (табл. V, 45).

№ 200 АБ. Операция—та же. Регенерировала двойная конечность. Кости голени хозяина полностью резорбировались; от них сохранилась бесформенная хрящевая масса. К трансплантированной бедренной кости приключается регенерат, образованный цейгоподиумом и аутоподиумом. Вторая конечность состоит только из аутоподиума (табл. V, 46).

№ 112 АБ. 20/XI 1937—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 22/XI—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 22/XII—удалены кости голени и имплантирована бедренная кость в извращенном на 180° проксимо-дистальном положении. 21/I 1938—конечность ампутирована посредине голени. 30/IV—регенерировала конечность.

Линия ампутации на трансплантированном бедре хорошо заметна. Регенерировали дистальный отдел бедренной кости, цейгоподиум и аутоподиум. Трансплантированная бедренная кость образовала с бедренной костью хозяина сустав. Регенерат дистального отдела трансплантированной бедренной кости соответствует уровню дистального отдела голени хозяина, а регенерат голени—уровню стопы (табл. V, 47). Вследствие этого—конечность несоразмерной длины, что резко бро-

сается в глаза при сравнении с нормальным регенератом такого же возраста. Тарзальных элементов всего 4.

№ 61 АБ. 31/X 1937—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 2/XI—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 7/XI—удалены кости голени и имплантирована бедренная кость в извращенном проксимо-дистальном направлении. 7/XII—конечность ампутирована в дистальном отделе голени. 5/VI 1938—регенерировали две конечности, одна из них—на боковой поверхности на шве. Регенерат на боковой поверхности представлен 4 пальцами, сидящими на бесформенной хрящевой массе, которая срослась с бедренной костью хозяина и боковой поверхностью трансплантированной femur.

Второй регенерат состоит из цейгоподиума и аутоподиума. Линия ампутации на трансплантированной femur незаметна, и нельзя решить, имела ли здесь место регенерация удаленного дистального (по происхождению проксимального) конца (табл. V, 48).

Опыты трансплантации бедренной кости в голень свидетельствуют, что, в отличие от клеточного материала кожи бедра, клеточный материал бедренной кости не подчиняется организующим влияниям тканей голени хозяина. Такое отличие может зависеть либо от различных свойств клеточного материала кожи и кости, либо от количественного сдвига в сторону преобладания на ампутационной поверхности материала трансплантата над тканями хозяина. Бедренная кость в поперечном сечении превосходит своей поверхностью поперечное сечение костей голени, а неизбежная при трансплантации травма тканей хозяина может еще больше увеличить количественное преобладание трансплантированного материала.

Серия 10. Трансплантация кожи голени на бедро облученной конечности

Опытами трансплантации кожи бедра на голень было показано, что количество восстанавливаемых отделов в большинстве случаев определялось уровнем ампутации внутренних тканей. Край трансплантированной кожи на уровне ампутации обладает потенцией регенерировать бедренную кость, особенно если проксимо-дистальное направление манжетки извращено на 180°.

Насколько далеко распространена вдоль кожи конечности в проксимо-дистальном направлении способность восстанавливать тот или иной отдел, например, вся ли кожа конечности способна восстанавливать бедро? Убывает ли объем потенций в дистальном направлении? Трансплантация кожи бедра на голень показала, что регенерационный материал, происходящий из кожи бедра, подчиняется местным влияниям. Как будет вести себя регенерационный материал голени или стопы, помещенный на ампутационную поверхность бедра? Имеются ли в коже конечности различных уровней потенции регенерировать проксимально расположенные отделы, никогда не проявляющиеся при нормальной регенерации?

На способность скелета развиваться из бластымы в проксимальном направлении указывал Вендельштадт. Отчетливые данные были получены Воронцовой, Лиознером и Кузьминой. Авторы трансплантировали отрезки бескостного плеча на спину или на голень, чтобы исключить влияние и участие в регенерации базального сегмента, и в ряде случаев получили регенерацию скелета не только дистально расположенных сегментов, но и восстановление экзартикулированного

скелета проксимально от уровня ампутации. Если считать, что материал регенерации скелета локализуется в бластеме, то, следовательно, регенерация происходит не только в дистальном, но и в проксимальном от уровня ампутации направлении. Это свидетельствует в пользу того, что ткани уровня ампутации обладают потенциями большими, нежели их нормальное участие в регенерации. Однако остается невыясненным, за счет ли бластемы шла регенерация в проксимальном направлении? Может быть, проксимальная часть скелета возникла от старых тканей, расположенных проксимально от бластемы.

Для выяснения наличия потенций регенерировать проксимально расположенные отделы, была поставлена серия опытов трансплантации кожи голени и стопы на бедро облученной конечности (табл. V, 49).

№ 274 ГБ. 2/XI 1938—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 15/XI—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 19/XI—трансплантирована манжетка кожи голени белого аксолотля на бедро облученной конечности. 21/XII—ампутирована конечность в дистальном отделе бедра. 26/VI 1939—регенерировала молочнобелого цвета конечность с четырьмя пальцами.

Конечность изучена на тотальном препарате скелета. В регенерате имеются: регенерировавший дистальный отдел бедренной кости и голень, образующая одно целое с бедром. С наружной стороны к одной из костей голени примыкает продолговатый хрящ, морфологическое значение которого установить не удастся. Тарзальных элементов—4 (табл. V, 50).

№ 276 СБ. 2/XI 1938—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 15/XI—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 20/XI—трансплантирована на бедро манжетка кожи стопы белого аксолотля. 21/XII—конечность ампутирована в дистальном отделе бедра. 26/VI 1939—регенерировала конечность молочнобелого цвета. Конечность подвергнута исследованию на тотальном препарате скелета.

Регенерат состоит из дистального отдела бедра и аутоподиума. Голень отсутствует. Тарзальные элементы слитны и представлены всего 4 хрящами (табл. V, 51).

№ 272 ГБ. 7/V 1937—облучена левая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 5000 г. 8/V—трансплантирована на бедро манжетка кожи голени от другого аксолотля. 31/V—ампутирована конечность через манжетку. 7/III 1938—регенерировала короткая четырехпалая конечность.

Изучение регенерата произведено на тотальном препарате скелета. На бедренной кости хорошо заметна линия ампутации. Регенерировал ампутированный дистальный отдел бедренной кости. Цейгоподиум отсутствует. Элементов базиподиума всего 4. Два проксимально расположенных хряща образуют выемку для прохождения *arteria perforans* (табл. V, 52).

№ 271 ГБ. Операция—та же. Регенерат очень короткой конечности. Конечность ампутирована и изучена на тотальном препарате скелета.

На бедренной кости хорошо заметна линия ампутации. Регенерировал дистальный отдел бедренной кости. Хрящ, следующий за бедренной костью, следует считать *intermedium*. В расположенном слева хряще—выемка для прохождения *arteria perforans*. Этот хрящ соответствует, следовательно, *fibulare*. Остальные элементы базиподиум представлены *centrale* и тремя *tarsalia*. Наименее ясно морфо-

логическое значение хряща, считаемого мною *intermedium*. В нормальной конечности именно *intermedium* образует вместе с *fibulare* отверстие для *arteria perforans*. В данном случае хрящ, хотя и соприкасается с *fibulare*, но не доходит до выемки, образованной *fibulare*. С другой стороны, в лежащем медиально от *fibulare* хряще (*centrale*) также нет второй половины выемки, поэтому нет оснований считать этот хрящ за *intermedium*. Отсутствие *tibiale* и ненормально крупные размеры *intermedium* заставляют предполагать, что в данном случае мы имеем слитное в один хрящ *intermedium* и *tibiale* (табл. V, 53).

№ 273 ГБ. 2/XI 1938—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 3/XI—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 19/XI—трансплантирована манжетка кожи голени белого аксолотля на бедро. 21/XII—ампутирована конечность в дистальном отделе бедра. 26/VI 1939—регенерировала белая трехпалая конечность. 19/VIII—конечность ампутирована и изучена на тотальном препарате скелета.

Регенерировал дистальный отдел бедра. Остальные отделы представлены четырьмя хрящами, из которых проксимальных—2, очевидно,—цейгоподиум. Пальцев—3 (табл. V, 54).

Во всех случаях происходила регенерация удаленного дистального отдела бедренной кости. Регенерационным материалом являлся материал, происходящий из кожи голени или стопы. Таким образом клеточный материал, происходящий из сегмента голени и стопы, может сформировать удаленные отделы бедра. Клеточный материал голени и стопы обладает потенциями регенерировать проксимально расположенные отделы, но эти потенции реализуются только в экспериментально созданных условиях. Обращает на себя внимание выпадение отдела голени. Регенерирует дистальный отдел бедра и стопы, а голени нет. Вероятно это связано с недостатком регенерационного материала, часть которого пошла на формирование дистального конца бедренной кости. Регенерация дистального конца бедренной кости происходит под влиянием остатка бедренной кости, который дополняет себя до целого, но этим самым отвлекается регенерационный материал, который должен был формировать голень как ближайший от остатка бедра материал.

Регенерационный процесс в данной серии опытов мы должны рассматривать как сочетание двух процессов:

1. Процессы целостной регенерации, когда закладываются, соответственно потенциям регенерационного материала, голень и стопа.

2. Процессы регенерации бедренной кости, дополняющей себя до целого образования путем аппозиции хряща, развивающегося из ближайшего к остатку скелета материала. Голень, таким образом, не развивается в силу нехватки материала. Опыты наглядно демонстрируют формообразовательную роль скелета остатка органа вопреки данным Бишлер, которая отрицает какое-либо формообразовательное значение скелета в регенерации конечности.

Приведенными опытами было показано, что кожа конечности обладает необходимыми клеточными элементами для регенерации конечности. Эти данные, однако, нельзя истолковывать в том смысле, что при трансплантации манжетки кожи на облученную конечность с последующей ампутацией возникающий из кожи регенерат развивается независимо, не испытывая никакого влияния со стороны ампутационной поверхности, образованной облученными, неспособными к регенерации тканями. Наоборот, можно предположить, что дифференцировка бластемы и ее образование существенным образом зави-

сят от наличия ампутационной поверхности, образованной именно тканями конечности, хотя и не способными к регенерации вследствие облучения.

Возможность такого предположения может быть иллюстрирована опытами Полежаева. Полежаев переносил бластему конечности вместе с куском кожи на спину аксолотля. В 9 исследованных им случаях только один регенерат обладал некоторым отдаленным сходством с конечностью благодаря наличию пальцеобразного выроста. В остальных случаях либо регенерации совсем не было (2 случая), либо развивались плавникоподобные органы. Из этих данных автор делает заключение о недетерминированности бластемы конечности на исследованных им стадиях. В другой серии опытов под трансплантированную на спину бластему передней конечности подсаживались измельченные мягкие ткани передней конечности (мышцы и соединительная ткань). Из 8 исследованных случаев в 6 случаях регенераты, развившиеся из трансплантированной бластемы, были передними конечностями. Автор полагает, что подсаженные ткани передней конечности служили прежде всего источником дополнительного клеточного материала для развивающейся бластемы и, кроме того, могли оказывать еще какое-нибудь иное, химическое и специфическое влияние на регенерационную бластему. Процесс детерминации бластемы Полежаев разбивает на два этапа. На первом этапе происходит накопление регенерационного материала, на втором—качественно изменяющие воздействия, например—соединительная ткань служит источником регенерационного материала для регенерирующей закладки, а мышечная ткань остатка органа на втором этапе выделяет особые специфические детерминирующие вещества.

Необходимость дополнительного регенерационного материала была показана Полежаевым в серии опытов, в которой под регенерационную бластему, трансплантированную на спину, подсаживались не взрослые ткани конечности, а молодые регенерационные бластемы конечности; в этом случае, следовательно, действующий источник на втором этапе детерминации исключался. В двух случаях этой серии развились конечности.

Таким образом регенерационная бластема конечности, трансплантированная на спину, не развивается вследствие недостатка собственного материала. Вряд ли, однако, будет правильным считать такую бластему недетерминированной, как это делает Полежаев, ибо неспособность развиваться вследствие недостаточного количества клеточного материала не означает недетерминированности. Что касается второго этапа детерминации бластемы—специфического влияния мышечной ткани остатка органа, то, если исходить из данных работы Полежаева, можно прийти к противоположному выводу об отсутствии какого-либо специфического влияния со стороны тканей остатка органа. Такой вывод был бы, однако, не обоснован.

Специфичными на ампутационной поверхности остатка органа могут быть условия, необходимые для накопления регенерационного материала, даже в том случае, если внутренние ткани будут неспособны к регенерации вследствие облучения рентгеновскими лучами, как в наших опытах трансплантации кожи на облученную конечность. Пространственное расчленение бластемы на области различного перспективного значения также происходит при участии остатка органа, так как возникающие в бластеме костные элементы прилегают к остатку скелета, дифференцирующаяся мускулатура может прикрепляться к остаткам мышц и т. д.

Для выяснения, специфичны ли условия накопления регенерационного материала на ампутационной поверхности остатка конечности, была поставлена следующая серия опытов.

Из конечности полностью удалялись все ткани, за исключением нерва. С этой целью кожа конечности разрезалась кольцеобразно в области предплечья или голени и продольным разрезом—до основания конечности. Отсепаровывался нерв конечности и кровеносный сосуд, после чего конечность ампутировалась у самого основания. В образовавшийся кожный чулок вкладывались измельченные мышцы спины и накладывались швы на продольный разрез и на дистальные края кожи. После приживления (через 1—1½ месяца), когда затихали воспалительные явления, дистальный конец обрубка срезался, и, таким образом, обладала ампутационная поверхность, на которой только кожа обладала регенерационными элементами конечности, внутренние же ткани—чужеродны и потенциями конечности не обладали. Будет ли в таких условиях образовываться на ампутационной поверхности бластема из регенерационного материала кожи? При трансплантации кожи конечности на облученную конечность бластема возникала из клеточных элементов кожи, а на ампутационной поверхности, образованной тканями конечности, в данной серии бластема из клеточных элементов кожи должна возникать на чужеродной ампутационной поверхности.

Однако предварительно необходимо убедиться в отсутствии конечностных потенций в мускулатуре спины.

Серия 11. Трансплантация мышц спины аксолотля в облученную конечность

Если трансплантировать мышцы спины в облученную рентгеновскими лучами конечность и после приживления ампутировать конечность, то по характеру регенерата можно будет судить о потенциях трансплантированных мышц, поскольку единственным источником регенерационного процесса могут быть трансплантированные мышцы. Методика—обычная. Задняя конечность реципиента облучалась дозой 7000 г при 100 kV. Через кожный разрез в области бедра частично удалялись мышцы бедра и вкладывались мышцы спины. Мышцы спины брались из спинно-боковой области, посредине между передними и задними конечностями, после чего края разреза стягивались швом. Ампутация конечности производилась в дистальном отделе бедра через 1 месяц после имплантации мышц. Поставлено было 12 опытов.

Результаты опытов распределяются следующим образом:

В 3 случаях регенерировала широкая пластинка, состоявшая из плавниковой ткани.

В 5 случаях образовалась гладкая культи.

В 4 случаях—незначительные остроконечные выросты.

Приводим запись из протокола и описание одного случая.

№ 180 МС. 2/II 1938—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 7/II—вновь облучена конечность дозой 3500 г. 10/II—имплантированы мышцы спины в область бедра. 4/III—ампутирована конечность по дистальному краю бедра. 7/V—регенерировала широкая пластинка плавниковой ткани. Конечность ампутирована.

Гистологическое изучение регенерата показало, что регенерировавшая пластинка состоит исключительно из плавниковой ткани с не-

большим количеством кровеносных сосудов. В остатке конечности обширные деструкционные процессы кости. На дистальном ее конце образовался каллус. Граница между регенератом и старыми тканями чрезвычайно резко обозначена. Старые мышцы в остатке конечности переполнены мезенхимными клетками неясного происхождения; возможно, что они происходят путем выселения мышечных ядер вместе с частью саркоплазмы после разрушения (табл. V, 55).

Нет никаких данных, указывающих на наличие в мускулатуре спины, взятой из области между передними и задними конечностями, конечностных потенций; мускулатура спины может быть использована как материал для создания в конечности чужеродной ампутационной поверхности мышечного волокна. Никаких конечностных признаков регенерат не имеет.

Серия 12. Замена внутренних тканей конечности мускулатурой спины

С помощью описанной выше методики было получено 10 случаев, удовлетворявших всем требованиям данного эксперимента.

Удачными считались те случаи, в которых было достаточное количество плотно уложенных измельченных мышц спины и не происходило некроза дистальной части; во всяком случае, длина обрубка, наполненного трансплантированными мышцами, должна быть не меньше $\frac{2}{3}$ длины бедра или плеча нормальной конечности. Такие условия необходимы для того, чтобы находящиеся в основании обрубка ткани конечности были отделены от ампутационной поверхности достаточно мощным слоем трансплантированных мышц спины.

В противном случае ткани конечности могут проникнуть в дистальный отдел обрубка и принять участие в регенерационном процессе; разумеется, регенерат тогда будет иметь конечностный характер и опыты будут истолкованы неправильно. Некроз дистальной части обрубка и проникновение тканей конечности на ампутационную поверхность мною были неоднократно констатированы. Поэтому случаи, в которых наблюдался некроз дистальной части обрубка и хотя бы частичное выпадение мышц, считались не удовлетворяющими всем требованиям и выделялись в отдельную группу.

Переходим к описанию отдельных случаев.

№ 101 МС. 30/XI 1937—удалены внутренние ткани правой передней конечности аксолотля (часть головки плеча осталось) и имплантированы измельченные мышцы спины другого аксолотля (табл. VI, 56). Дистальный отдел конечности ампутирован в области локтевого сгиба и зашит. Нерв и кровеносный сосуд выведены на поверхность. 12/XII—сильная гиперемия. Конечность яркочерного цвета. Имплантированные ткани прижились. Некроза дистального отдела нет. 31/XII—кончик обрубка срезан. Образовалась значительных размеров ампутационная поверхность, на которой виден конец нерва. 20/II 1938—регенерации нет. Образовался незначительный бугорок. 8/III—обрубок ампутирован у самого основания и подвергнут гистологическому исследованию.

В дистальном отделе под эпителиальным покровом беспорядочно расположены мышечные волокна, принадлежащие имплантированным тканям. Непосредственно под эпителием происходит дифференцировка *corium* кожи. Мышечные волокна частично подвергаются дегенерации и замещаются плотной соединительной тканью, происходящей, очевидно, из перимизия имплантированных мышц. В проксимальном

отделе обрубка происходит регенерация плечевой кости из оставшейся головки плеча, причем эта регенерация происходит путем аппозиции нового хряща, удлиняющего, таким образом, плечевую кость. Новообразованный хрящ хорошо отличим от старого и не покрывает всей поперечной поверхности остатка плеча. Ткани конечности находятся достаточно далеко от ампутационной поверхности и отделены от нее прослойкой трансплантированных мышц спины. Полностью отсутствуют какие-либо признаки регенерационной бластемы или регенерата конечности, за исключением регенерации плечевой кости, которая, очевидно, происходит за счет элементов надхрящницы, поскольку регенерирует только скелет. Регенерация такого типа хорошо известна и происходит при удалении костных элементов из конечности без образования ампутационной поверхности. В свое время такого типа регенерационные процессы послужили основанием для теории регенерации „часть от части“ (табл. VI, 57).

№ 123 МС. 11/XII 1937—удалены внутренние ткани правой задней конечности аксолотля и в кожный чулок имплантированы измельченные мышцы спины. Нерв и кровеносный сосуд выведены на поверхность. Дистальный отдел конечности ампутирован в коленной области и зашит. 19/XII—сильная гиперемия. Обрубок конечности ярко-красного цвета. 31/XII—кончик обрубка срезан. Образовалась значительная ампутационная поверхность и на ней виден обрезанный конец нерва. 25/I 1938—никаких признаков регенерации. На месте ампутации—гладкая поверхность, покрытая кожей. Вновь ампутирован дистальный конец обрубка. 8/III—регенерации нет. Обрубок конечности ампутирован у самого основания и подвергнут гистологическому исследованию.

Несмотря на двукратную ампутацию, регенерации конечности не происходит. В дистальном отделе обрубка беспорядочно расположенные мышечные волокна в значительной своей части дегенерировали и заместились плотной соединительной тканью, бедной клеточными элементами. Нет ни регенерационной бластемы, ни каких-либо регенерировавших элементов конечности. Ткани конечности отделены от ампутационной поверхности прослойкой из имплантированных мышц, занимающих весь дистальный отдел кожного чулка.

№ 124 МС. 11/XII 1937—удалены внутренние ткани левой передней конечности и в кожный чулок имплантированы измельченные мышцы другого аксолотля. Нерв и кровеносный сосуд выведены на поверхность. Дистальный отдел конечности ампутирован в области локтя и зашит. 19/XII—гиперемия конечности. 31/I 1938—дистальный отдел обрубка ампутирован. На ампутационной поверхности виден конец обрезанного нерва. 11/III—никаких признаков регенерации.

Гистологическое исследование показывает наличие незначительных пролиферативных процессов хряща эпифиза плеча. Дистальный отдел кожного чулка заполнен трансплантированными мышцами. Регенерации конечности нет (рис. 58 в тексте).

№ 134 МС. Условия операции аналогичны предыдущим. Операция была произведена на правой задней конечности. После ампутации дистального конца обрубка регенерировал конусовидный вырост круглого сечения, морфологически не имеющий никакого сходства с регенератом конечности. Исследование на срезах показало, что вырост заполнен соединительной тканью плавникового типа. У основания выроста—трансплантированные мышцы, значительно дегенерировавшие и вытесненные плотной соединительной тканью. По одному краю выроста под кожей находится мощная ветвь нерва и крове-

носный сосуд. По ходу нерва, в непосредственной с ним близости, имеется сгущение мезенхимы, представляющее собою, повидимому, начало дифференцировки хряща (рис. 59 в тексте). Возникновение зачатка скелета является, по всей вероятности, результатом прорастания тканей конечности вдоль кожи. Очевидно, при имплантации мышц спины измельченные мышцы были недостаточно плотно уложены

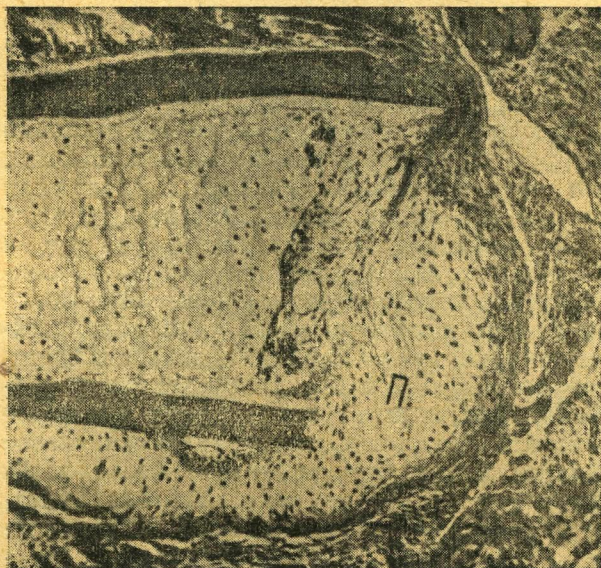


Рис. 58. № 124 МС. Продольный срез через культю.
П—пролиферация хряща

в кожном чулке, вследствие чего в свободное пространство под кожей могли продвигаться пролиферирующие ткани конечности. Необходимо отметить, что обычно при имплантации мышц нерв протергивался в середине плотной массы имплантированных мышц, в данном же случае нерв и кровеносный сосуд находились под самой кожей.

№ 135 МС. Условия операции аналогичны предыдущим.

Регенерировал вырост, морфологически сходный с № 134. На разрезах обнаруживается, что вырост заполнен мезенхимой и

обладает значительным сходством с регенерационной бластемой. Ввиду того, что регенерат был зафиксирован через 1 месяц после ампутации, судить о характере регенерата нельзя (табл. VI, 60).

№ 102 МС. 30/XI 1937—условия операции аналогичны предыдущим. Операция на передней конечности. После ампутации регенерировал незначительных размеров вырост. Гистологическое исследование показало, что регенерат обладает скелетом, реконструкция которого изображена на рис. 61. Регенерировал значительной длины отдел плечевой кости, к которому причленяется незначительных размеров регенерат предплечья. Дистальный конец предплечья прикасается к неоформленной хрящевой массе. Обращает на себя внимание тот факт, что плечевая кость путем аппозиции хряща восстанавливается почти полностью, а регенерат предплечья возникает нормально путем закладки из мезенхимы и несоразмерно мал по сравнению с регенератом плечевой кости. Очевидно, регенерация плеча и предплечья проходила различным образом: плечо—путем наращивания дистального конца, а предплечье—путем дифференцировки зачатка из мезенхимы. Кроме регенерата скелета, присоединяющегося к остатку плечевой кости, вырост обладает еще четырьмя продолговатыми хрящами, вытянутыми в ряд и не связанными с остатками скелета.

Происхождение их связано, очевидно, с прорастанием тканей конечности (мускулатуры и соединительной ткани) в дистальный отдел кожного чулка (табл. VI, 61). Хрящ, лежащий проксимально—самый крупный.

Как было указано выше, из значительного количества поставленных опытов удовлетворяло указанным выше требованиям 10 случаев. Результаты регенераций этих 10 опытов распределяются следующим образом:

В 5 случаях—никаких признаков регенерации, причем в 3 случаях была произведена повторная ампутация, также не приведшая к регенерации.

Незначительные регенеративные образования имели место в 3 случаях: № 102—образование нескольких хрящей конечного типа; № 134, 135—сгущение мезенхимы, представляющее начальные этапы образования хряща.

В одном случае регенерат представлял собою широкую пластинку плавникового типа, не имевшую никаких признаков конечности (табл. VI, 62).

В одном случае регенерат представлял собою химерическое образование из плавниковой ткани и из находящихся на задней поверхности пластинки зачатков двух пальцев (табл. VI, 63).

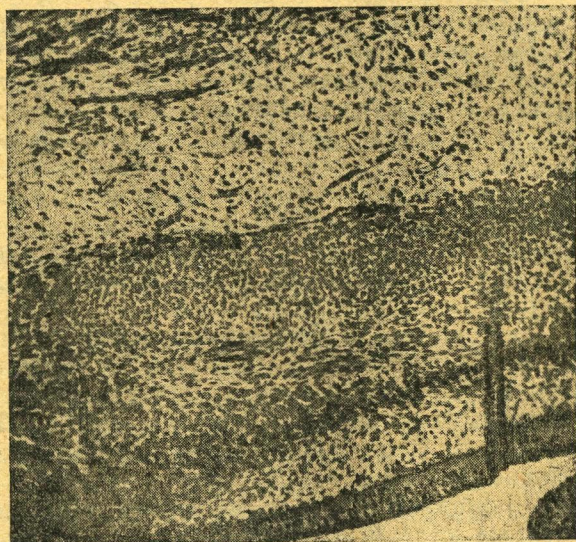
Заслуживают внимания некоторые случаи, в которых из-за некроза дистальной части обрубка сохранилось небольшое количество имплантированных мышц, вследствие чего ткани конечности были отделены от ампутационной поверхности незначительной прослойкой имплантированных мышц. В таких случаях развивалось химерическое образование из плавниковой ткани и конечностных элементов.

№ 118 МС. 9/XII 1937—условия операции аналогичны предыдущим. 13/XII—некроз дистального отдела. Край швов разошлись, и вываливаются имплантированные мышцы. 20/XII—в проксимальном отделе сохранилось небольшое количество имплантированных мышц. Некроз прекратился. Раневая поверхность покрыта эпителием. 18/III 1938—регенерировал химерический регенерат из плавниковой ткани и конечностных элементов (табл. VI, 64).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что при замещении внутренних тканей конечности мышцами спины регенерации конечности не происходит.

Те случаи, в которых наблюдаются регенерационные процессы, сходные с регенерацией конечности, несомненно, объясняются проникновением тканей конечности в дистальный отдел обрубка на ампутационную поверхность.

Трансплантация мышц спины в облученную конечность показала, что эти мышцы не обладают конечностными потенциями, следовательно, единственным источником регенерации конечности, при замещении внутренних тканей конечности измельченными мышцами, могла бы быть кожа конечности. Однако регенерации конечности



Р и с. 59. № 134 МС. Продольный срез через культуру. М—сгущение мезенхимы

не происходит. Напрашивается вывод, что кожа конечности не способна регенерировать конечность, если ампутационная поверхность образована не тканями конечности. Следует подчеркнуть, что речь идет не об участии внутренних тканей в регенерационном процессе в качестве источника регенерационного материала, а о влияниях, осуществляющих регенерацию конечности из материала кожи.

Таким образом можно утверждать, что, несмотря на наличие в *corium* кожи конечности регенерационных клеточных элементов, способных осуществить регенерацию мезодермальных компонентов конечности, регенерация может происходить только в присутствии других, внутренних тканевых компонентов конечности, которые могут, не принимая участия в регенерационном процессе (вследствие облучения), в то же время осуществлять регенерационный процесс, оказывая неизвестного порядка действие на способный к регенерации материал, локализованный в *corium*.

Трансплантация мускулатуры спины в конечность была произведена в недавнее время Воронцовой и Крашенинниковой с целью изучить потенции мышц спины.

Воронцова и Крашенинкова (1937) ставили опыты по трансплантации мышц спины из различных участков по длинной оси тела животного. В одной из серий, при трансплантации мышц в заднюю конечность из спинно-боковой области, приблизительно на равном расстоянии от передней и задней конечностей, в 10 случаях имело место приживание. Из них в 4 случаях регенерации не было, в 4—развились конечности с рядом дефектов и в 2—конусовидные выросты, имевшие коленные сгибы.

Из этих опытов авторы делают выводы о наличии в мускулатуре спинно-боковой области потенций к регенерации конечности, причем, по мнению авторов, эта способность является недостаточно устойчивой. Если мышцы были взяты из области, непосредственно прилегающей к конечности, конечностные признаки регенерата были выражены лучше и регенерация всегда происходила. Если же мышцы были взяты из территории между задними конечностями и хвостом, над клоачным отверстием, то в них обнаруживались потенции и к образованию хвоста, и к образованию конечности, что следует из характера регенератов, из которых некоторые обладали сегментированными мышцами.

Из данных, полученных Воронцовой и Крашенинниковой, особого внимания заслуживают случаи, когда регенерации вообще не происходило (4 случая).

По всей вероятности, только те случаи, в которых не происходило регенерации конечности, удовлетворяли условиям. Они обеспечивали отсутствие внутренних тканей конечности на ампутационной поверхности или в дистальном отделе обрубка конечности. В тех случаях, когда внутренние ткани конечности принимали участие в регенерации, развивались химерические образования или даже почти нормальные конечности. Характер регенерата определялся исключительно соотношением тканей конечности и мускулатуры спины, находившихся поблизости ампутационной поверхности.

В опытах, когда мышцы были взяты из области над клоачным отверстием, вполне естественно, что мускулатура обладала потенциями регенерировать хвост. Так же можно объяснить наличие потенций регенерировать конечность в мышцах, взятых в непосредственной близости от конечности, поскольку в обеих сериях мускулатура принадлежала соответствующим регенерационным террито-

риям. Однако непосредственные данные Воронцовой и Крашенинниковой могут вызвать возражения, ибо нет никаких доказательств того, что регенерат конечности возникал из трансплантированного материала, а не из тканей конечности, находившихся на ампутационной поверхности. Наши опыты могут быть сравнимы только с теми опытами Воронцовой и Крашенинниковой, в которых мышцы для трансплантаций брались из области, удаленной от конечности. Утверждение Воронцовой и Крашенинниковой, что мускулатура спинной области обладает конечностными потенциями, не основательно, ибо при трансплантации мускулатуры спины в необлученную конечность регенерация могла происходить за счет тканей конечности. Я ни разу не получил регенерации конечности, что также говорит против предположения Воронцовой и Крашенинниковой. Отсутствие регенерации в некоторых опытах этих авторов может быть объяснено не недостаточной устойчивостью потенций мускулатуры спины, а количественным преобладанием на ампутационной поверхности тканей, лишенных потенций регенерировать конечность.

Серия 13. Трансплантация кожи конечности на спину

Условия чужеродной ампутационной поверхности, на которой находилась кожа конечности, были воспроизведены и другим путем в серии опытов, преследовавшей те же цели,—выяснить, может ли регенерационная бластема возникнуть из *corium* кожи конечности, если на ампутационной поверхности нет внутренних тканей конечности. С этой целью отсепаровывалась кожа задней конечности и переносилась на спину вместе с лоскутом кожи, прилежащей к основанию конечности. Пустой кожный чулок затем ампутировался почти у самого основания. Через отверстие в лоскуте накалывались иглой мышцы спины, чтобы вызвать гиперемию и воспалительные явления и, таким образом, создать условия, аналогичные условиям, имеющим место при ампутации конечности (табл. VI, 65). Поставлено 10 опытов. Регенерации ни в одном случае не наблюдалось. Можно быть уверенным в том, что накалывание мышц иглой аналогично процессам, вызванным ампутацией. Об этом свидетельствуют опыты Полежаева (1933). Полежаев отводил нерв конечности в мягкие ткани по соседству с конечностью. Срезая кожу, чтобы создать контакт эпителия с раневой поверхностью, и накалывая иглой мышцы, чтобы создать воспалительный процесс, Полежаев получил регенераты конечности.

Наконец, мною, после того как было констатировано отсутствие регенерации, несмотря на трехкратное накалывание мышц спины и срезывание кожи над местом накалывания, под кожу был трансплантирован небольшой кусок мышц конечности. После приживления кожа над трансплантированным куском мышц срезалась. Раневая поверхность затягивалась эпителием, и вскоре регенерировала конечность.

№ 167. 16/X 1936—вырезана кожа со спины и на ее место трансплантирован чулок кожи задней конечности. 20/XI—чулок ампутирован у основания. 20/XI—срезан участок кожи и произведено накалывание мышц спины иглой. 20/XII—регенерация отсутствует. Вновь произведено накалывание мышц иглой. 20/I 1937—регенерация отсутствует. Снова произведено накалывание. 15/II—регенерация отсутствует. Имплантированы под кожу мышцы конечности. 1/III—кожа над имплантатом срезана. 11/V—регенерировала конечность (табл. VI, 66).

Таким образом отсутствие регенерации при трансплантации одной кожи конечности не может быть объяснено недостаточной иннервацией и, по всей вероятности, объясняется тем, что кожа не может воспроизводить регенерат конечности в условиях чужеродной ампутационной поверхности, созданной мускулатурой спины.

Мышцы спины не могут оказывать специфического воздействия, необходимого для формирования бластемы конечности.

Внутренние ткани конечности, наоборот, такие специфические условия на ампутационной поверхности создают.

Таким образом необходимо прийти к заключению о специфичности ампутационной поверхности остатка органа. Эта специфичность заключается в том, что бластема может возникать только на специфичных поверхностях. При нормальной регенерации ампутационная поверхность является источником клеточного материала и фактором, создающим общие условия для образования регенерационной бластемы (иннервация, распад тканей, взаимодействие с эпителием и т. д.). Специфичность эта становится ясной тогда, когда ампутационная поверхность не является сама источником регенерационного материала (вследствие облучения).

Специфичность ампутационной поверхности необходима, по всей вероятности, для первого этапа регенерации, именно для образования регенерационной бластемы, поскольку при переносе зачатка поздних стадий формирования регенерата на чужеродную поверхность развитие регенерата продолжается.

Насколько специфична ампутационная поверхность? Чужеродная поверхность, составленная мышцами спины, оказывается непригодной для регенерационных процессов конечности. Однако трансплантация кожи хвоста на облученную конечность имела своим следствием регенерацию хвостоподобного органа. Следовательно чужеродная для хвоста ампутационная поверхность конечности оказывается достаточно специфичной для осуществления регенерационных процессов хвоста. Правда, регенераты хвоста были очень неполноценны, что может вызвать подозрения о недостаточной специфичности ампутационной поверхности конечности для регенерационных процессов хвоста. Соображение это вполне основательно. Судить об этом можно при сравнении регенерационных процессов, происходящих на нормальной и чужеродной ампутационных поверхностях. Так как ампутационная поверхность конечности оказывается пригодной для регенерационных процессов хвоста, то интересно провести сравнение регенератов хвостоподобных органов, возникших из кожи хвоста на ампутационной поверхности конечности, с регенератами, развившимися из кожи хвоста на ампутационной поверхности хвоста. Интересно установить также, возможна ли регенерация конечности из кожи на ампутационной поверхности хвоста.

Следующие серии опытов дают ответы на поставленные вопросы.

Серия 14. Трансплантация манжетки кожи конечности на облученный хвост

№ 207 КХ. 25/XI 1938—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 29/XI—вновь облучен хвост аксолотля дозой 3500 г. 4/XII—трансплантирована на хвост манжетка кожи конечности белого аксолотля дистальным краем в каудальном направлении (табл. VII, 67). 7/I 1939—хвост ампутирован по манжетке. 24/II—регенерат ко-

нежности на стадии зачатков пальцев. 10/V—четырепалая, чисто белая конечность. Строение регенерата изучено на серии срезов.

Произведенная графическая реконструкция показала, что скелет регенерата сросся своим проксимальным концом с дистальным позвонком остатка хвоста. Линия срастания видна совершенно отчетливо. Регенерат дефектен. В нем проксимальный хрящ, соединяющийся со скелетом хвоста, представляет собой, очевидно, цейгоподиум. Тарзальных элементов 6. В регенерат вросли спинномозговые нервы хвоста и кровеносные сосуды. Совершенно отсутствует в регенерате мускулатура. Мышцы хвоста оканчиваются точно на линии ампутации, которая легко определима по резко обрывающемуся краю *corium* (табл. VII, 68).

№ 282 КХ. Условия операции—те же.

Регенерат конечности. Изучен на серии срезов. Регенерат состоит из проксимально расположенного длинного хряща, представляющего собою цейгоподиум регенерата, слитого с элементами базиподиума. Свободных элементов базиподиума—3. Пальцев—4. Проксимальный хрящ срастается со скелетом хвоста. В регенерат вросли спинномозговые нервы хвоста. Мышц в регенерате нет (табл. VII, 69).

№ 299 КХ. 25/XI 1938—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 29/XI—вновь облучен хвост дозой 3500 г. 4/XII—трансплантирована манжетка конечности белого аксолотля на облученный хвост. 7/I 1939—ампутирован хвост по манжетке. 2/VIII—регенерат конечности (рис. 70 в тексте). Конечность изучена на серии срезов.

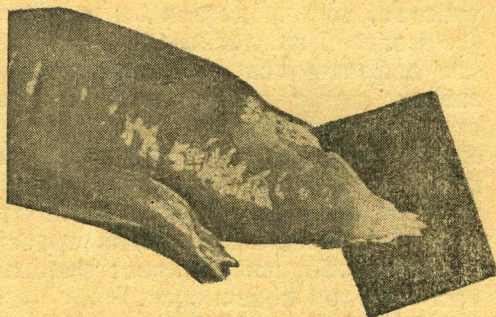


Рис. 70. № 299 КХ. Регенерат конечности на хвосте

Регенерат состоит из широкой пластинки, очевидно, базиподиума, прирастающей к телу позвонка и нейральной дуге. Имеются 4 пальца, из которых 2 частично слитны. Мышц в регенерате нет (табл. VII, 71). В большинстве исследованных случаев (10) скелет регенерата срастался со скелетом хвоста.

Сращение скелета регенерата с позвоночником свидетельствует о наличии цитотаксиса образующегося в бластеме хряща к старому хрящу. Сращение скелета регенерата со скелетом остатка хвоста свидетельствует также о том, что остаток скелета может служить побудителем, „затравкой“ дифференциации в хрящ примыкающих к нему бластных клеток. Остаток скелета побуждает близлежащие клетки бластемы к развитию в хрящ, а, вследствие цитотаксиса образующихся хрящевых клеток к хрящу, хрящевые клетки регенерата оседают на хрящ остатка органа. Возможность другого толкования, что скелет остатка хвоста принимал участие в регенерации в качестве источника скелетного регенерационного материала и поэтому связан со скелетом регенерата, в этих опытах исключена, ибо скелет хвоста вплоть до клоачного отверстия лишен регенерационной способности вследствие облучения. Влияние скелета специфично, следовательно, только в тканевом отношении, но не сказывается на определении качества скелета. В отсутствие старого скелета развитие скелетных элементов регенерата побуждается иными, аналогично

действующими факторами или условиями развития. Сравнение регенератов, возникших на ампутационной поверхности хвоста, с регенератами, развившимися из кожи на ампутационной поверхности конечности, показывает, что вторые развиты лучше. В регенерате на хвосте хуже всего развиваются проксимальные отделы. Ни в одном случае не наблюдалось правильного расчленения голени и закладки бедра. Возможно, что это связано с влияниями чужеродного скелета, притягивающего скелетогенный материал закладки регенерата конечности, из-за чего уродуется формирование проксимального отдела регенерата. Дистальные отделы регенерата развиваются значительно лучше. Таким образом мы приходим к заключению, что ампутационные поверхности конечности и хвоста не равноценны и что регенерационные процессы конечности на чужеродной поверхности хвоста хотя и могут осуществляться, но идут хуже, чем на ампутационной поверхности конечности.

Чужеродная для конечности ампутационная поверхность хвоста все же чем то отличается от чужеродной для конечности ампутационной поверхности, образованной мышцами спины, которая не обладает условиями, допускающими реализацию регенерации конечности из *corium* кожи.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что во всех случаях мышц в регенерате не было. Участие старых мышц в этой серии совершенно исключалось, так как если бы мышцы хвоста принимали участие, то они давали бы исключительно сегментированные мышцы, что могло быть легко обнаружено. Может возникнуть предположение, что дефекты в скелете регенерата, именно в проксимальной его части, зависят не от чужеродной ампутационной поверхности, а от отсутствия мышц, закладка которых может находиться в коррелятивных взаимоотношениях с закладкой скелета. Отсутствие мышц может повлечь дефекты в закладке скелета.

Для проверки возможности такого рода зависимости было поставлено несколько опытов трансплантации манжетки кожи конечности на облученный хвост вместе с небольшим количеством мышечных волокон конечности.

№ 368 КХ. 28/IX 1939—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 1/X—вновь облучен хвост аксолотля дозой 3500 г. 7/X—трансплантирована на хвост манжетка кожи конечности белого аксолотля вместе с небольшим количеством мышц. 7/XI—ампутирован хвост через манжетку. 7/II 1940—регенерат чисто белой конечности. Изучен регенерат на серии срезов. Регенерат состоит из широкой пластинки, срастающейся с дистальным концом хвостового скелета, 5 элементов базиподима и 3 пальцев. Проксимальный широкий хрящ соответствует, очевидно, цейгоподиуму и дистальному концу бедра. В регенерате большое количество мышц. Мышцы регенерата не соединяются с мышцами хвоста (табл. VII, 72).

№ 364 КХ. 29/IX 1939—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 1/X—вновь облучен хвост аксолотля дозой 3500 г. 5/X—трансплантирована на хвост манжетка кожи конечности с бедра белого аксолотля с небольшим количеством мышц. 7/XI—ампутирован хвост через манжетку. 19/XII—регенерат трехпалой конечности.

Изучен регенерат на серии срезов.

Скелет хвоста срастается с проксимально расположенным хрящом регенерата. Ни один из хрящевых элементов регенерата не может быть отождествлен с цейгоподиумом. Мышцы в регенерате имеются

в большом количестве и нигде не соприкасаются с мышцами хвоста (табл. VII, 73).

Таким образом, несмотря на наличие мышц, проксимальный отдел регенерата развит плохо. Следовательно причиной этому является чужеродная ампутационная поверхность хвоста.

Серия 15. Трансплантация кожи хвоста на облученный хвост

№ 284 КХХ. 16/XI 1938—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 7000 г. 17/II 1939—трансплантирована на хвост манжетка кожи хвоста от другого аксолотля. Проксимо-дистальная ориентация кожи при трансплантации сохранена. 21/III—хвост ампутирован по манжетке. 27/V—регенерировал хвостоподобный вырост.

Изучение регенерата произведено на срезах (табл. VII, 74). Осевые органы регенерата окружены с дорзальной и вентральной сторон плавниковой каймой. Скелет регенерата представлен хрящевым нерасчлененным стержнем, примыкающим к ампутационной поверхности дистального хвостового позвонка. Вокруг места сращения образовалась костная мозоль. В регенерате, у его основания, имеется одна пара нейральных дуг. Нерасчлененный хрящевой стержень является нормальным этапом регенерации хвоста. При нормальной регенерации дифференцировка скелетных частей начинается с основания регенерата. На одном и том же регенерате можно наблюдать различные стадии дифференцировки скелета. На проксимальном конце могут находиться расчлененный на позвонки хрящевой тяж и дуги с остистыми отростками, на дистальном—еще нерасчлененный хрящевой тяж, или дистальный конец может еще расплываться в мезенхиму. Расчленение хрящевого стержня в контрольном регенерате, ампутированном одновременно с опытным, наступило значительно раньше.

В опытных регенератах расчленение хрящевого стержня не наступило после истечения 3 месяцев со дня ампутации. По обе стороны хрящевого стержня расположены сегментированные, типично хвостовые мышцы, не соприкасающиеся с мышцами остатка хвоста. Возникновение мышц, очевидно, обусловлено занесением мышечных волокон хвоста вместе с манжеткой кожи. Спинной мозг в регенерат не врастает, и его дистальный ампутированный конец никаких признаков регенерации не имеет.

№ 298 КХХ. 25/XI 1938—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 29/XI—вновь облучен хвост дозой 3500 г. 27/II 1939—трансплантирована манжетка кожи хвоста от другого аксолотля. Проксимо-дистальная ориентация манжетки при трансплантации сохранена. 21/III—ампутирован хвост по манжетке. 27/V—регенерировал хвостоподобный вырост.

Изучен на серии срезов. Регенерат—нерасчлененный. Хрящевой стержень сходный с предыдущим (№ 284). Закладки дуг нет. Дистальная часть выроста заполнена плавниковой тканью. Хрящевой стержень прирос к хвостовому скелету.

№ 302 КХХ. 1/XII 1938—облучен хвост аксолотля рентгеновскими лучами дозой 3500 г. 7/XII—вновь облучен хвост дозой 3500 г. 9/XII—трансплантирована кожа хвоста на облученный хвост. Проксимо-дистальная ориентация манжетки при трансплантации сохранена. 21/III 1939—ампутирован хвост по манжетке. 20/VIII—хвостоподобный регенерат. Изучен на срезах. Регенерат не имеет никаких скелетных образований и целиком заполнен соединительной тканью.

Серия 16. Трансплантация плечевой кости в облученную заднюю конечность

№ 45. 22/X 1935—облучена правая задняя конечность аксолотля дозой 5000 г. 25/XII—вырезана бедренная кость и имплантирована плечевая. 11/I 1936—конечность ампутирована в области дистального отдела бедра. 4/V—регенерировала конечность с 4 пальцами.

По внешним признакам конечность является передней. На препарате скелета можно установить наличие хорошо выраженного локтевого сочленения. Это, несомненно, передняя конечность.

Всего было поставлено 17 опытов.

Приведенный случай является наилучшим. Остальные регенераты развиты значительно хуже: в большинстве опытов регенерировали короткие уродливые четырехпалые конечности, в одном—уродливая трехпалая, в другом—однопалая; в одном случае регенерация отсутствовала. Вследствие этого квалифицировать регенераты как переднюю или заднюю конечность невозможно (табл. VII, 75 и 76).

Во всех опытах этой серии регенерация происходила намного медленнее, чем в контроле. Регенераты не увеличивались в размерах. Следовательно можно констатировать, что трансплантированная костная ткань (вернее, надкостница) обладает потенциями к регенерации мезенхимных тканей конечности подобно коже конечности. Однако регенерация идет медленно и полнота регенерации несовершенна.

Серия 17. Трансплантация мышц передней конечности в облученную заднюю конечность

Всего поставлено 10 опытов. Во всех случаях регенерировали уродливые конечности со многими пальцами. Привожу протокол одного опыта.

№ 77. 3/XI 1935—облучена правая задняя конечность аксолотля рентгеновскими лучами дозой 10000 г. 8/XII—вырезаны мышцы облученной конечности в области бедра и заменены мышцами передней конечности. 9/I 1936—ампутирована конечность по бедренной кости. 13/II—регенерат с зачатками 12 пальцев. 3/IV—регенерировала уродливая конечность со многими пальцами. Определить, какая это конечность—передняя или задняя,—невозможно.

Гистологическое исследование показывает, что в регенерате имеются все тканевые компоненты конечности (табл. VII, 77).

Заключение

Опыты по трансплантации кожи с передней конечности на заднюю, а в особенности с конечности на хвост, достаточно отчетливо показывают отсутствие какого-либо детерминирующего влияния со стороны остатка органа, именно детерминирующего влияния, изменяющего направление развития зачатка одной системы в другую.

Во введении уже упоминалось о том, что а priori трудно ожидать возможности изменения одной регенерирующей системы в другую, поскольку даже в эмбриогенезе почка передней и задней конечностей, почка хвоста на самых ранних стадиях оказываются детерминированными как данная система при одновременном сохранении способности к регуляциям в пределах данной системы. Понятия, добытые изучением эмбриональных процессов, не могут быть непосредственно распространены на регенерационные явления. В регенерационных процес-

сах конечности и хвоста амфибий остаток органа не играет такой роли, как, например, при закладке медулярной пластинки — дорзальная губа бластопора (крыша первичного кишечника).

Презумптивный медулярный материал может действительно изменить направление развития, чего не наблюдается в регенерационном процессе конечности или хвоста. Специфичность остатка органа заключается в том, что он является источником, поставляющим клеточный материал, и в этом отношении не может быть сравним с организатором. Клеточный материал, поставляемый остатком органа, неоднороден. Однородный скелетогенный материал поставляют *согит* кожи, скелет и соединительная ткань. Неоднородный материал поставляют мускулатура, дающая скелетогенный материал (очевидно, из перимизия) и миобласты на образование мышц регенерата.

Из этого вытекает неравноценность отдельных компонентов в нормальной регенерации.

Определяющая роль принадлежит тому компоненту, который является единственным или главным источником регенерационного материала. При трансплантации кожи хвоста на облученную конечность, регенерирует хвостоподобное образование, несмотря на полную морфологическую сохранность мускулатуры конечности. Мускулатура конечности вследствие облучения не участвует в поставке материала и потому не в состоянии оказать какое-либо изменяющее действие на направление развития. Доля участия в регенерации трансплантированной кожи хвоста возрастает. Отсутствие регенерации со стороны мускулатуры и других тканей разрешает реализацию тканевых потенциалов в клетках, происходящих из *согит* кожи хвоста в различных направлениях, но в пределах той системы, которой принадлежит трансплантированная кожа.

При трансплантации кожи хвоста на необлученную конечность, доля участия в регенерации клеток кожи мала, основную массу клеточного материала поставляют мышцы и ими определяется направление. При нормальной регенерации вообще противопоставление регенерационной бластемы остатку органа может носить только условный топографический смысл. Работа Басиной в нашей лаборатории показала, что приток материала из старых тканей продолжается очень долго, даже после формирования бластемы, а гистологические исследования различных авторов приводят к выводу, что мускулатура регенерата образуется путем врастания мускульных дорожек от мускулатуры остатка органа. В регенерационном процессе участвуют все ткани, клетки которых не утратили способности к делению.

Мы приходим к выводу, что кожа, мускулатура (вместе с соединительнотканными прослойками) и кость с надкостницей являются источниками регенерационного материала. Это не значит, что их доля участия в нормальном процессе регенерации одинакова. Мы видели, что роль мускулатуры как источника регенерационного материала выше, чем остальных компонентов. Проспективное значение отдельных тканей в нормальной регенерации может быть очень ограничено — вплоть до „часть от части“. Эксперимент вскрывает, что потенциалы этих тканей значительно шире, что может приводить к далеко идущим регуляциям. В этом отношении регенерационный процесс хорошо сравним с эмбриогенезом. Так, проспективное значение презумптивных областей бластулы амфибий всегда одно и то же. Потенциалы презумптивных областей вскрываются только при выключении их из нормальных условий при обменных трансплантациях и дефект-эксперименте.

Так же точно дефект-эксперимент вскрывает потенции отдельных компонентов регенерации при удалении и замещении другими и выключении из регенерационного процесса облучением рентгеновскими лучами.

Ни на одной из стадий развития регенерационная бластема не бывает недетерминирована как зачаток системы. Она всегда детерминирована как система, но в то же время способна к регуляциям.

Противоречивые результаты различных исследователей объясняются, прежде всего, тем, что различные авторы работали с животными различного возраста и различных видов. Кроме того все исследователи крайне поверхностно отнеслись к гистологическому контролю опытов, и нет никаких гарантий, что в одних случаях захватывались вместе с бластемой старые ткани, а в других — бластема вытеснялась местными тканями хозяина. Может возникнуть предположение, что бластема детерминирована раньше, в возрасте от 1 до 7 дней. Предположение это устраняется нашими опытами. Формирование бластемы в этих опытах с момента ампутации происходило на чужеродной ампутационной поверхности и все же изменения направления развития не происходило. Нет никаких оснований считать бластему нуллипотентной или плюрипотентной; как зачаток органа — бластема унипотентна.

Молодые регенерационные бластемы, при трансплантации их в какое-либо иное место организма, не развиваются либо в силу недостаточности регенерационного материала, поскольку было сказано, что приток его продолжается длительное время, либо в силу отсутствия соответствующих условий для их развития. Хорошей иллюстрацией первого положения может служить проведенное в нашей лаборатории научной сотрудницей Самаровой исследование, в котором бластема с передней конечности различных возрастов переносилась на ампутационную поверхность задней облученной конечности. Оказалось, что молодые регенерационные бластемы, именно те, которые по Вейсу должны быть недетерминированы, к развитию неспособны, несмотря на то, что ампутационная поверхность облученной конечности обладает условиями, необходимыми для реализации регенерационного процесса. Бластема не развивалась вследствие недостатка материала. Самарова также показала, что регуляторные возможности регенерационной бластемы весьма ограничены и совершенно неверно сравнение регулятивных явлений в бластеме с регуляцией, например, $1/2$ бластомера в целую личинку. Регуляция в регенерационной бластеме требует дополнительного регенерационного материала из остатка органа. Примером возможности второго предположения может служить опыт с замещением внутренних тканей конечности мышцами спины. Кожа обладает всеми элементами, необходимыми для осуществления регенерации. Однако регенерация не происходит в силу того, что чужеродная ампутационная поверхность мышц спины не обладает условиями, необходимыми для возникновения бластемы конечности.

Наши данные подтверждают наблюдение Лиознера, что наличие в остатке органа позвоночного столба не является необходимым условием для регенерации скелета. Однако представляется совершенно невероятным допущение, „что при регенерации хвостоподобных органов были использованы скелетные ресурсы конечности, а мышцы хвоста лишь тем или иным способом повлияли на их дифференцировку“ (Лиознер). Никаких фактов в пользу такого допущения нет. Все компоненты остатка органа являются специфичными, за исключением кровеносных сосудов и эпителия, в противоположность утвер-

ждению Вейса об отсутствии специфичности отдельных тканевых компонентов.

Клеточный материал бластемы состоит из клеток скелетогенных и миобластов. Эти два зачатка находятся в коррелятивной связи. Отсутствие мышечных закладок не тормозит образования скелета.

Регенерационный клеточный материал локализован во всех тканевых компонентах (кожа, мышцы, кость) и не представляет собою какого-либо особого резерва эмбриональных клеток.

ЛИТЕРАТУРА

- Астрахань—Москва, 1929.
Балінський, В. І.—Труди Фіз.-матем. відділу УАН т. 12, вып. 3, 1929.
Басина, Ю. А.—(В печати).
Брунст, В. В. і Шереметьєва, К.—Труди Інституту зоології ВУАН т. 6, 1935.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, К.—Труди Інституту зоології ВУАН т. 1, 1934.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, К.—Труди Інституту зоології ВУАН т. 6, 1935.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, Е. А.—Експериментальна медицина № 7, 1936.
Брунст, В. В.—Успехи современной биологии т. VI, 1937.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, К.—Збірник дослідів над інд. розвитком тварин. Акад. наук УРСР т. 10, 1937.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, Е. А.—Бюлл. експ. биол. и мед. т. III, вып. 4, 1937.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, Е. А.—Бюлл. експ. биол. и мед. т. III, вып. 4, 1937.
Брунст, В. В. і Шереметьєва, К. О.—Труди Інституту зоології та біології Акад. наук УРСР т. 17, 1937.
Брунст, В. В.—Труди Інституту зоології та біології Акад. наук УРСР т. 18, 1938.
Воронцова, М. А.—Труды лаборатории эксп. биологии Московского зоопарка т. IV, 1928.
Воронцова, М. А. и Лиознер, Л. Д.—Труды Института эксп. морфогенеза т. V, 1936.
Воронцова, М. А., Лиознер, Л. Д. и Кузьмина, Н. А.—Труды Института эксп. морфогенеза т. IV, 1936.
Воронцова, М. А. (при участии Крашенинниковой, Е. П.)—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. IV, вып. 3, 1937.
Воронцова, М. А.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. IV, вып. 2, 1937.
Воронцова, М. А.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. IV, вып. 3, 1937.
Воронцова, М. А.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 1, 1938.
Воронцова, М. А. и Лиознер, Л. Д.—Труды Института эксп. морфогенеза т. VI, 1938.
Гексли, Д. и де Бер, Г.—Москва—Ленинград, 1936.
Гольцман, О. Г.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VIII, вып. 2, 1939.
Гольцман, О. Г.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VIII, вып. 6, 1939.
Ефимов, М. И.—Журн. эксп. биол. т. VII, 1931.
Ефимов, М. И.—Биол. журн. т. II, 1935.
Ефимов, М. И.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 1, 1938.
Жинкин, Л. Н.—Труды лаборатории эксп. зоологии и морфологии животных Акад. наук СССР т. III, 1934.
Заварзин, А. А. и Стрелин, Г. С.—Вестн. рентгенологии и радиологии т. IV, 1928.
Заварзин, А. А.—Архив анат., гист. и эмбр. т. XIX, вып. 3, 1938.
Заварзин, А. А.—Архив анат., гист. и эмбр. т. XIX, вып. 3, 1938.
Казанцев, В.—Труды лаборатории эксп. зоологии и морфологии животных Акад. наук СССР т. III, 1934.
Крюкова, З. И.—Архив анат., гист. и эмбр. т. XIX, вып. 3, 1938.
Личко, Е. Я.—Доклады Акад. наук, серия А, № 20, 1930.
Личко, Е. Я.—Доклады Акад. наук, серия А, № 3, 1932.
Личко, Е. Я.—Труды лаборатории эксп. зоологии и морфологии животных Акад. наук СССР т. IV, 1935.
Личко, Е. Я.—Сборник „Академику Насонову“, 1937.

- Лизознер, Л. Д.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 3, 1938.
 Лизознер, Л. Д.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 3, 1938.
 Лизознер, Л. Д.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VIII, вып. 1, 1939.
 Лизознер, Л. Д.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. IX, вып. 1, 1940.
 Надсон, Р. и Рохлина—Вестн. рентгенологии т. 4, вып. 3, 1926.
 Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. II, № 4, 1934.
 Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. II, № 5, 1934.
 Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. III, № 3, 1934.
 Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. I, № 6, 1935.
 Насонов, Н. В.—Доклады Акад. наук т. XV, № 6—7, 1937.
 Неменов, М. Н.—Вестн. рентгенологии и радиологии т. 3, вып. 5, 1925.
 Никитин, С. О.—Збірн. наук. праць Одеськ. медінституту, 1936.
 Никитин, С. А. и Максимчук, Е. П.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. III вып. 6, 1937.
 Никитин, С. А. и Максимчук, Е. П.—Збірн. наук. праць Одеськ. медінституту, 1936.
 Петров, В.—Бюлл. эксп. биол. и мед., т. X, вып. 4, 1940.
 Полежаев, Л. В.—Биол. журн. т. II, 1933.
 Полежаев, Л. В. (при участии Фавориной В. Н.)—Доклады Акад. наук т. IV, № 8—9, 1934.
 Полежаев, Л. В.—Зоол. журн. т. 12, вып. 4, 1934.
 Полежаев, Л. В.—Доклады Акад. наук т. XV, № 6—7, 1937.
 Попов, В. В.—Зоол. журн. т. XII, 1933.
 Попов, В. В. и Валугин, Ф. Н.—Труды Института эксп. морфогенеза т. 5, 1936.
 Попов, В. В., Евдокимова, С. Н. и Крылова, А. Г.—Доклады Акад. наук т. XVI, 1937.
 Савчук, М. П.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. IV, вып. 2, 1937.
 Самарова, В.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. X, вып. 4, 1940.
 Самарова, В.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. XI, вып. 1, 1941.
 Светлов, П. Г.—Труды лаборатории эксп. зоологии и морфологии животных т. 10, 1934.
 Стрелин, Г.—Вестн. рентгенологии и радиологии т. XV, 1935.
 Уманський, Е. і Самарова, В.—Експериментальна медицина № 7, 1936.
 Уманский, Э.—Биол. журн. т. VI, № 4, 1937.
 Уманский, Э.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 2, 1938.
 Уманский, Э.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 4, 1938.
 Уманский, Э.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VIII, вып. 2, 1939.
 Шевченко, Н. Н.—Бюлл. эксп. биол. и мед. т. VI, вып. 3, 1938.
 Шевченко, Н. Н.—Биол. журн. т. VII, № 5—6, 1938.
 Часовников, Н. С.—Сиб. архив теор. и практ. медицины т. III, вып. 1, 1928.
 Ясвойн—Вестн. рентгенологии и радиологии т. IV, 1926.
 Balinsky, B. I.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 123, 1931.
 Balinsky, B. I.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 130, 1933.
 Bardeen and Baetjer—Journ. Exp. Zool. vol. I, 1904.
 Bergonie, J. et Tribondeau, Z.—C. R. de l'Acad. de Sc. Paris, 143, 1906.
 Bier, A.—Arch. f. Klinchirurgie. Bd. 127, 1923.
 Bijtel, I. H.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 118, 1929.
 Bischler, V.—Revue suisse de zool. 33, 1926.
 Brunst, V. and Scheremetjeva, E. H.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 128, 1933.
 Buttler, E. G.—Science v. 74, 1931.
 Curtis, W. C. and Ritter, R. A.—Anat. Record. v. 37/2, 1927.
 Curtis, W. C. and Jane Hickman—Anat. Record. v. 34, 1926.
 David, Lore—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 126, 1932.
 David, Lore—Arch. Anat. microscop. 30, 1934.
 Dessauer—Arch. f. Exper. Zellen. Bd. 11, 1931.
 Dessauer—Strahlentherapie. Bd. 18, 1924.
 Detwiler, S. R.—Journ. of exper. Zoology v. 64, 1933.
 Filatow, D. P.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 113, 1928.
 Filatow, D. P.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 121, 1930.
 Glaeser, K.—Arch. mier. Anat. Bd. 75, 1910.
 Godlewsky, E.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 114, 1928.
 Grasnuk, W.—Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 90, 1917.
 Guyenot, E.—Bull. Biol. de la France et de la Belgique 64, 1930.
 Guyenot, E.—Revue suisse de zool. 34, 1927.
 Guyenot et Schotte—Comp. ren. soc. Biol. 34, 1926.
 Halberstadter—Berl. Klin. Wochenschrift, 1905.
 Hellmich, W.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 121, 1930.
 Hertwig, Gunter—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 111, 1927.

- Holthusen, H.—Pfluger's Arch. Bd. 187, 1921.
 Korschelt, E.—Bd. I. Regeneration. Berlin, 1927.
 Korschelt, E.—Bd. II. Transplantation. Berlin, 1931.
 Lacassagne—Arch. français de pathol. gen. et experim. VI, 1922.
 Piera Locatelli—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 114, 1929.
 Milojevic, B. D.—Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw. Bd. 103, 1924.
 Mohr, C. D.—Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 92, 1919.
 Polezajew, L. W.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 133, 1935.
 Reed, M.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 17, 1903.
 Sauter—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 132, 1934.
 Schuberg, A.—Zeitsch. f. wissenschaft. Zoologie. Bd. 74, 1903.
 Schuberg, A.—Zeitsch. f. wissenschaft. Zoologie. Bd. 87, 1907.
 Schwidewsky, Gunter—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 32, 1934.
 Severinghaus—Journ. exp. Zool. v. 56, 1930.
 Smith, P. E.—Цитировано по Гексли и де Бер.
 Strelin, G. S.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 115, 1929.
 Stone, R. G.—Journ. of Morphology v. 53, 1932.
 Stone, R. G.—Journ. of Morphology v. 54, 1933.
 Tornier, G.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 22, 1906.
 Turner, C. D.—Journ. exp. Zool. v. 71, 1935.
 Vogt, W.—Anat. Anzeiger. Bd. 71, 1931.
 Watterman—Arch. Exper. Zellfor. Bd. 11, 1931.
 Wendelstadt—Arch. mikr. Anatomie. Bd. 63, 1904.
 Wendelstadt—Arch. mikr. Anat. Bd. 54, 1901.
 Weiss, P.—Naturwissensch. 2, 1933.
 Weiss, P.—Arch. f. mikr. Anat. Bd. 102, 1924.
 Weiss, P.—Arch. f. mikr. Anat. Bd. 104, 1925.
 Weiss, P.—Arch. f. mikr. Anat. Bd. 104, 1925.
 Weiss, P.—Arch. f. mikr. Anat. Bd. 104, 1925.
 Weiss, P.—Morphodynam. Abh. z. theoret. Biol., Berlin, 1926.
 Weiss, P.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 107, 1926.
 Weiss, P.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 109, 1927.
 Weiss, P.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 109, 1957.
 Weiss, P.—Biol. Zentrbl. 48, 1928.
 Weiss, P.—Entwicklungs physiologie der Tiere, 1930.
 Weiss, P.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 122, 1930.
 Zawarzin, A. A.—Arch. f. Entw. Mech. Bd. 115, 1928.
 Zhinkin, L.—Zool. Anzeiger 100, 1932.

INVESTIGATION OF DETERMINATION OF REGENERATIVE PROCESSES IN AMPHIBIANS

E. UMANSKI

Sector of Experimental Zoology (Chief—Prof. E. E. Umanski) of the Zoo-Biological Institute of the Kharkov State University

1. The theory of the determination of a regenerate put forth by Weiss has been formed under the influence of successes of the mechanics of development in connection with the discovery by Spemann of the induction phenomenon.

2. The doctrine on the indetermination of the regenerative blastem was based on the erroneously interpreted experimental data. The dissatisfaction with regard to the experiments on the blastem transfer, which had served as basis for the conception of Weiss, consisted in the fact that the possibility of forcing out of the transplanted material by the recipient's tissues has not been eliminated.

3. The regenerative blastem of the organ (extremity, tail) cannot possess a greater potential volume than the embryonal rudiment of the organ in ontogenesis. The embryonal rudiments of the extremity and tail are not capable of changing the direction of the development into another system.

4. The search of special „totipotential“ reserve cells of the embryonal type in amphibians proved a failure. At a thorough analysis totipotential cells appear to be cells with limited potencies. Their potencies are in the limits of the derivatives of the germ layers.

5. The applied up till now method did not permit to investigate in an isolated manner the role of separate components in the regeneration without the anatomic in-

tegrity of the organ, since the excluding of the remaining components from the regeneration could not be reached at by another way and has always been incomplete and imperfect.

6. We elaborated a method of investigation which permits to study the formative properties of separate components. The method consists in combining the irradiation of the organ by roentgen rays with transplantation into the irradiated organ of separate tissue components.

7. Roentgen rays (a dose of 5000—7000 r at a tension of 100 kV) suppress the regenerative capacity of the extremity and tail of the axolotl. The capacity to regeneration fails to restore in spite of the multiple amputations during a period of several years. The anatomic and functional integrity of the organ is fully maintained. The mechanism of the roentgen-ray effect is not elucidated, but there is reason to suppose that the loss of the regenerative capacity is connected with the loss of the cell capacity to division.

8. As a result of transplanting into the irradiated organ (extremity, tail) non-irradiated components the regenerative capacity is restored. The restoration of the regenerative capacity of an irradiated organ after transplantation is conditioned by the introduction of regenerative material and not by the elimination of the roentgen-ray effect by the „curative“ influence of the transplantat. The investigation of the mitotic activity of irradiated and transplanted tissues have shown that irradiated tissues do not participate in regeneration as a source of the regenerative material. The transplantat represents the sole source of the regenerative material.

9. The transplantation of non-irradiated tissue components into the irradiated organ permits to investigate the regenerative potencies of the transplantat, its role in the regenerate formation, the interaction with the remaining components at maintaining the anatomic integrity of the organ. The possibility of forcing out the regenerate which arose from the transplanted tissues by the regenerate of the recipient's tissues is excluded owing to the incapability to regeneration of the irradiated tissues.

10. Roentgen radiation does not provoke any inhibiting action on the determining influences proceeding from the rest of the organ.

11. With the help of this method there has been carried out a series of experiments on the elucidation of the regenerative potencies of the tissue components of extremity, tail, flank and back of the axolotl.

12. The substitution of skin of an irradiated hind extremity by the skin of the anterior extremity with a subsequent amputation leads to a renewed regeneration and the arisen regenerates possess the signs of the anterior extremity.

13. The substitution of skin of an irradiated tail by the skin of the extremity with a subsequent amputation leads to regeneration of the extremity and vice versa, the transplantation of the tail skin onto the extremity leads to the development of the tail-like organ.

14. The obtained data testify as to the incapacity of the rest of the organ to change the direction of the development of material belonging to a foreign system. The regenerate develops in conformity with its origin. The changing of one system into another is impossible at regeneration (extremity into tail and vice versa). In this respect no determining influences emanate from the rest of the organ. Neither the rest of the organ nor its separate components are capable of changing the direction of development of the foreign material.

15. The rest of the organ and the arisen regenerate on its amputated surface are correlated.

The correlations can be demonstrated by means of exchange transplantations in the limits of the given system. At transplantation of the femoral skin onto the shin of an irradiated extremity the amount of the restored divisions is not determined by the transplantat but by the level of the amputation of the irradiated tissues and by the volume of resorption of the shin bones. At transplantation of the shin skin onto the irradiated thigh the shin falls out owing to the counter-attraction of the regenerative material by the amputated femoral end which completes itself to a whole. This confirms the possibility of regeneration in the proximal direction.

At transplantation of the femoral bone into the irradiated shin the amount of restorative divisions is determined by the transplantat. The correlations are often incomplete.

16. The skin of the head, back and side transplanted onto an irradiated extremity does not result in regeneration of the extremity after amputation. The regeneration is either fully absent or is limited by the formation of a growth filled with fin tissue. The regeneration does not occur owing to the lack of extremity potencies in the skin of the head, back and side. This confirms the presence of regenerative territories in the axolotl skin.

The specificity of the skin of various territories is determined by the specificity of the corium. On the contrary, the epithelium of any section of the body is not specific and can be transformed into an extremity epithelium.

The regenerative territory of the extremity is very limited in space. The skin taken even in direct proximity from the extremity base does not give a full-value regenerate of the extremity.

17. The amputation surface necessary for the realization of the regenerative process is relatively specific. Thus, the regeneration of the extremity from the skin cannot take place on the amputation surface formed by the back muscles, but occurs on the amputation surface of the tail.

18. The skin (corium), muscles (together with the perimysium) and bone with periosteum are the sources of the regenerative material. With regard to their formative activity these components are not of equal value. The leading role belongs to the muscles. The role of the muscles as a source of regenerative material exceeds that of the remaining components.

The regenerative cellular material does not represent any special reserve of embryonal cells.

The skeleton of the rest of the organ exerts a formative influence on the regeneration. The skeleton influence on the development of skeleton elements in the blastem is evidently of a stimulating character for the differentiation of the cartilage from the blastem.

19. The regenerative blastem as the rudiment of the system is not indetermined on neither of the stages of development. As the rudiment of the organ the blastem is unipotential.

20. The cellular material of the regenerative blastem consists of skeletogenic cells and mioblasts. These two rudiments are in correlative connection. The absence of muscle rudiments does not inhibit the skeleton formation.
