

МЕХАНИКА РАЗВИТИЯ

Я. А. ВИННИКОВ

**РОСТ И ПРЕВРАЩЕНИЯ В ТКАНЕВЫХ КУЛЬТУРАХ НАРУЖНОГО ПИГМЕНТНОГО СЛОЯ ЗРИТЕЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕТЧАТКИ (ТАПЕТУМ)**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 25 V 1938)

Исходным экспериментальным материалом явились глаза эмбрионов свиньи, длиной от 5 до 18 см и глаза новорожденных и взрослых кроликов—альбиносов и пигментированных. Культивирование продолжалось более 67 дней. Как известно, материал тапетум на стадии глазной закладки, затем глазного пузырька и, позже, глазного бокала представляет собой слой призматических клеток, ядра которых располагаются на разном уровне. Через некоторое время тапетум несколько отстаёт по темпу своего роста от прилегающего к нему перцепторного листка, кроме того, в его клетках появляется пигмент. Первоначально пигмент возникает в виде гранул, затем, на более поздних стадиях, он принимает форму иголок и кристаллов. По мере разрастания глаза тапетум превращается в однослойный листок, состоящий из призматических невысоких элементов с большим, круглым ядром в центре клетки. Правильную, большей частью шестиугольную, полигональную форму элементов на этой стадии удастся проследить у зародышей свиньи, длиной в 13 см. Видны многочисленные митозы; преобладают одноядерные клетки. У новорожденных кроликов ядра тапетум чрезвычайно типичны; в клетках обнаруживаются, как правило, 2 ядра. Вопрос о размножении элементов тапетум на этих стадиях неоднократно поднимался в литературе и неправильно решался в пользу амитоза<sup>(1,2)</sup>. Двухядерные клетки образуются митотическим путем, но митоз на этих стадиях не сопровождается плазмотомией, которая, по видимому, затруднена вследствие геометрически правильной формы клеток, так как большинство элементов тапетум представляет собой шести-, пяти-, четырех-, восьми- или семиугольники.

Изменения описанного исходного материала во время эксплантации прослеживаются как прижизненно, так и на фиксированных препаратах. Если тапетум отслаивался совместно с прилегающей к нему хориоидеей, то она обычно оказывалась внутри, а элементы ретины на поверхности эксплантата. До 24 час. заметных изменений не наступает. На вторые сутки углы многогранников на краевых участках эксплантата принимают закругленную форму. Ядро набухает. Элементы нагромождаются друг на друга и постепенно передвигаются в фибрин, где они и образуют разнообразные структуры зоны роста. Разные участки эксплантата неравномерно участвуют в прорастании. Большим своеобразием отличаются пре-

вращения, наблюдаемые на непрорастающей поверхности эксплантата. Округляющиеся и размножающиеся элементы наслаиваются друг на друга, но не выселяются в фибрин. Клетки, входящие в состав этого скопления, отличаются большей частью своей двуядерностью. Митозы попадают только в одноядерных клетках. Некоторые из них подвергаются вакуолизации. Рано или поздно непрорастающие скопления на поверхности основного кусочка передвигаются в фибрин, образуя там экстенсивную зону роста. Клетки распластаются и уплощаются, не теряя при этом взаимной связи друг с другом. Переход в зону роста не всегда сопровождается усилением митотической деятельности. Здесь обнаруживается интересное явление, связанное с двуядерностью большинства клеток. Двуядерные элементы, передвинувшиеся в зону роста на том или ином расстоянии от центра эксплантата, как правило, претерпевают плазмотомию, и только после того, когда протоплазматическому телу соответствует одно ядро, клетка начинает делиться митотическим путем.

Структуры, возникающие в зоне роста, отличаются большой сложностью и разнообразием. Можно отметить эпителиоподобные мембраны, которые более или менее равномерно окружают кусочек. Чаще всего мембран бывает несколько; тогда они располагаются в разных плоскостях. Между ними обычно прорастают тяжи, которые связываются с мембранами. Мембраны и тяжи, сливаясь друг с другом и утолщаясь, могут образовывать комплексы более сложного строения. В зоне роста встречаются иногда особые, причудливые звездчатые клеточные комплексы; местами попадают также разрыхленные, сетчатые структуры, состоящие из пигментированных двуядерных элементов, которые соединяются друг с другом при помощи длинных, натянутых протоплазмических связей. Описанные структуры встречаются на всех стадиях культивирования и обладают способностью переходить друг в друга.

Пигмент, обнаруживаемый в зоне роста, является двойственным по своему характеру, времени и месту образования. В интенсивно растущих культурах вблизи от центрального кусочка он переходит от материнских клеток. Краевые клетки получают его все меньше и меньше, и на периферии он вскоре вовсе исчезает. На этом основании Капель отрицает пигментобразование *in vitro*; однако, если культура замедляет свой рост, что не всегда зависит от отсутствия эмбрионального экстракта, то в таких периферических участках, перед тем совершенно лишиться пигмента, удается обнаружить его образование первоначально в единичных, а затем в целых группах клеток. Вновь образованный пигмент отличается своей зернистой формой и более светлым, желтоватым оттенком. Превращение молодого зернистого пигмента в кристаллы, как это имеет место в организме, не наблюдается. Пигмент образуется независимо от хондриосом. Превращения пигмента в жир не происходит. На зафиксированных центриформолом и окрашенных железным гематоксилином препаратах в зоне роста тапетум обнаруживается характерная фибриллярность. Некоторые клетки в зоне роста не претерпевают плазмотомии.

Запутанность и сложность зоны роста тапетум при погруженном росте создается следующими факторами: непрерывным поступлением и активным передвижением нового клеточного материала, переходящего из основного кусочка в фибрин, и разрастанием и размножением элементов самой зоны роста. Кроме того, одни участки зоны роста обладают более сильным ростом и пролиферацией, другие растут менее быстро. Продвижение нескольких одновременно растущих комплексов происходит во взаимно перпендикулярном или косом по отношению друг к другу направлении. Например, если вытянутые клетки тяжей обладают радиальным направлением

по отношению к центру эксплантата, то элементы подлежащей мембраны ориентируются в концентрическом направлении. Клетки вышележащей мембраны характеризуются косым направлением своей длинной оси и т. д. Это явление может быть иногда обнаружено и в пределах одной мембраны, когда рост в других плоскостях отсутствует. Эпителизации основного купола вопреки данным Капеля (3) не наблюдалось.

Анализ превращений тапетум приобретает новый смысл и содержание при условии сближения полученных данных с теми фактами, которые связаны с вопросами механики развития глаза. Необходимо отметить, что ретинальные выстилки глаза рассматривались до последнего времени как эпителиальные. Однако тапетум отличается от эпителия своей особой тканевой детерминацией, которая у амфибий и у птиц, как теперь известно, происходит на ранних стадиях онтогенеза, соответствующих нейруле. Морфологическое содержание, обнаруживаемое тапетум в организме и в тканевых культурах, позволяет сблизить его с остальными производными глазной закладки, а также с некоторыми другими производными нейральной пластинки. Наибольшее сходство, как это можно было ожидать а priori, удается установить между тапетум и ретинальными листками и мионейральными элементами края глазного бокала (4).

Особое значение можно придать структурам, развивающимся на непрорастающей поверхности эксплантата. До некоторой степени они напоминают (вакуолизация, потеря полигональности, митозы) изменения в тапетум при Retinitis pigmentosa в организме. С другой стороны, бросается в глаза сходство этих многорядных скоплений на поверхности эксплантата с теми гистологическими отношениями, которые известны на той стадии развития тапетум в организме, когда презумптивный зачаток, состоящий из ряда элементов, ядра которых расположены на неодинаковом уровне, превращается в глазной пузырек, а затем в глазной бокал, т. е. именно тогда, когда происходит закрепление гистологической детерминации глазного бокала. Такому сходству способствует одинаковое распределение митозов. Таким образом в тканевых культурах намечаются превращения, напоминающие ранние гистологические структуры в организме, но протекающие в обратном направлении.

Подчеркивая специфику цитотипических особенностей элементов тапетум, следует отметить общность гистологических потенций *in vitro* этого участка глазного бокала с другими производными нейрального зачатка. Например, имеется определенное сходство в характере и в форме палисадообразных комплексов мембран и тяжей, которые обнаруживаются также при культивировании в тканевых культурах элементов зрительных путей (5), покровных клеток сосудистых сплетений мозга (6) и элементов мягких мозговых оболочек (7). В особенности поразительное сходство отмечается между элементами зрительных путей и анализируемым объектом. Чрезвычайно близкий диапазон превращений в этом случае может находить свое объяснение в том факте, что будущие глиальные элементы оптических путей закладываются одновременно и в связи с презумптивными глазными зачатками. На ранних стадиях онтогенеза у амфибий закладка оптических путей может превращаться при трансплантации в глазной бокал. На этом основании Адельман (8) всю систему глазных закладок совместно с промежуточным материалом будущих оптических путей называет оптико-скулярным аппаратом.

Отмеченное сходство в проявлении гистобластических потенций ткани тапетум с ретинальными выстилками и мионейральными элементами края глазного бокала и некоторыми другими производными нейрального зачатка, дифференцированными в разных направлениях, обусловлено общностью происхождения и до некоторой степени сходным положением в орга-

низме. Все эти ткани являются вспомогательными компонентами центральной нервной системы и образуют в совокупности глиальный тип.

Ленфилиал Всесоюзного  
института экспериментальной медицины.  
Цитологическое отделение  
Онкологического института.  
Ленинград.

Поступило  
25 V 1938.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> K o t c h e t o f f, Travaux de la Soc. imp. des natural. de St. Petersburg, **39** (1911). <sup>2</sup> A. S e e f e l d e r, Arch. f. Ophthalmologie, **73** (1910). <sup>3</sup> О. Капел, Arch. f. exp. Zellforsch., **8** (1929). <sup>4</sup> Я. Винников, ДАН, XVIII, № 2 (1938). <sup>5</sup> Н. Хлопин, ДАН, XVIII, № 2 (1938). <sup>6</sup> В. Михайлов, ДАН, XVIII, № 2 (1938). <sup>7</sup> Н. Каннегисер, ДАН, XVIII, № 2 (1938). <sup>8</sup> H. A d e l m a n n, Journ. of Exp. Zool., **54** (1929); **57** (1930).