

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Г. В. ЛОПАШОВ

**О РОЛИ ЛИНЗЫ И ВНУТРЕННЕЙ ПОГРАНИЧНОЙ ПЕРЕПОНКИ
В ФОРМИРОВАНИИ ГЛАЗ У АМФИБИЙ**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 3 VI 1948)

В зачатках глаз, пересаженных в другое место зародышей или эксплантационных в разные условия на стадии глазных пузырей, возникает обычно по несколько небольших сетчаток; они связаны, в зависимости от количества мезенхимы в среде, или участками пигментного эпителия разных размеров или утонченными участками сетчатки. По поверхности полостей глаз возникают палочки и колбочки. Если зачаток глаза сохраняет связь с эпидермисом, он развивается в типичную бокаловидную сетчатку; при этом возникает линза. Образование сетчатки в зоне контакта могло быть объяснено отсутствием в ней мезенхимы, но оставалось несомненным, что одним этим дей-

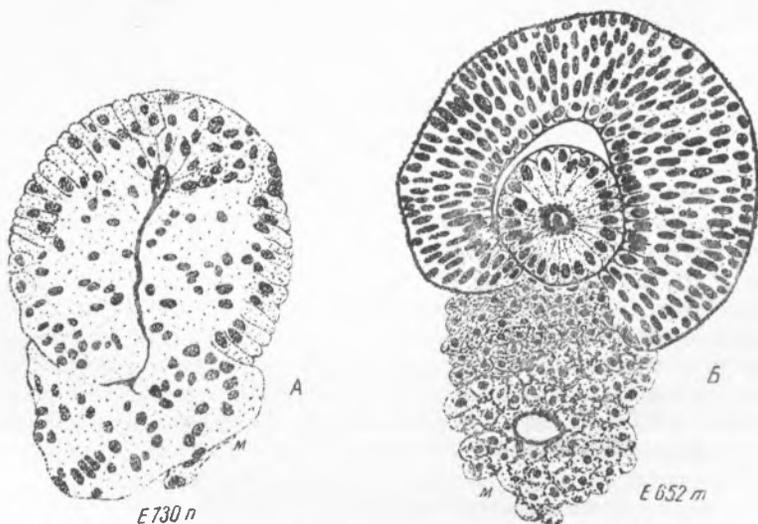


Рис. 1. А — тритон, 3 суток эксплантации; Б — лягушка, 2 суток эксплантации: м — фрагменты мозга

ствие эпидермиса не исчерпывается⁽³⁾. Было необходимо вскрыть дальше механизм действия эпидермиса и линзы у разных амфибий.

Опыты ставились на обыкновенном тритоне (*Triturus taeniatus*), аксолотле (*Amblystoma mexicanum*), серой лягушке (*Rana temporaria*) и зеленой жабе (*Bufo viridis*). На стадии глазных пузырей глаза тритона и аксолотля брались как без линзового материала, так и с маленьким лоскутом линзообразующего эпидермиса на их вершине. Глаза лягушки или не очищались от линзообразующих клеток, покрывающих их вершину, или эти клетки срезались с вершиной. Глаза жабы брались только без линзового материала. Эти глаза: А) эксплантировались в солевом растворе; Б) в мезенхимно-эпидермальных пу-

зырьках; В) сажались в „полузародышей“ (4); Г) после 2 суток эксплантации сажались в целых зародышей стадии почки хвоста. Опыты гомопластические, в серии 20—70 опытов, фиксация от 2 до 10-го дня.

1. Поляризующее действие линзы на строение сетчатки. Уже при развитии обнаженных глаз в солевом растворе наличие линзы резко меняет их строение. Глаз без линзы образует удлиненное округлое тело, разделенное в длину щелевидной полостью (рис. 1, А). В присутствии линзы все клетки глаза радиально поляризуются вокруг нее (рис. 1, Б). У тритона вне оболочек линзы не развиваются. В связи с глазами у всех видов возникают фрагменты мозга. При обратной пересадке подобных эксплантатов в зародышей высвобождаются, что вместе с поляризацией клеток в присутствии линзы меняется и полярированность сетчатки. У лягушек вся сетчатка поляризуется

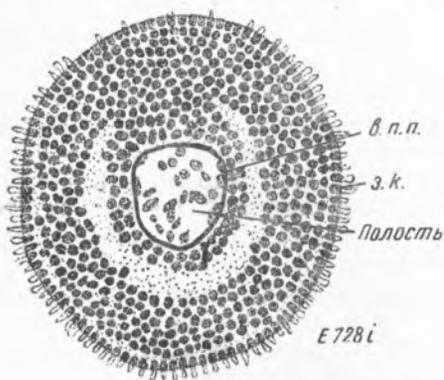


Рис. 2. Жаба, 10 суток эксплантации: в. п. п. — внутренняя пограничная перепонка; з. к. — зрительные клетки

кругом линзы, которая лежит в центре ее; если глаз не покрыт мезенхимой, на поверхности шаровидной сетчатки, лишенной внутренних полостей, возникает слой зрительных клеток (палочек и колбочек); такие же картины иногда получаются у лягушек и при пересадках в полузародышей (серия В). У аксолотля в присутствии линзы (во всех сериях) около нее возникает большая сетчатка; но палочки и колбочки возникают только во внутренних полостях глаз, которые образуются у аксолотля и в присутствии линз, но лежат в этом случае асимметрично. Такова же картина и у тритона (серия Б и В).

В присутствии линз в этих опытах сильно меняется строение сетчаток, их размер и форма; они приобретают бокаловидность или заворачиваются кругом линзы. Но линзы, регенерирующие из сетчаток у тритонов (3), не влияют на их форму и размеры. Не столько сами линзы, как связь с эпидермисом, из которого линзы возникают, необходима для организующего действия на сетчатку. Это подтверждается тем, что при подавлении закладки линз в целых зародышах глаза их, прилегающие к эпидермису, формируются вполне нормально (11).

2. Роль внутренней пограничной перепонки (membrana limitans interna) в организации сетчатки. Дальнейшие наблюдения позволили вскрыть фактор, общий всем сетчаткам, возникли ли они в присутствии линзы или без нее. В некоторых случаях развития безлинзовых глаз лягушек и жаб в полости тела полузародышей (серия В) эксплантат также развивается в плотное округлое образование, на поверхности которого лежат палочки и колбочки. Но в таком случае им всегда противостоит глубокая ямка или почти отшнуровавшаяся полость (рис. 2), выстланная мощной внутренней пограничной перепонкой. Именно ей и противостоят зрительные клетки. Эта перепонка всегда лежит во впячиваниях сетчаток и развита тем сильнее, чем глубже впячивание и толще сетчатка. На ранних стадиях клетки сетчатки ориентированы относительно перепонки; позже относительно нее concentрически располагаются слои глаза.

Внутренняя пограничная перепонка, повидимому, поляризует клетки сетчатки, в результате чего последние приобретают полярную подвижность (7). Совокупность возникающих тянущих движений клеток прилагается к перепонке и объединяется ею так же, как это делает

поверхностный слой зародыша ⁽⁶⁾. В результате возникает впячивающий механизм, сосущая сила которого бывает очень велика — он глубоко втягивает клетки выстилок полости тела, энтодермы, мозгового привеска; последний затем нередко превращается в линзу. Вместе с тем перепонка служит фактором механического соединения клеток сетчатки, сохраняя эту роль и на позднейших стадиях развития ⁽¹⁾.

Возникновение внутренней пограничной перепонки происходит в первую очередь в месте связи глаза с эпидермисом. При этом (возможно, из того же вещества) возникает система тянущих волокон, связывающих сетчатку и линзу с эпидермисом; в отсутствие линзы ⁽⁸⁾ эти волокна, вероятно, связывают сетчатку прямо с эпидермисом. Однако факт образования ряда сетчаток в одном глазном пузыре указывает, что: а) закладка устойчивой перепонки требует известной длительности; б) она может возникать и в отсутствие эпидермиса. Образование плотных перепонки и сильных впячиваний в моих опытах было всегда связано с тем, что в отсутствие линзы впячивание было наполнено какими-нибудь клетками или их детритом. Поэтому, вероятно, образование внутренней пограничной перепонки сетчатки, в отличие от поверхностного слоя зародыша, происходит не за счет веществ, обладающих наименьшим поверхностным натяжением и выходящих на свободную поверхность клеток ⁽⁶⁾, а за счет продуктов клеток, обладающих поверхностной активностью иного характера. Поляризация клеток обнаженных глазных пузырей относительно поверхности указывает на то, что в отсутствие эпидермиса их поверхность может стать зоной образования перепонки; участки с более сильно развитой перепонкой становятся центрами фрагментарных сетчаток, возникающих из глазного пузыря. Полости глаза закладываются параллельно этим участкам и потому, если они велики, никогда не бываю округлой, а всегда щелевидной формы.

3. Относительное значение разных факторов организации и их видовые отличия. Основные механизмы организации глаз — развитие сетчатки на месте скопления клеток глаза, пигментного эпителия — при распластывании клеток и их максимальной изоляции, роль мезенхимы в образовании пигментного эпителия ⁽²⁻⁴⁾ общи всем изученным видам амфибий. Действие внутренней пограничной перепонки состоит в том, что она способствует скоплению клеток глаза в одном определенном участке и приобретению бокаловидной формы сетчатки, чему содействует и усиленный рост противолежащего слоя зрительных клеток ^(1,3). Слои сетчатки поляризуются между ней и противолежащей поверхностью, на которой закладывается слой зрительных клеток. Но это действие перепонки осуществляется в зависимости от прочих условий развития глаз; так, если вследствие растяжения клетки зачатка глаза не могут скопиться и превращаются в пигментный эпителий ⁽²⁾, закладка перепонки не может противодействовать этому.

У разных видов значение перепонки обнаруживает существенные отличия. Только у бесхвостых амфибий на свободной поверхности сетчатки, противолежащей перепонке (и линзе), может возникнуть слой зрительных клеток; у аксолотля и тритона они возникают лишь во внутренних полостях глаз (которые всегда выстланы ими и у бесхвостых амфибий). Глубина впячиваний и расчленение глаз на обособленные сетчатки также сильнее у бесхвостых амфибий; у тритона и аксолотля глаза нередко превращаются в пузыри со стенками из почти равномерной по толщине сетчатки ^(3,4). Следовательно, организующее действие перепонки значительно сильнее у бесхвостых амфибий, чем у хвостатых; это соответствует ее более ранней дифференцировке у первых. Только у бесхвостых пограничная перепонка может так рано пересилить тенденцию зрительных клеток возникать

лишь на внутренних поверхностях полостей глазного зачатка. По значению перепонки изученные виды можно поставить в ряд: зеленая жаба > серая лягушка > аксолотль > тритон.

4. Комплексы отличий процессов развития глаз у разных видов амфибий. У тритонов сетчатка и линза могут регенерировать всю жизнь, и в процессе этой регенерации эпидермис не может играть организующей роли, так как не касается регенерирующих закладок. Поэтому естественно ожидать, что в развитии сетчатки тритонов внутренняя пограничная перепонка должна играть меньшую роль и может возникать вторично после накопления клеток, образующих сетчатку, так как в ходе регенерации развитие сетчатки начинается с накопления клеток. Линза в ходе регенерации возникает позже сетчатки⁽⁹⁾, и потому мало оснований ожидать, что она будет играть в ее развитии организующую роль. Этому соответствует то, что при регенерации линз в эксплантатах⁽³⁾ строение сетчаток в зоне их возникновения не меняется. Подобные регенерирующие линзы могут, однако, играть другую роль — защищать зарождающуюся сетчатку от проникновения мезенхимы и таким путем способствовать поляризации строения глаза в целом.

У бесхвостых амфибий линзы, если и могут регенерировать, то лишь в стадии закладки глаз, а сетчатка перестает регенерировать в течение стадии головастика. В связи с этой ранней потерей обратимости становится возможно повышение значения связи с эпидермисом и внутренней пограничной перепонки, поскольку путем регенерации правильно построенные глаза закономерно уже не возникают, и механизм развития, обеспечивающий возможность регенерации, теряет значение. Поэтому было возможно изменение механизма развития в сторону повышения значения первичного возникновения перепонки, неповторимого при регенерации. Это изменение могло происходить исторически в силу того, что оно: 1) связано с общим сдвигом дифференцировок на более ранние стадии⁽⁵⁾, что могло быть следствием их усложнения; 2) приводит к более устойчивой локализации сетчатки и большей независимости развития ее строения от лежащих вне ее частей.

Комплексы явлений, участвующие в развитии сетчатки у тритонов и у бесхвостых амфибий, носят приспособительный характер. Оба они обеспечивают наибольшую возможную устойчивость образования строения глаз: в одном случае вследствие возможности регулирования дефектов, в другом — вследствие большей независимости образования сетчатки от связи с другими частями. Создание этих комплексов явлений явилось, вероятно, результатом работы отбора, который приспособил остальные явления к исходному отличию; этим отличием могло быть снижение обратимости одних частей глаза в другие вследствие исторического усложнения их дифференцировки. Общий итог развития — образование типично построенного глаза — одинаков у всех видов; это показывает, что в ходе эволюции отдельные явления, участвующие в развитии глаз, согласовались между собой таким образом, что взаимно компенсируют те отклонения в строении глаз, к которым они могли привести поодиночке.

Институт цитологии, гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР

Поступило
10 V 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Я. А. Винников, Изв. АН СССР, сер. биол., 573 (1947). ² Г. В. Лопашов, ДАН, 48, 634 (1945). ³ Г. В. Лопашов, ДАН, 53, 181 (1946). ⁴ Г. В. Лопашов, ДАН, 60, № 7 (1948). ⁵ Д. П. Филатов, Журн. общ. биол., 4, 28 (1943). ⁶ J. Holtfreter, J. Exp. Zool., 94, 261 (1943). ⁷ J. Holtfreter, J. Morphol., 79, 27 (1946). ⁸ F. E. Lehmann, Arch. Entw.-Mech., 131, 333 (1934). ⁹ H. Wachs, ibid., 46, 328 (1920).