

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. НЕЙФАХ

О РАЗВИТИИ ГЛАЗ ЦЫПЛЕНКА НА ХОРИОАЛЛАНТОИСЕ

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 27 X 1951)

Авторы (⁵, ⁶), неоднократно описывавшие развитие глаз на хориоаллантаоисе, подчеркивают достаточно полную гистологическую дифференцировку и нормальный темп этого процесса. В этой работе мы обращаем внимание на те его особенности, которые позволяют подойти к пониманию общих закономерностей развития глаз.

Пересаживались глаза зародышей цыпленка в возрасте 42, 60, 72 час., 4 и 5 суток вместе с окружающими их тканями — эктодермальным эпителием и мезенхимой.

Рост. Ходли (⁷), исследуя рост глаз на хориоаллантаоисе, пришел к заключению, что отставание роста экплантата от нормы тем больше, чем раньше была сделана пересадка. Это заключение можно объяснить только тем, что автор описывает одиночные случаи. Установить определенную связь роста глаза с его возрастом в момент пересадки, а также с общим, суммарным возрастом трансплантата очень трудно. Эти зависимости поглощаются теми широкими вариациями, причина которых — различия в кровоснабжении, т. е. в интенсивности обмена веществ.

Кровоснабжение глаза на хориоаллантаоисе определяется наличием крупных сосудов в том участке, куда помещен трансплантат. Сильно выросшие глаза всегда находятся около крупных сосудов, но не все они одинаково велики. Это определяется, повидимому, внедрением сосудов в глаз и степенью их разветвленности на его поверхности.

Как правило, чем нормальнее строение глаза, тем лучше его рост. Глаза, пересаженные без линзы, всегда очень невелики.

Однако, как бы благоприятны ни были все условия роста глаза на хориоаллантаоисе, он никогда не достигает нормальной для своего общего возраста величины (диаметр пересаженного глаза в 1,5—3 раза меньше контроля) (см. рис. 2). Причину этого надо искать в следующем. В нормальном развитии кривая роста глаза* определяется, очевидно, изменяющимися по времени свойствами дифференцирующихся клеток и закономерным развитием системы кровоснабжения. В условиях нормального развития ведущей является, вероятно, меняющаяся по мере дифференцировки способность клеток к делению, в то время как кровоснабжение обеспечивает обмен веществ выше минимально необ-

* Глаз может рассматриваться как полый шар, и, следовательно, его рост будет пропорционален увеличению поверхности этого шара, т. е. $S = 4\pi R^2$ (см. рис. 1). Скорость роста рассматривается как прирост площади поверхности глаза за сутки ΔS в процентах. Для получения кривых изменения этих величин использовались датированные зародыши кур породы Австралорп, любезно предоставленные мне для измерения М. Н. Рагозиной.

ходимого для роста уровня; в условиях же хориоаллантоиса ведущим, повидимому, становится кровоснабжение. Если пересадка в новые условия не отражается существенным образом на темпе дифференцировки тканей, то в кровоснабжении наступает естественный перерыв, который продолжается приблизительно сутки. В этот период глаз практически

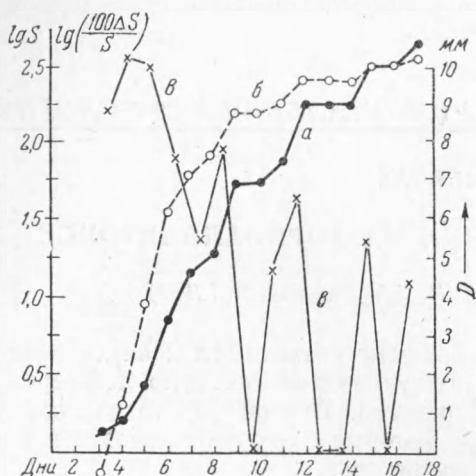


Рис. 1. Нормальный рост глаза. *a* — диаметр *D* глаза, *б* — площадь поверхности глаза *S*, *в* — прирост площади поверхности глаза ΔS в % за сутки. Каждая точка — средняя из измерений трех зародышей

не растет, необратимо отставая в размерах от нормальных. В возрасте 3—5 суток глаз в нормальном развитии увеличивается за сутки на величину того же порядка, что и отставание пересаженных глаз в наших опытах.

Взаимопревращения сетчатки и пигментного эпителия. На рис. 3 *a* видно, как небольшой участок пигментного эпителия резко переходит в сетчатку. Картина превращения настолько очевидна, что не нуждается в доказательствах. В других случаях (см. рис. 3 *б*) виден постепенный переход пигментного эпителия в сетчатку: ее признаки — высота клеток, многослойность, исчезновение пигмента — нарастают постепенно и, повидимому, в какой-то мере независимо друг от друга. В этих случаях трудно установить местные особенности условий, которые привели к подобным превращениям, тем более, что процесс этот закончен и те межтканевые отношения, которые существовали в момент пересадки, уже изменились. Эти условия более отчетливы в случаях обратного превращения — сетчатки в пигментный эпителий. Как правило, оно связано с прохождением через данный участок кровеносных сосудов. Особенно нагляден рис. 3 *в*, на котором изображен глаз в возрасте 2,5 суток, лишенный линзы и пересаженный на хориоаллантоис. Он превратился в пигментный эпителий весь целиком, что подтверждается просмотром всей серии срезов. На этом же срезе видна и причина подобного превращения: через глаз проходит крупный сосуд, и большинство его клеток омывается кровью. Те же отношения можно видеть и в других случаях (см. рис. 3 *г*). Нетипичное строение пигментного эпителия (столбчатые, а не уплощенные клетки; меньшее, чем обычно, количество пигмента) подтверждает необычное происхождение этих клеток, преобразованных из ретинального листка глаза.

Эти факты подтверждают и распространяют на птиц закономерности расчленения глазного бокала на сетчатку и пигментный эпителий, установленные Г. В. Лопашовым⁽²⁾ для амфибий. Согласно его данным,

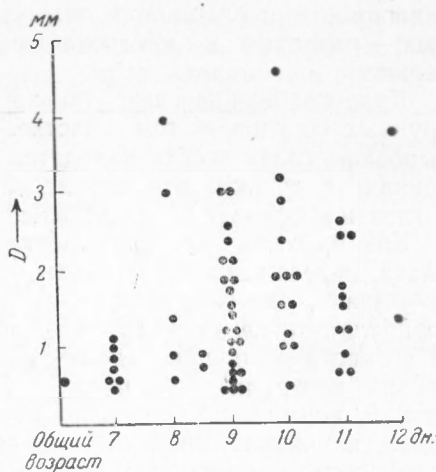


Рис. 2. Размеры глаз, выросших на хориоаллантоисе. Каждая точка — результат измерения одного глаза

в эксперименте и в нормальном развитии пигментный эпителий нуждается для своего развития в условиях повышенного, относительно сетчатки,

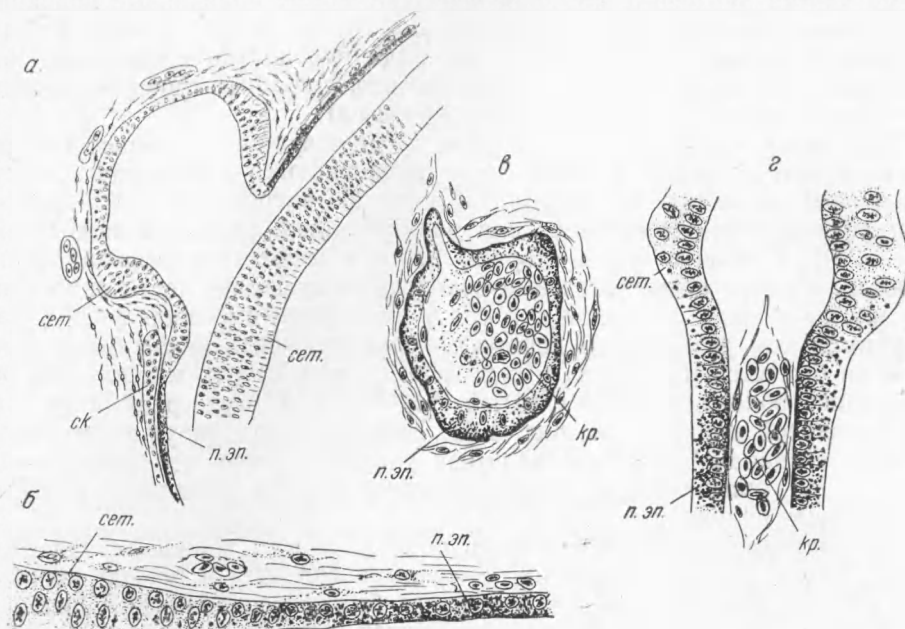


Рис. 3. Превращение пигментного эпителиа в сетчатку (а, б) и сетчатки в пигментный эпителий (в, г). П. эп. — пигментный эпителий, сет. — сетчатка, ск. — склера, кр. — кровь

уровня обмена; различия в уровне обмена, создаваемые различиями в кровоснабжении внутреннего и наружного листков глазного зачатка, определяют направление их дифференцировки на сетчатку или на пигментный эпителий.

Линза. В большинстве случаев пересаженная на хориоаллантоис линза (в составе глаза или вне его) претерпевает определенный процесс, который может быть назван процессом обновления. Суть его состоит в том, что дифференцированные линзовые волокна дегенерируют и заменяются новыми, образующимися из линзового эпителиа. Этот процесс на поминал бы нормальную смену старых волокон вновь образованными, если бы не носил такого резкого характера.

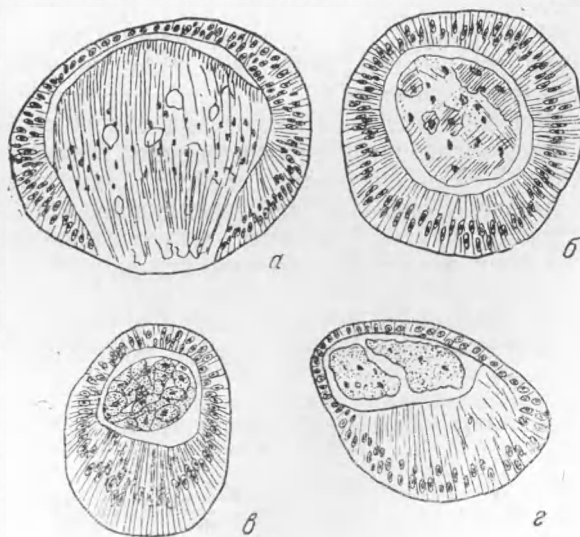


Рис. 4. Линза на хориоаллантоисе (объяснение в тексте)

Обновление линзы может протекать двояко — с постепенным вытеснением дегенерирующих волокон или их внезапным полным распадом.

В первом случае (рис. 4 а) линзовые волокна вакуолизируются, сокращаются, округляются, иначе красятся, ядра пикнотизируются. В то же время клетки линзового эпителия образуют новые правильные волокна, постепенно вытесняющие дегенерирующие. Четко видна граница между старыми и новыми волокнами, и на ряде препаратов видно, как она смещается от краев к центру линзы (в исследованные сроки были видны только начало и середина этого процесса).

Во втором случае (см. рис. 4 б, в, г) дегенерация настолько быстра и полна, что линзовые волокна сразу превращаются в аморфную массу, где нельзя различить ни клеток, ни ядер. Не затронутый этим процессом линзовый эпителий имеет вид ранних стадий развития линзы (см. рис. 4 в). Клетки с одной стороны этого «линзового пузырька» удлиняются, образуя новые линзовые волокна, растущие не постепенно одно за другим с краев в середину, а сразу всем фронтом сзади вперед, как в нормальном развитии. В некоторых случаях, когда линза была пересажена без глазного бокала и окружена со всех сторон мезенхимой, образование волокон шло не с одной стороны, а со всех сразу, хотя и не в одинаковой степени (см. рис. 4 б). Равномерность окружающих условий не создавала здесь необходимых различий вдоль оси линзы, ведущих к ее ориентировке и дифференцировке на линзовый эпителий и линзовые волокна.

Обновление линзы может быть объяснено, так же как и задержка роста глаза, тем, что в момент пересадки эксплантат в течение короткого, но определенного времени оставался без кровоснабжения. Очевидно, для таких дифференцированных элементов, как линзовые волокна, этот перерыв в питании и газообмене является губительным; менее же специализированные клетки линзового эпителия оказались при этом более жизнеспособными. Дегенерация волокнистой части линзы позволила линзовому эпителию проявить свои способности к образованию линзовых волокон.

Сходство обновления с нормальным развитием не случайно — оно основано на проявлении в образованной линзе тех же отношений, которые определили ее морфогенез. Явления этого рода рассматриваются В. В. Поповым (4) как сохранение в постэмбриональном периоде некоторых взаимоотношений того типа, которые характерны для эмбрионального развития.

Все клетки линзы имеют ряд общих свойств, которые получены ими в процессе специфического влияния глазного пузыря на эктодерму (индукция). На базе этих свойств (конституция клеток (1)) в линзовом пузырьке происходит дифференциация клеток: одни образуют линзовые волокна, другие — внешне малоорганизованный линзовый эпителий. Различия этих двух образований одного клеточного типа проявились в их различной жизнестойкости. Вызванные ориентирующими линзу внешними условиями, они проявляют в то же время внутреннюю связь друг с другом — дегенерация одного компонента вызвала дифференцировку другого.

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова
Академии наук СССР

Поступило
30 VII 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. В. Лопашов, Усп. совр. биол., 24, № 3 (1947). ² Г. В. Лопашов, ДАН, 77, № 5 (1951). ³ А. А. Нейфах, ДАН, 75, № 1 (1950). ⁴ В. В. Попов, Сборн., посвящ. акад. Авербаху, изд. АН СССР, 1948, стр. 119. ⁵ W. Donchakoff, Anat. Rec., 23, 14 (1922). ⁶ L. Hoadley, Biol. Bull., 46, 281 (1924). ⁷ L. Hoadley, Arch. Entw.-Mech., 116, 278 (1929).