

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. НЕЙФАХ

**ПЕРЕСАДКА НА ХОРИОАЛЛАНТОИС РОГОВИЦЫ РАЗНЫХ  
СТАДИЙ РАЗВИТИЯ**

*(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 23 VI 1952)*

Как это показано на амфибиях (<sup>9, 8, 6</sup>) и птицах (<sup>2, 5</sup>), одним из необходимых внешних для роговицы условий ее развития является контакт с глазом. Если раньше ставился вопрос, нужен ли глаз для развития роговицы в целом, то задача данной работы заключалась в том, чтобы выяснить, какие именно процессы этого органогенеза, протекают только в присутствии глаза, а какие могут происходить и без него, в результате взаимодействия уже образованных частей зачатка роговицы друг с другом и с внешней средой.

Опыты заключались в пересадке отделенной от глаза роговицы разных стадий развития на хориоаллантаоисную оболочку другого зародыша. После 2—8 дней развития в отсутствие контакта с глазом на хориоаллантаоисе трансплантат исследовался гистологически и сравнивался как со строением роговицы в момент пересадки, так и со строением роговицы, нормально развивавшейся это время в контакте с глазом. Роговицы изолировались из зародышей цыпленка возраста 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 и 13 суток. Полученные данные позволяют разделить этот материал на определенные возрастные группы: 3 и 4 суток, 5 и 6 суток и 7, 8, 9 суток. Внутри каждой возрастной группы различия носят несущественный характер, в то время как между группами существуют определенные качественные различия, отражающие появление в роговице к моменту пересадки новых признаков и свойств. Вместе с роговицей обычно помещалось некоторое количество соседнего кожного эпителия и мезенхимы. Было зафиксировано и гистологически исследовано более 60 роговиц.

Зачаток роговицы у 3—4-суточного зародыша представлен эктодермальным эпителием, под которым находится образованная им самим неширокая пластинка совершенно лишенного клеток вещества — закладка собственно роговицы (<sup>1, 7</sup>) (рис. 1). После 4—5 суток развития на хориоаллантаоисе область роговицы нетрудно обнаружить по разреженному эпителию (<sup>2-4</sup>) — признаку, характерному для нормальной роговицы 6—8 дней. Но в отличие от нормальной роговицы под эпителием нет зачатка боуеновой мембраны, а лишь тонкая базальная пластинка. Ниже эпителия можно видеть резко очерченный слой, отличающийся от подкожной соединительной ткани густой сетью мелких волокон. Волокна мало ориентированы, образуют иногда петли и кольца, хотя, в общем, несколько преобладает направление, параллельное эпителию. Клетки рассеяны между волокон, но мало похожи на клетки собственно роговицы, так как мало вытянуты и не ориентированы. Ранние фиксации трансплантатов (через 2 суток — рис. 2) показывают, что и в изоляции, в обычное для зачатка роговицы время (на 6-е сутки), происходит внедрение в закладку собственно роговицы клеточных элементов мезенхимы. Наряду с нормальной миграцией кле-

ток с краев закладки можно видеть и атипичное внедрение с внутренней поверхности роговицы, которая в нормальном развитии защищена от мезенхимных клеток. сначала линзой и передней камерой глаза, а затем десцеметовым эпителием. Там, где в закладку вошли клеточные элементы, происходит интенсивное волокнообразование. Внедрение клеток с фронтальной поверхности и отсутствие в 3—4-дневной закладке собственно роговицы достаточно развитой структурности являются, по-видимому, причиной того, что волокна располагаются беспорядочно и не образуют характерного для роговицы построения. Исследование более поздних сроков фиксации (6—8 суток на хориоаллантоисе) показывает, что появлением в эпителии разреженности, внедрением

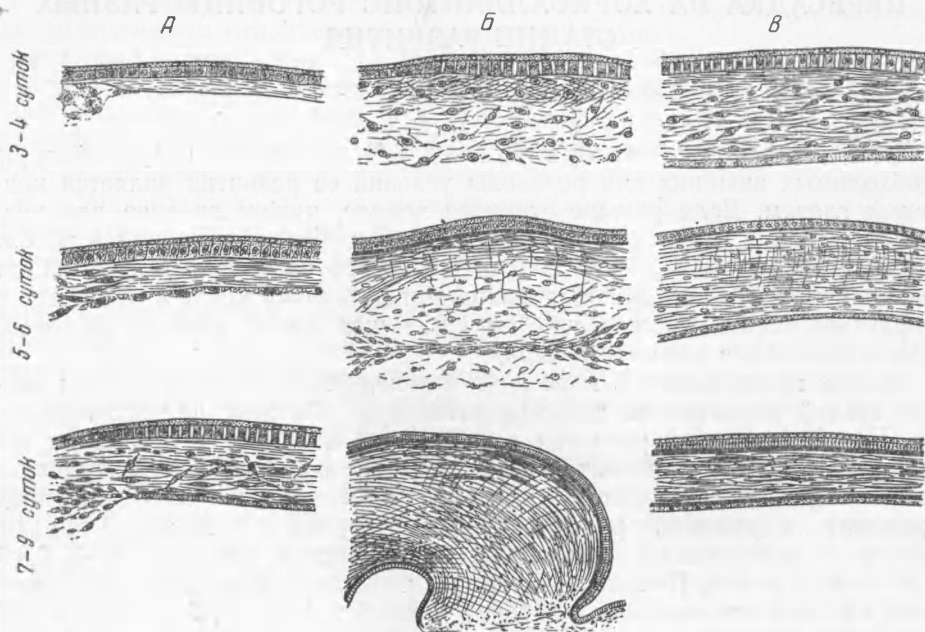


Рис. 1. Пересадка роговицы разных стадий развития на хориоаллантоис (схематизировано). А — роговица в момент пересадки, Б — после 5 дней развития на хориоаллантоисе, В — после 5 дней нормального развития

клеток в закладку и образованием в ее веществе волокон, развитие 3—4-суточной роговицы без глаза исчерпывается.

Роговица 5—6 суток развития отличается от предыдущей стадии большей (в 2—3 раза) толщиной закладки, образованием в ней системы параллельных эпителию волокнистых пластинок с правильной решеткой взаимноперпендикулярных, так называемых первичных волокон и, наконец, зачатком десцеметова эпителия, который появляется уже в конце 4 суток в виде тонкого слоя мезенхимных клеток, ползущих по нижней поверхности закладки от краев к центру.

После 4—5 суток развития на хориоаллантоисе роговица приобретает вид, значительно более близкий к норме, чем при пересадке на предыдущей стадии. Эпителий не остается в разреженном состоянии, но, как и в норме, утрачивает разреженность, принимая обычный вид роговичного эпителия. Его подстилает не тонкая базальная пластинка, а, хотя и слабо выраженная, боуменова мембрана. Под ней располагается значительный волокнистый слой из параллельных рядов волокон. Они развиты слабее, чем у контрольной (нормальной) роговицы. Иногда видны как и в роговице, развивающейся на хориоаллантоисе вместе с глазом (4),

волокну, перпендикулярные эпителию, отражающие соответственно направленные силы натяжения. Ниже волокнистого слоя находится широкий слой мезенхимы, отделяющий роговицу от десцеметова эпителия. Эти клетки вошли в роговицу, вероятно, из-за непрочного сцепления десцеметова эпителия с закладкой собственно роговицы к моменту пересадки. Но отделенный от роговицы десцеметов эпителий сохранился. Он не приобрел эпителиальной структуры, так как не выстилает полости (4), но его специфические клетки вытянуты в ряд, а по краям переходят в характерные кистеобразные скопления, свойственные и нормальной роговице (рис. 1). Таким образом, роговица 5—6 суток образует на хориоаллантоисе почти все элементы нормального органа, от которого она отличается слабой степенью развития каждой структуры и внедрением неорганизованной массы мезенхимы между волокнистым слоем и десцеметовым эпителием.

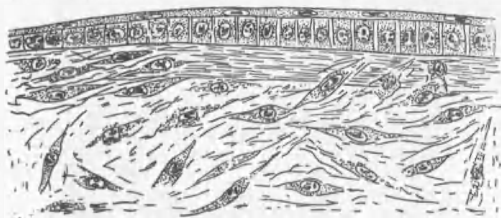


Рис. 2. Внедрение мезенхимных клеток в вещество закладки собственно роговицы

Роговица 7—9 суток к моменту пересадки имеет все элементы взрослой роговицы. Главным отличием этой стадии от предыдущих является наличие уже вошедших клеток собственно роговицы и волокон между ними, появление зачатков боуменовой и десцеметовой мембран, разреженность эпителия и приобретение мезенхимными клетками, выстилающими внутреннюю поверхность роговицы, дефинитивного эпителиального строения (рис. 1).

Пересаженная на хориоаллантоис роговица этого возраста развивает все типичные гистологические структуры нормального органа. В ней образуются обычные наружный и внутренний (десцеметов) эпителии, боуменова и десцеметова мембраны, а также собственно роговица с мощной системой опорных волокон и ориентированных между ними клеток. При рассмотрении с большим увеличением того или иного участка этой развивающейся без глаза роговицы трудно найти в ней отличия от такого же участка нормальной контрольной роговицы, развивающейся над глазом в зародыше.

Приведенные в настоящей работе опыты показали, что в развитии роговицы цыпленка нет момента, с которого она стала бы способной к «самостоятельному» развитию без контакта с глазом или «детерминированной». По мере хода развития зачаток роговицы становится способным и в условиях хориоаллантоиса, без контакта с глазом продолжать нормальное формообразование. Эта способность повышается не постепенно и плавно, а на определенных этапах развития, что связано с появлением тех или иных, часто видимых, структур, определяющих течение последующих процессов. Вместе с тем, специфическое влияние глаза не определяет всех процессов развития роговицы. Появление разреженности в эпителии, внедрение клеток, дифференцировка волокон происходят и в отсутствие глаза. Но в начальной фазе развития роговицы, в процессе образования вещества бесклеточной закладки собственно роговицы специфическая роль глаза несомненна. С появлением, благодаря влиянию глаза, закладки собственно роговицы создаются исходные условия для внутренних взаимоотношений между закладкой и клетками, между эпителием и собственно роговицей и т. д., которые приходят на смену специфическим отношениям между зачатком роговицы и глазом. Взаимоотношения роговицы с внешней для нее средой при этом не исчезают, а принимают иной характер. Важную роль начинают играть механические и пространственные условия, определяющие

как характер дифференцировки отдельных структур, так и общую форму роговицы (4). Именно отсутствие на хориоаллантоисе этих необходимых механических условий и объясняет те отличия формы 7—9-дневной роговицы, продолжающей свое развитие на хориоаллантоисе, от роговицы, развивающейся нормально, несмотря на то, что их микроскопическое строение чрезвычайно похоже. Внешние условия этого рода также в известной степени создаются глазом, быстрый рост кото-

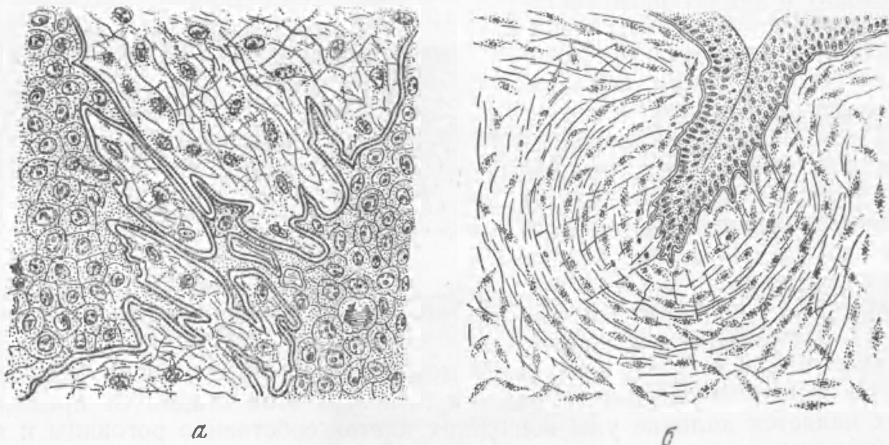


Рис. 3. Роговица 13 суток развития на хориоаллантоисе. *а* — анастомозы между складками эпителия, *б* — ориентация волокон и клеток вокруг эпителиальных складок

рого, увеличение передней камеры, охрящевение склеры делают возможным выполнение его роли как источника механических и пространственных условий развития роговицы.

Необходимость в этих условиях сохраняется и для роговицы 13 суток, почти закончившей свое развитие. Изменение формы этой роговицы при пересадке ее на хориоаллантоис резко отражается на ее внутреннем строении. Наружный эпителий образует глубокие складки, внедряющиеся в ткань собственно роговицы. Между складками возникают своеобразные эпителиальные тяжи и анастомозы. При этом выясняется, что между частями роговицы сохраняются те же взаимоотношения, которые определяют развитие различных структур на более ранних этапах. Так, боуменова мембрана вновь образуется вокруг эпителиальных тяжей там, где наружный эпителий граничит с собственно роговицей (рис. 3 *а*). Волокна переориентируются и располагаются параллельно эпителию концентрическими кругами (рис. 3 *б*). Соответственно им вытягиваются и клетки.

Таким образом, и в этом случае нарушение тех внешних условий, которые определяют форму роговицы как органа, отражается в ее гистологических структурах.

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

Поступило  
4 IV 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. Ладыженская, Русс. зоол. журн., 2, 1—2 (1917—1918). <sup>2</sup> А. А. Нейфах, ДАН, 75, № 1 (1950). <sup>3</sup> А. А. Нейфах, ДАН, 81, № 5 (1951). <sup>4</sup> А. А. Нейфах, ДАН, 85, № 2 (1952). <sup>5</sup> А. А. Нейфах, ДАН, 85, № 4 (1952). <sup>6</sup> В. В. Попов, Сборн., посвящ. акад. Авербаху, изд. АН СССР, 1948. <sup>7</sup> M. Laguesse, Arch. anat. micr., 22, 4 (1926). <sup>8</sup> W. Lewis, J. Exp. Zool., 2 (1905). <sup>9</sup> Н. Спеманн, Anat. Anz., 19 (1901)