

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

А. А. НЕИФАХ

**О РОЛИ НЕКОТОРЫХ УСЛОВИЙ РАЗВИТИЯ РОГОВИЦЫ  
ЦЫПЛЕНКА**

(Представлено академиком А. И. Абрикосовым 10 V 1952)

В настоящей работе описываются опыты, выясняющие некоторые необходимые внешние условия развития роговицы у зародыша цыпленка. В опытах использовался метод пересадки тканей на хориоаллантоис (9, 4), который оказался пригодным для изучения развития глаза и его частей (2).

Если на хориоаллантоис пересаживался глаз зародыша 3—4 суток вместе с окружающими его тканями — мезенхимой и кожным эпителием, то в ряде случаев перед зрачком развивалась вполне нормальная роговица. Как было показано раньше (2) и как видно из рис. 1 а, глаз погружается в соединительную ткань хориоаллантоиса, а края кожного или роговичного эпителия трансплантата обычно смыкаются с краем наружного эпителия хориоаллантоиса. В роговице можно различить все характерные части — наружный эпителий, боуменову мембрану, собственно роговицу, десцеметову мембрану и внутренний (десцеметов) эпителий.

Роговица, пересаженная вместе с глазом на хориоаллантоис, развивается, однако, иначе, если нормальные топографические отношения между глазом и зачатком роговицы нарушаются. Это происходит в случаях, когда в состав трансплантата входит большое количество мезенхимы, которая, внедряясь между глазом и наружным эпителием роговицы, отодвигает их друг от друга. Полному их разделению препятствует сцепление, которое имеется к моменту пересадки и легко обнаруживается при попытке отделить глаз от зачатка роговицы оперативным путем. Оно выражается, вероятно, в морфологической связи наружного эпителия и передней поверхности глаза посредством клеточных отростков или каких-либо структур основного вещества. Поэтому, когда мезенхимные клетки внедряются между эпителием и глазом, роговичная область удерживается около зрачкового отверстия, образуя эпителиальный вырост, тянущийся от кожного эпителия к линзе. Как видно на рис. 1 б, в этом случае вокруг эпителиального выступа образуется характеризующая роговицу система волокон. Однако волокна развиваются только у поверхности эпителия и только в тех его участках, которые наиболее близки к глазу. Ни мезенхима, находящаяся около глаза, но удаленная от эпителия, ни эпителий, контактирующий с мезенхимой, но удаленный от глаза, признаков роговицы не обнаруживают. В этом проявляется тот факт, что для развития роговицы необходимо взаимодействие трех элементов: глаза (1), эпителия и мезенхимы.

Пространственные условия развития роговицы также изменяются при пересадке ее на хориоаллантоис. Это выражается прежде всего в отсутствии передней камеры, ограничивающей внутреннюю поверхность роговицы, что, в свою очередь, сказывается на развитии десцеметова эпителия. Последний образуется только там, где соответствующе-

щие клетки выстилают какую-нибудь полость. Его не видно на рис. 1 б, где такой полости нет. Зато в другом случае полость образовалась внутри роговицы, и в этом месте клетки, образующие десцеметов эпителий и скапливающиеся по краю роговицы (5), распластались по обеим внутренним поверхностям полости, образуя на небольшом участке два десцеметова эпителия (рис. 1 в).

Н а т я ж е н и е, направленное в норме параллельно плоскости роговицы, в этих условиях заменяется или дополняется натяжением, идущим от роговичного эпителия к глазу, т. е. перпендикулярно эпителию. В этих условиях только часть волокон направлена параллельно эпителию, как в нормально развивающейся роговице. Наряду с этой системой на рис. 1 б видна еще и другая, необычная — выраженная волокнистыми пучками, идущими перпендикулярно первой системе, т. е. от эпителия к глазу. Базальные клетки эпителия в точках, где начинаются пучки перпендикулярных эпителию волокон, вытянуты в виде воронок, вдающихся в ткань собственно роговицы. Очень вероятно, что такое вытягивание отражает, во-первых, тесную морфологическую связь эпителия и волокон и, во-вторых, состояние растяжения, в котором находятся эти волокна. Система волокон, параллельных эпителию, сильнее развита у его поверхности, но быстро слабеет с увеличением расстояния от него. Перпендикулярные же волокнистые пучки тянутся значительно дальше, почти достигая

глаза. Такое расположение можно понять, если принять, что параллельные эпителию волокна образуются под непосредственным влиянием эпителия, которое слабеет с расстоянием, а перпендикулярные во-

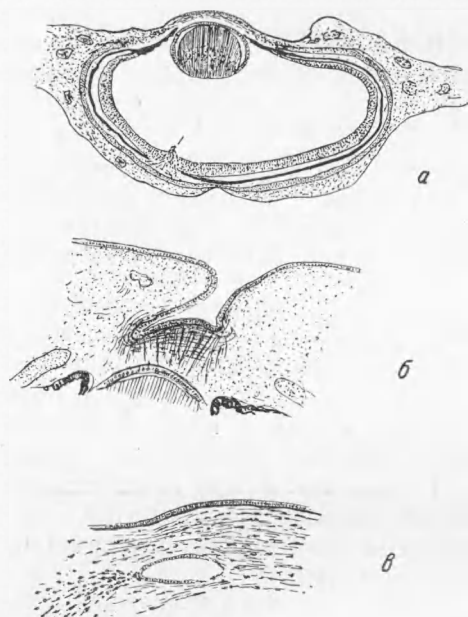


Рис. 1. Роговица, пересеженная на хоридоаллантоис вместе с глазом. а — развитие полноценной роговицы, б — атипичное развитие роговицы, в — образование двух десцеметовых эпителиев на поверхностях полости внутри роговицы

локна возникают, следуя натяжению, которое равномерно распределено между двумя растягивающими точками — глазом и роговичным эпителием.

Подобная роль натяжения в дифференцировке и ориентации волокон обнаруживается опытами на культурах соединительной ткани, в которых волокнистые структуры возникают там, где больше величина искусственно создаваемого натяжения, и ориентируются параллельно растяжению или перпендикулярно сжатию (8). Подкожная система ориентированных волокон зародыша цыпленка также зависит в своем возникновении от системы механических натяжений (6).

Имеющиеся данные позволяют предложить приблизительную схему (рис. 2) зависимости образования волокон от сил натяжения. На каком-то этапе развития волокон образующий их материал представлен в виде палочковидных мицелл, рассеянных в геле основного вещества (рис. 2 а). Изменения в самих мицеллах или в свойствах среды приводят к началу волокнообразования — складыванию мицелл друг за другом и друг к другу (рис. 2 б). Скорость этого процесса зависит как от величины тех сил, с которыми мицеллы стремятся друг к другу, и от расстояния между ними, так и от того угла, на ко-

торый им нужно повернуться, чтобы стать параллельными друг другу. Ориентировка же образующихся волокон составляет как среднее из направлений мицелл в каждом участке (рис. 2 *в*).

Если субстрат, в котором образуются волокна, не испытывает механических натяжений (рис. 2, *I а*), то мицеллы в нем рассеяны беспорядочно, хотя в каждом небольшом объеме возникает случайное небольшое преобладание одного из направлений. Поэтому волокна, которые складываются из мицелл, будут располагаться в общем беспорядочно (рис. 2, *I в*). Однако, если на субстрат действуют внешние механические силы (рис. 2, *II* и *III а*), то, благодаря гелеобразной структуре основного вещества, все удлиненные частицы (белковые цепи, мицеллы) по-

ворачиваются на некоторый угол, определяемый величиной натяжения на единицу объема и длиной частиц. Эти заключения основываются на исследованиях в поляризованном свете, которые показывают, что двойное лучепреломление отсутствует, если натяжения нет, но обнаруживает ориентировку частиц перпендикулярно сжатию (рис. 2, *II*) и параллельно растяжению (рис. 2, *III*), если таковые имеются. Ориентировка мицелл должна отразиться на скорости и направленности

волоконнообразования.

Скорость этого процесса становится больше, так как мицеллы несколько сближаются друг с другом и, глав-

ное, значительно уменьшается угол, на который они должны повернуться, чтобы занять свое место в волокне (рис. 2 *б*). Волокна стремятся стать параллельными друг другу (рис. 2, *II*, *III в*), так как все образующие их мицеллы ограниченно рассеяны около одного, общего для всего объема направления. Может быть, усиленное образование волокон около эпителия также объясняется отчасти ориентировкой мицелл вдоль его поверхности.

**Форма роговицы.** При пересадке на хориоаллантоис роговицы из 7—9-суточного зародыша развитие ее гистологических структур даже в отсутствие контакта с глазом вполне соответствует нормальному. Однако роговица в целом значительно отличается от нормальной, прежде всего по ее форме. Даже роговица 5—6 суток, а особенно 7—9, в момент ее изоляции сжимается и свертывается десцеметовым эпителием внутрь. Как это видно на рис. 3 *б*, форма обычно плоской 9-дневной роговицы (слева) в этих условиях становится близкой к шарообразной (справа). При этом внешняя поверхность роговицы, покрытая наружным эпителием, слегка увеличивается, а внутренняя очень сильно уменьшается, что ведет к распаду десцеметова эпителия там, где он не граничит с полостью, на мезенхимные клетки. В этих условиях также обнаружи-

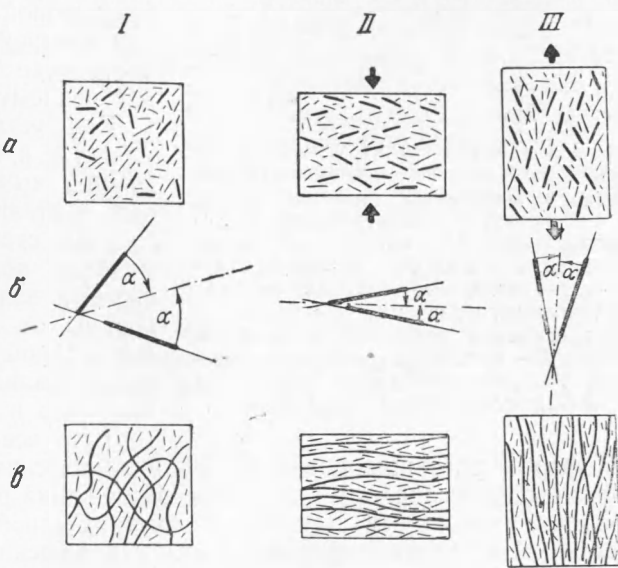


Рис. 2. Схема действия натяжения на образование волокон. *а*—структура основного вещества до образования волокон, *б*—соединение мицелл в волокно, *III*—растяжение *в*—образованные волокна. *I*—отсутствие натяжения, *II*—сжатие

ваются, что эпителий способствует волокнообразованию. В участках, близких к наружному эпителию, волокон больше, они сильнее и правильнее развиты, чем в глубоких слоях, которые при такой форме органа оказались ненормально отдаленными от эпителия и поэтому как бы задержанными в развитии. Усиленное волокнообразование наблюдается и у поверхности десцеметова эпителия там, где он сохранил эпителиальное строение. Таким образом, равномерная дифференцировка гистологических структур зависит от уплощенной формы всего органа, при которой все участки роговицы достаточно близки к наружному или внутреннему эпителию.

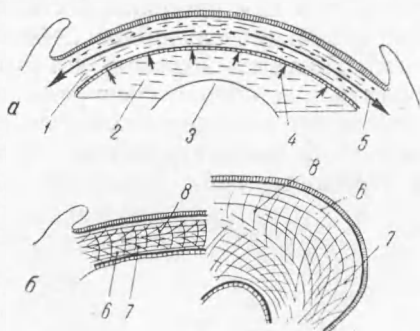


Рис. 3. *a* — механические условия построения роговицы, *б* — архитектура волокон в нормальной роговице (слева, по Снесареву) и развивающейся на хориоаллантоисе (справа). 1 — собственно роговица, 2 — жидкость передней камеры, 3 — линза, 4 — направление сил внутриглазного давления, 5 — направление растяжения роговицы на глазном яблоке, 6 — волокна, параллельные роговице, 7 — „фонтановидные“ структуры, 8 — „дугообразные“ структуры

Как установил П. Снесарев<sup>(3)</sup>, между 9 и 14 днями развития в роговице, кроме волокон, параллельных эпителию, образуется система опорных структур. На рис. 3, *б* схематично показано, чем отличается система волокон изолированной роговицы от показанной Снесаревым нормальной архитектуры. Решающее влияние формы выступает несомненно и здесь.

Есть все основания утверждать, что форма роговицы определяется механическими условиями ее развития, которые создаются вследствие растяжения роговицы на склеральной оболочке глаза и давления внутриглазной жидкости. Эти силы (рис. 3 *a*) и создают сферoidalную и уплощенную форму роговицы, которая позже отчасти стабилизируется за счет образования системы опорных волокон. Так, внешние условия развития органа, влияя на форму роговицы, определяют такие внутренние процессы, как ориентировка волокон или взаимодействие эпителия и собственно роговицы.

Приведенные опыты показывают, что среда хориоаллантоиса сама по себе не является препятствием для развития роговицы во всех ее деталях. Вместе с тем в условиях пересадки часто создаются такие соотношения, которые нарушают нормальное развитие роговицы. Изучение этих соотношений позволяет достаточно уверенно предполагать, что определенные механические напряжения представляют собой необходимое условие правильной ориентировки волокон роговицы, которые следуют направлению натяжений. Другим условием развития роговицы и, в частности образования десцеметова эпителия является наличие полости, которая в норме представлена передней камерой глаза.

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

Поступило  
26 III 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. А. Нейфах, ДАН, 75, № 1 (1950). <sup>2</sup> А. А. Нейфах, ДАН, 81, № 5 (1951).  
<sup>3</sup> П. Снесарев, Арх. анат., гист. и эмбр., 21, 2 (1939). <sup>4</sup> А. Н. Студитский, там же, 14, 3 (1935). <sup>5</sup> Г. В. Ясвоин, там же, 21, 1 (1939). <sup>6</sup> A. Bairati e. (i. Toni, Monit. Zool. Ital., 57 (suppl.) (1950). <sup>7</sup> N. Bloom and Sandstrom, Anat. Rec., 64, 75 (1935—1936). <sup>8</sup> O. Dügge li, Zs. Zellforsch., 26, 2 (1937).  
<sup>9</sup> J. Murphy, J. Exp. Med., 19 (1914).