

К ВОПРОСУ О СТРОЕНИИ РАДУЖНОЙ ОБОЛОЧКИ И РЕГЕНЕРАЦИИ ЛИНЗЫ У ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

М. Г. Швалб

Строение радужной оболочки глаза таких видов бесхвостых амфибий, как *Rana esculenta*, *R. fusca*, *R. temporaria*, *Bombina bombina* изучено достаточно полно (4, 12, 15, 20, 21, 22), однако радужина глаза озерной лягушки (*Rana ridibunda*) оставалась почти неисследованной (11).

Задачей нашей работы являлось изучить видовые особенности нормального строения радужной оболочки глаза (ирис) взрослой озерной лягушки (*Rana ridibunda*), исследовать гистогенетические процессы, протекающие в радужной оболочке после удаления линзы и определить при этом влияние некоторых агентов (накальвание, инъекция 5-процентного раствора глюкозы) на состояние ириса. Одновременно имелось в виду проследить процесс заживления ран роговицы и образование лентоидов.

Зрачковый край радужной оболочки некоторых позвоночных несет различного рода образования, имеющие форму крышечки, завески, бахромчатых складок, гроздевидных утолщений, узелка, вздутия и т. д. (12, 31, 33).

По своей природе и функциональному значению эти образования не одинаковы. Чаще всего они являются продолжением только эпителиальных листов радужной оболочки, но в некоторых случаях, например, у скатов, крышечка, прикрывающая зрачок, образована продолжением всех слоев радужины. У некоторых рыб, китов и копытных зрачковые разрастания ириса обладают подвижностью и являются дополнительным механизмом регуляции количества проникающего в глаз света.

Радужная оболочка хвостатых амфибий имеет небольшое узелковое утолщение только на вентральном зрачковом крае, а у бесхвостых амфибий оно имеется и на вентральном и на дорзальном краях ириса.

Эти утолщения у амфибий не обладают подвижностью и их роль, вероятно, ограничивается тем, что они приподнимают радужную оболочку над капсулой линзы и дают возможность водянистой жидкости глаза флюктуировать между передней и задней камерами глаза. Исключение составляет *Bombinator*, у которого дорзальный край радужной оболочки оснащен развитым придатком, обуславливающим распределение освещения в глазу (20). Наоборот, у *R. temporaria* и *R. fusca* узелковое утолщение на дорзальном крае радужины отсутствует (12). Личинки *R. esculenta*, достигшие 15 мм длины, уже имеют утолщение эпителиальных слоев зрачкового края радужной оболочки. Последняя к этому времени еще не имеет стромы и состоит только из эпителиальных клеток. Узелковые утолщения вентрального и дорзального края радужной оболочки

одинаковых размеров, интенсивно пигментированы и отличаются тем, что вентральное утолщение компактно, а дорзальное — имеет щель. Перед метаморфозом вентральное узелковое утолщение радужной оболочки увеличивается в объеме, в нем возникает полость; строма и эндотелий подрастают к зрачковому краю эпителиальных листков и соединительная ткань стромы проникает в полость узелковых утолщений, заполняя их (12).

Таким образом, незадолго до метаморфоза строение радужины и узелковых утолщений приближается к таковому у взрослых особей.

Что касается регенерации линзы из дорзальной радужной оболочки, то она наиболее полно изучена у личинок и взрослых хвостатых амфибий.

Регенерационная способность глаза бесхвостых амфибий исследована в гораздо меньшей мере.

У зародышей (3, 13, 14, 19, 24) и ранних личинок (6, 7, 9, 25, 30) происходит полное восстановление удаленной линзы из дорзального края радужной оболочки. В отношении более поздних личинок мнения исследователей расходятся: одни отрицают регенерацию линзы у головастика (18, 29), другие — наблюдали регенерацию линзы даже на стадии полного расчленения задних и передних конечностей головастика *R. ridibunda*, т. е. незадолго до метаморфоза (5). Момент прекращения регенерации линзы различен в зависимости от вида изучаемого животного. Известно, например, что *R. ridibunda* сохраняет способность восстанавливать линзу из дорзального края радужной оболочки на более поздних стадиях развития, чем *Bufo viridis* (5). На определенной стадии развития, вероятно перед метаморфозом, эта способность утрачивается (5, 7) и не восстанавливается у взрослых Апуга (32).

Тем не менее, как установлено многочисленными работами Попова и других (10) глаза Апуга сохраняют в течение всего онтогенеза, даже у взрослых, морфогенетические влияния, обуславливающие превращение трансплантированного в глаз личиночного кожного эпителия в линзу (при условии предварительного удаления старой линзы).

У разных видов взрослых Апуга успешно производили пересадку линз и целых глаз (26). При локальном повреждении линзы наблюдается восстановление ее целостности, причем способность к регуляции с возрастом уменьшается (1). После удаления линзы глаза взрослых *Bombina bombina* (15) регенерации ее не происходит, однако листки радужной оболочки претерпевают ряд изменений, напоминающих первоначальные процессы регенерации линзы у тритона.

Высокая степень регенерации органа у зародышей и личинок, утрата этой способности перед метаморфозом и отсутствие или частичное восстановление ее у взрослых особей — такова закономерная смена регенерационных возможностей в течение онтогенеза, установленная для конечностей бесхвостых амфибий (8). Эта последовательность, вероятно, имеет место также и в регенерации линзы из дорзальной радужной оболочки у Апуга.

Изучая потерю и возобновление регенерации конечности, Полежаев (8) после повторного накаливания ампутированной конечности наблюдал у головастика стадии II-а и II-б полную, а у взрослых лягушек частичную регенерацию конечности. В других опытах аналогичный результат имел место при обработке раны 5-процентным раствором глюкозы или лактозы.

Механизм стимуляции регенерации, по Полежаеву, сводится, главным образом, к усилению воспаления, разрушению и дифференциации

старых мезодермальных тканей, что приводит к ускорению образования и развития бластымы.

Регенерация линзы имеет свои особенности. Во-первых, она происходит совершенно отличным образом от развития линзы в онтогенезе. Во-вторых, при регенерации линзы отсутствуют «остаток старого органа», раневая поверхность, взаимодействие эпителия с подлежащими мезодермальными тканями, т. е. факторы, необходимые для регенерации конечности, хвоста и других органов.

В свете сказанного представляет интерес сравнение закономерности утраты и возобновления регенерационной способности этих двух различных по своей природе объектов (конечности и линзы глаза).

В отношении регенерации роговицы глаза амфибий в целом или ее отдельных слоев в литературе нет единого мнения.

Некоторые авторы (16) считают, что одновременно и в связи с восстановлением эпителия регенерирует соединительнотканый слой роговицы, тогда как, по мнению других (2, 17), возрождение отдельных слоев роговицы происходит не одновременно, сначала восстанавливается эпителий, а затем соединительнотканый слой роговицы. О характере эпителизации дефекта мнения расходятся в отношении того, осуществляется ли эпителизация в начале процесса одним слоем клеток (16) или эпителиальными валиками (2, 17), при наличии митозов (2, 17) или без них (16).

Еще больше разногласий в вопросе о восстановлении собственной ткани роговицы. Источником возникновения клеточного материала, по мнению ряда авторов, является пролиферация фиксированных клеток роговицы (2), эндотелий роговицы (23), эпителий роговицы (27), блуждающие клетки (17), блуждающие (в основном лимфоциты) и фиксированные клетки (кератобласты) роговицы (16). Наконец, существует мнение, что веретенообразные клетки, заполняющие дефект, возникают из промежуточного вещества соединительной ткани основного слоя роговицы (28).

Материал и методика

Для опытов были взяты взрослые озерные лягушки (*Rana ridibunda*) из окрестностей Харькова. Линзу удаляли или через разрез роговицы или со стороны ротовой полости через заднюю стенку глазного яблока. Последний способ оказался менее удачным, так как вызывал значительное кровоизлияние в полость глаза и травмирование тканей. Рана роговицы имела форму щели в 3—4 мм длиной. Операцию производили без наркоза. Оперированных животных содержали в банках с небольшим количеством воды и кормили мясом раз в 2—3 недели. Смертность животных составляла 8—10%.

Объекты фиксировали жидкостью Буэна и заливали в парафин. Срезы толщиной в 8 м окрашивали гематоксилином с эозином, по Маллори, и пикроиндигокармином с фуксином.

Строение радужной оболочки глаза лягушки

Радужная оболочка глаза озерной лягушки состоит из двух эпителиальных листков: стромы и эндотелия. Эпителиальные листки интенсивно пигментированы и соприкасаются так тесно, что не видно ни клеток, ни границы между листками. Последние имеют вид черной полоски, выходящей в области зрачкового края на некоторое расстояние за пределы стромы. Соединительнотканная часть радужной оболочки, строма, хорошо развита и состоит из многочисленных соединительнотканых во-

докон. Около эпителия располагаются пучки более толстых волокон, а ближе к эндотелию лежат тонкие волокна, густо переплетающиеся друг с другом. Между волокнами находятся многочисленные пигментные клетки и кровеносные сосуды, которые располагаются в самом поверхностном слое стромы. Обычно просветы сосудов плохо видны из-за окружающих пигментных клеток. При ранении радужной оболочки после удаления линзы уже через 30 минут просветы сосудов увеличиваются в несколько раз, переполняются кровью и становятся хорошо различимыми. Эндотелиальный слой радужной оболочки является продолжением эндотелия роговицы и покрывает снаружи строму и находящиеся в ней со-

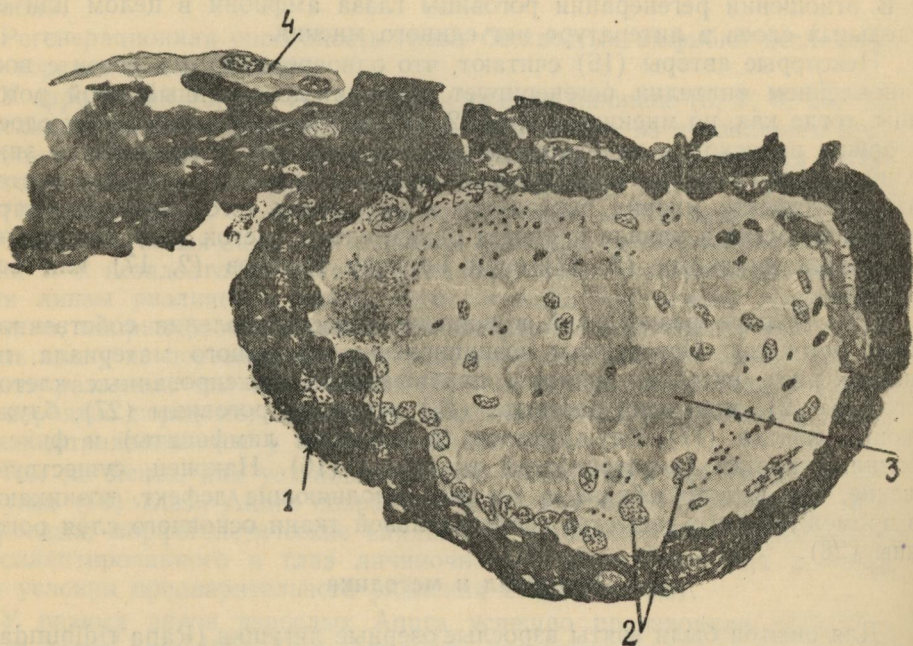


Рис. 1. Нормальное строение вздутия вентрального края ириса глаза озерной лягушки: 1 — эпителиальные стенки вздутия, заполненные пигментом; 2 — ядра соединительнотканых клеток; 3 — основное промежуточное вещество; 4 — эндотелий радужной оболочки глаза.

суды. Эндотелий состоит из одного слоя удлинённых клеток, соединяющихся друг с другом тонкими отростками. В утолщенной средней части клетки располагается продолговатое ядро. Пигмент в эндотелии отсутствует. Для *R. esculenta* Д. К. Третьяков (12) описывает полигональные эндотелиальные клетки с круглым ядром.

Вентральный и дорзальный зрачковый край радужной оболочки глаза озерной лягушки имеют узелковое утолщение или вздутие, образованное эпителиальными листками оболочки. Вздутие вентрального края радужной оболочки (рис. 1) на поперечном срезе имеет форму круга или овала, который одной стороной соприкасается с линзой, а противоположной — соединяется с радужной оболочкой. Вследствие этого между линзой и внутренним листком радужины образуется щель треугольной формы. Стенки вздутия образованы слоем густо пигментированных эпителиальных клеток и являются прямым продолжением эпителиальных листков радужной оболочки, которые к зрачковому краю расходятся, образуя шаровидное вздутие. Полость его заполнена соединительноткан-

ными волокнами и основным промежуточным веществом, что ясно видно при окрашивании по Маллори и пикроиндигокармином. Внутри вздутия, ближе к его стенкам, много глыбок пигмента и ядер продолговатой формы, принадлежащих, по всей вероятности, соединительнотканным клеткам. По направлению к центру образования количество пигмента и ядер уменьшается. Кровеносных сосудов внутри вздутия нет.

Строма радужной оболочки глаза не соединяется с соединительнотканной частью вздутия. Она вместе с эндотелием достигает места перехода эпителиальных листков радужины во вздутие, иногда простираясь и дальше по его поверхности, обращенной в переднюю камеру глаза. Вздутие дорзального края, кроме своего небольшого размера, почти ничем не отличается от строения описанного вентрального вздутия.

Гистогенетические процессы после удаления линзы

Всего было исследовано 45 глаз через 12 часов, 1, 2, 3, 5, 7, 10, 15, 22, 43, 45, 50 дней после экстирпации линзы. Сразу после удаления линзы края разорванной роговицы загibaются внутрь передней камеры глаза, причем эпителий роговицы на некотором расстоянии отступает от краев основного слоя роговицы.

12—24 ч а с. Глаз сжат в дорзо-вентральном направлении. Зрачок открыт, но меньше нормы. В области раны роговицы передней камеры глаза и зрачка сгустки крови.

Уже через 12 часов эпителий роговицы на значительном протяжении отслоился от основного слоя. В области раны роговицы эпителий напoлз и даже выдвинулся за края основного слоя роговицы. В результате разрыхления и разбухания соединительнотканых волокон и межфибриллярной субстанции концы основного слоя роговицы на большом протяжении от раны сильно утолщаются, превышая в 3—4 раза норму, более светло окрашиваются гематоксилином; ближе к ране происходит дегенерация фиксированных клеток роговицы, распад их ядерной субстанции. Немного выше зоны дегенерации, вблизи десцеметовой оболочки появляются одиночные клетки с круглым или овальным светлоокрашенным ядром, богатым глыбками хроматина. Такие клетки описаны для *R. esculenta* (блуждающие клетки) (17) и *R. temporaria* (лимфоциты) (16).

Через 24 часа концы эпителиального слоя роговицы утолщаются и принимают вид валиков, клетки которых имеют удлинненную форму и неупорядоченное расположение. В эпителиальных валиках встречаются одиночные амитозы. В основном слое роговицы увеличивается количество вышеописанных клеток лимфоидного характера. На некоторых препаратах удается проследить переход этих клеток из передней камеры глаза через десцеметову оболочку в утолщенную часть основного слоя роговицы. Это наблюдение дает возможность допустить гематогенное происхождение клеток, играющих в дальнейшем важную роль в восстановлении дефекта роговицы.

Сетчатка почти на всем протяжении отслоилась от пигментного слоя и местами образует складки. В листках радужной оболочки изменения ограничиваются утолщением стромы в результате сильной гиперемии сосудистого слоя. Просветы капилляров заполнены кровяными элементами. В стекловидном теле — одиночные круглые клетки лейкоцитарного характера. Остальные слои глаза сохраняют нормальное состояние.

2-й день. Эпителиальные валики роговицы увеличиваются и начинают сближаться друг с другом. На значительном расстоянии от раны в эпителиальном слое роговицы встречаются одиночные митозы. В райо-

не раны происходит дегенерация соединительнотканых волокон и клеточных элементов основного слоя роговицы. Проксимальнее этих участков количество клеток лимфоидного характера продолжает расти.

Края радужной оболочки сильно сближены, зрачок закрыт мембраной, которая обнаружена в трех из четырех исследованных глаз. В строение оболочки увеличено количество больших круглых клеток с голубоватой протоплазмой и светлоокрашенным ядром (гематоксилин с эозином). Мембрана (рис. 2) состоит из нескольких рядов рыхло расположенных волнистых соединительнотканых волокон, являющихся продолжением стромы радужной оболочки глаза. Между волокнами лежат небольшие

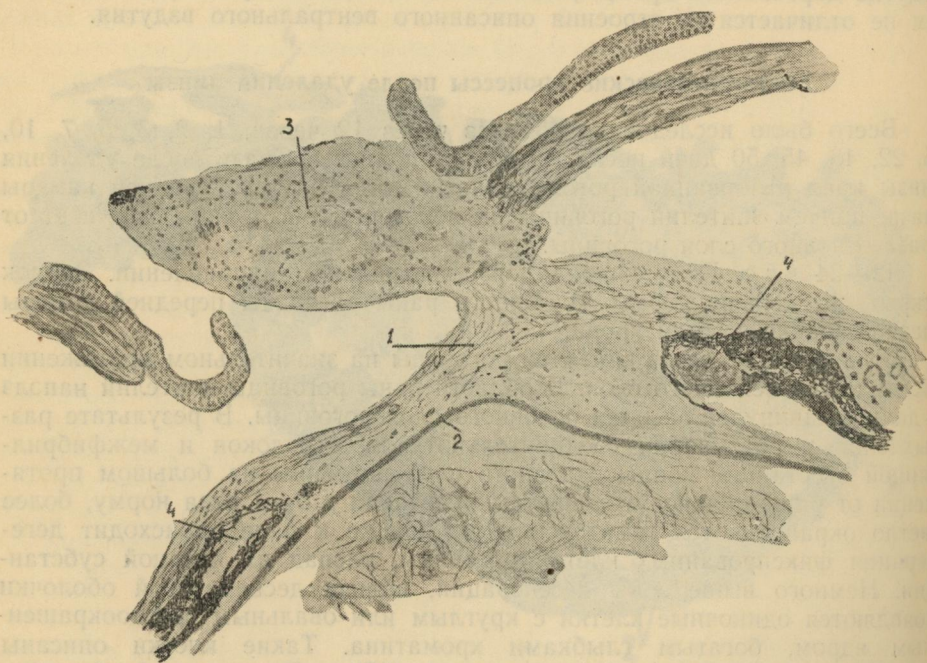


Рис. 2. Область зрачка на второй день после удаления линзы: 1—соединительнотканная мембрана, закрывающая зрачок; 2—membrana hyaloidea; 3—крово́яной сгусток в области раны роговицы; 4—края радужной оболочки глаза.

темноокрашенные ядра круглой или удлинённой формы и эритроциты. В непосредственной связи с мембраной находится сгусток крови в ране роговицы. С внутренней стороны листки радужной оболочки подстилаются очень утолщенной мембраной hyaloidea стекловидного тела. В области зрачка между этими двумя мембранами находится сгусток фибрина с включенными в него эритроцитами и лейкоцитами. На других препаратах мембрана имеет вид тонкой соединительнотканной плоскости, с плотно расположенными волокнами и одиночными ядрами клеток. Пигментация мембраны не происходит. В стекловидном теле, преимущественно в периферических слоях, вблизи ресничного тела, отмечается скопление большого количества клеток лейкоцитарного характера с полиморфным или круглым ядром и мелкозернистой протоплазмой. В остальном состоянии слоев глаза не отличается от описанного на первые сутки.

3-й день. Сосудистая оболочка глаза значительно гиперемирована, капилляры переполнены кровяными элементами; сетчатка во многих местах отделилась от пигментного слоя и образует складки. В этих уча-

стках заметны дегенеративные изменения светочувствительных клеток. Дорзальный и вентральный края радужной оболочки глаза немного вздуты и разрыхлены, строма гиперемирована, эпителиальные листки менее пигментированы в сравнении с нормой.

В ресничном теле заметно уменьшается количество пигмента, ретинальный эпителий образует складки, разрастается, местами становится многослойным; при этом цилиндрические эпителиальные клетки принимают округлую форму и имеют крупнозернистую протоплазму и гранулы пигмента.

7—10-й день. Во всех случаях произошла эпителизация раны роговицы. Эпителиальная пробка состоит из 5—6 слоев рыхло расположенных эпителиальных клеток круглой формы с ясно видимыми клеточ-

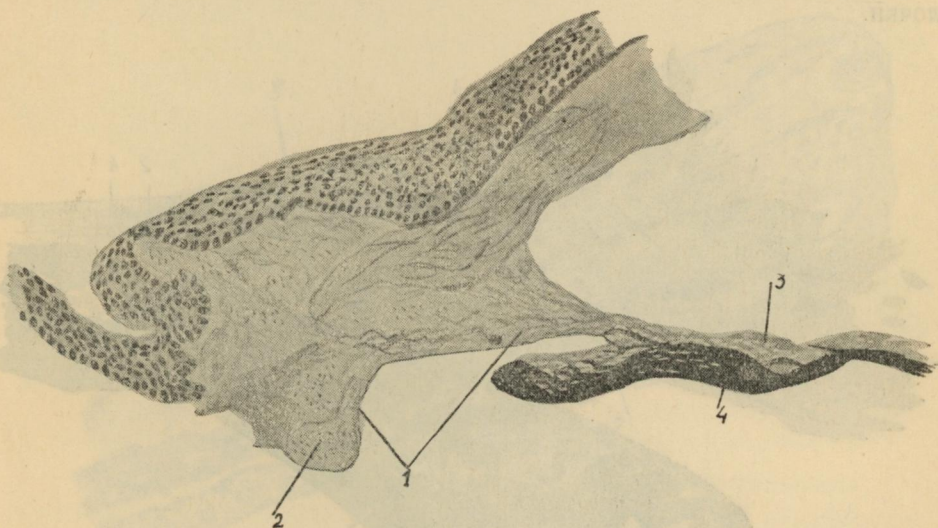


Рис. 3. Область зрачка на седьмой день после удаления линзы: 1 — соединительная мембрана, частично закрывающая зрачок; 2 — кровяной сгусток; 3 — строма радужной оболочки глаза; 4 — эпителиальная часть радужной оболочки.

ными границами. В самом внутреннем слое эпителиальной пробки появляются бокаловидные эпителиальные клетки.

В этот период, на десятый день, начинается регенерация концов разорванного основного слоя роговицы. Лимфоцитоподобные клетки превращаются в переходные — с удлинением ядром и веретенообразным телом. Вновь образовавшийся участок основного слоя состоит из темноокрашенных гематоксилином волокон и основного промежуточного вещества, между которыми располагаются клетки, по строению приближающиеся к кератобластам.

В радужной оболочке наблюдается дальнейший процесс депигментации эпителиальных листков, в особенности внутреннего листка радужной оболочки, так что в некоторых случаях видны границы эпителиальных клеток. На седьмой день происходит расслоение эпителиальных листков с образованием щели между ними. Дорзальный край радужной оболочки утолщен, частично депигментирован, почти на всем протяжении между эпителиальными листками образовалась узкая щель, несколько расширяющаяся к зрачку. В меньшей степени эти процессы имеют место и на вентральном крае радужины.

На одном из семидневных препаратов (рис. 3 и 4) ясно видно разрастание стромы вентрального края радужной оболочки в виде рыхлой

волоконистой соединительнотканной пластинки, которая выходит за пределы эпителиальных листков и направляется к зрачку, наполовину закрывая его. Наружной поверхностью эта пластинка или мембрана соприкасается с остатком кровяного сгустка и концами основного слоя роговицы. Края радужины во многих случаях сильно сближены и подходят вплотную к роговице, иногда соприкасаясь с ней в области раны. Обычно имеющийся просвет зрачка закрыт остатками кровяного сгустка. В ретинальном эпителии цилиарного тела наблюдается нарастание изменений, описанных ранее. К десятому дню васкуляризация уменьшается, строение сосудистого слоя приближается к норме. В стекловидном теле встречаются только одиночные лейкоциты. Процесс депигментации захватывает и эпителиальные стенки вздутия вентрального края радужной оболочки.

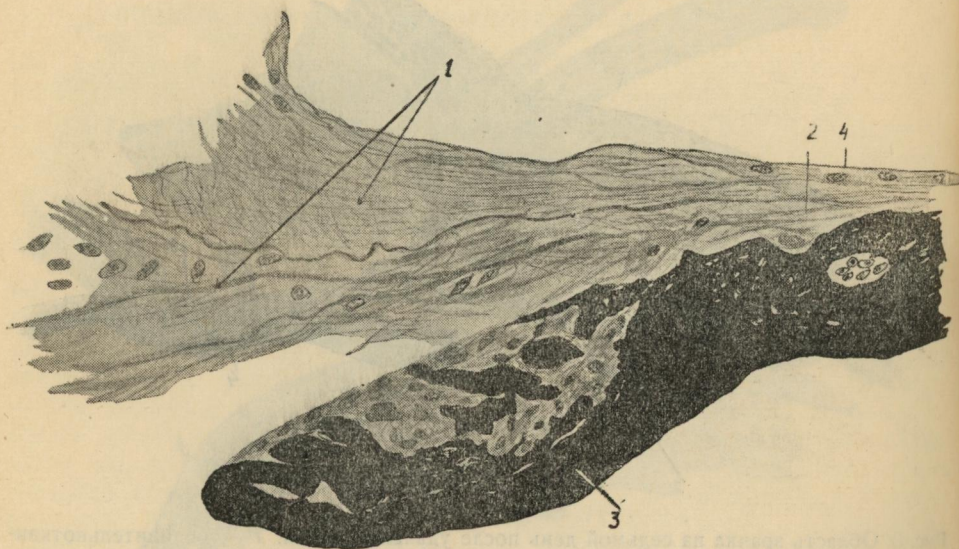


Рис. 4. Участок соединительнотканной мембраны, изображенной на рис. 3 при большом увеличении: 1 — волокна мембраны; 2 — строма радужной оболочки; 3 — эпителиальная часть радужной оболочки; 4 — эндотелий радужной оболочки.

15—22-й день. В регенерировавшем слое эпителия роговицы часть клеток дегенерирует; общее строение и расположение остальных эпителиальных клеток начинает приближаться к норме. В основном слое роговицы количество соединительнотканых клеток продолжает расти; клетки передвигаются к месту дефекта. По мере этого приближения можно проследить все этапы превращения округлых лимфоцитоподобных клеток в соединительнотканые клетки роговицы — кератобласты, которые располагаются между образовавшимися волокнами основного слоя. От регенерирующих концов этого слоя, подстилая эпителиальную пробку, отходит тонкая полоска соединительнотканых волоконцев и гомогенных пластинок основного вещества, между которыми находятся одиночные фибробласты. Процессы васкуляризации и гиперемии в глазу начинают затухать, толщина листков радужины уменьшается.

Однако процесс депигментации краев радужной оболочки продолжается, щель между эпителиальными листками к зрачку иногда расширяется и заполняется эпителиальными клетками и зернами пигмента. Стенки вздутия вентрального края радужной оболочки настолько депиг-

ментированы, что видны границы эпителиальных клеток. В одном случае внутри полости вздутия дорзального края радужины ядра располагались правильно ориентированными, параллельными рядами. Цилиарная сетчатка разрастается в длину, собирается в многочисленные складки, эпителиальные клетки которых в зоне пролиферации приобретают круглую форму с пузыревидным ядром.

43—50-й день. Новообразовавшийся эпителиальный слой в области раны роговицы по своему строению приближается к норме. Регенерировавшие концы основного слоя роговицы вплотную подходят друг к другу и срастаются; иногда между ними еще заметна тонкая щель, заполненная отдельными волокнами и фибробластами.

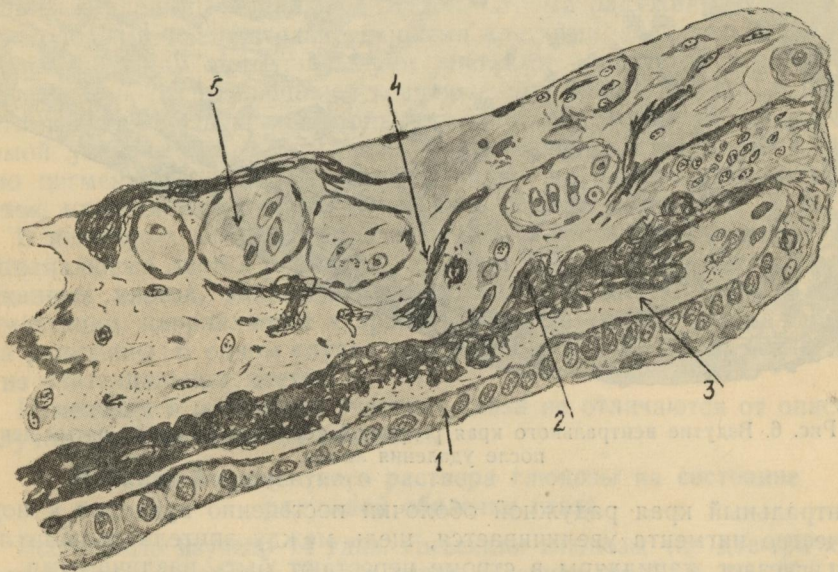


Рис. 5. Состояние дорзального края радужной оболочки на сорок третий день после удаления линзы: 1—внутренний эпителиальный листок; 2—наружный эпителиальный листок; 3—щель между эпителиальными листками; 4—stroma радужной оболочки; 5—кровеносные сосуды.

Новообразовавшийся участок основного слоя роговицы отличается от соседних богатством молодых соединительнотканых клеток, обилием лакун и полостей, более темной окраской и неправильным расположением коллагеновых волокон, приближаясь по строению к молодому рубцу.

Депигментация дорзального зрачкового края радужной оболочки (рис. 5) достигает к 43-му дню наибольшего выражения. Внутренний эпителиальный листок почти лишен пигмента, вследствие чего отчетливо видны эпителиальные клетки с ядрами. Наружный эпителиальный листок сохранил немного больше пигмента. Между эпителиальными листками имеется хорошо выраженная щель, в слегка расширенной части которой лежит группа ядер и зерен пигмента. В stroma радужной оболочки, утолщенной по сравнению с нормой, пигмента очень мало, остались только отдельные группы пигментных клеток и глыбки пигмента. Много молодых соединительнотканых клеток. Просветы сосудов заметно увеличены, в них видны кровяные элементы. Цилиарная часть дорзальной радужины депигментирована в значительно меньшей степени. Вздутие

вентрального края радужной оболочки (рис. 6) по сравнению с нормой (рис. 1) сильно изменено: стенки его местами почти лишены пигмента, внутри вздутия очень много ядер, основного промежуточного вещества и лишь отдельные зерна пигмента. Однако уже к 50 дню дорзальный

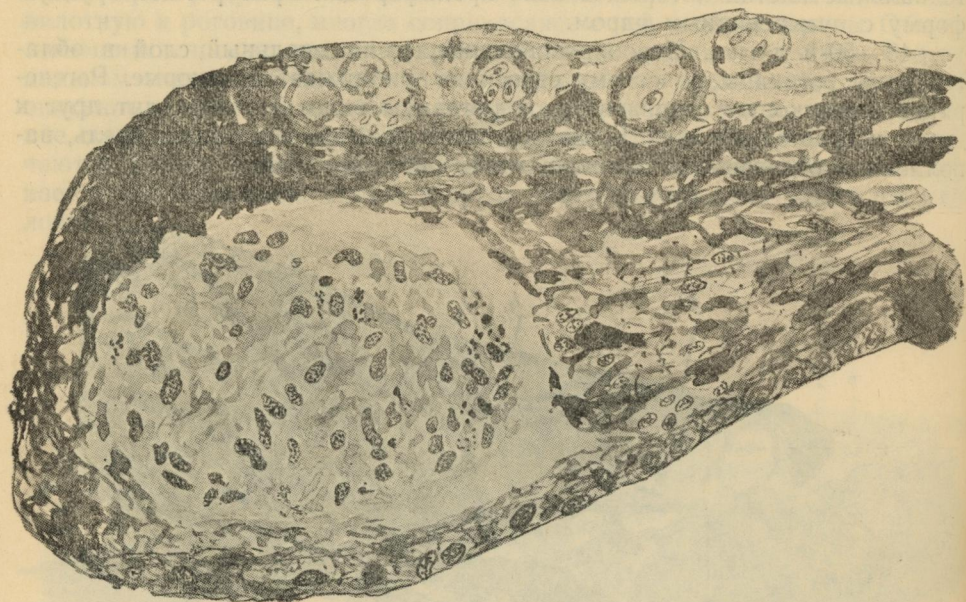


Рис. 6. Вздутие вентрального края радужной оболочки на сорок пятый день после удаления линзы.

и вентральный края радужной оболочки постепенно приходят к норме, количество пигмента увеличивается, щель между эпителиальными листками исчезает, капилляры в строме перестают быть различимыми.

Влияние накалывания на состояние радужной оболочки глаза.

Всего было изучено 18 глаз. Накалывание производилось тонкой энтомологической иглой через роговицу глаза, причем травмировался только дорзальный край радужной оболочки. Накалывание проводилось, начиная со второго дня после удаления линзы, и повторялось через день в течение 20 дней. Сроки фиксации 10, 15, 20, 30, 40, 45 и 50 дней после удаления линзы. Последнюю удаляли из глаза через заднюю стенку главного яблока.

Гистологическое изучение материала по срокам показало, что повторная травматизация радужной оболочки приводит к усилению процессов депигментации, а в отдельных случаях влечет за собой сильнейшую деструкцию ткани во всех слоях дорзального края радужной оболочки.

После десяти накалываний на 20-й день после удаления линзы, дорзальный край ирис имеет вид сильно утолщенной рыхлой полоски, утратившей большую часть пигмента. Она распалась на отдельные фрагменты и большое число свободно расположенных клеток; границы между отдельными слоями радужины не различимы. Эпителиальные клетки имеют разную степень пигментации, вплоть до полного отсутствия пигмента. Между ними располагаются многочисленные соединительнотканые клетки типа фибробластов, отдельные эритроциты, лейкоциты, обрыв-

ки коллагенновых волокон, гранулы пигмента. Часть клеток претерпевает дегенеративные изменения. В передней камере глаза, в области зрачка и стекловидного тела большие сгустки крови. В сетчатке происходит гибель и распад клеточных элементов.

В другом двадцатидневном препарате распад тканей произошел только в области зрачкового края дорзального листка радужной оболочки. Освободившиеся эпителиальные клетки потеряли часть пигмента и собрались в небольшой эпителиальный шарик, лишенный полости.

В большинстве случаев целостность радужной оболочки сохраняется. Уже на тридцатый день происходит чрезвычайно сильная депигментация дорзального края радужной оболочки, в особенности ее внутреннего эпителиального листка, в котором отчетливо становятся видимыми границы и ядра эпителиальных клеток. Строма радужины утолщена, богата молодыми соединительнотканными клетками, значительно депигментирована. Между эпителиальными листками образуется хорошо выраженная щель, расширяющаяся к зрачковому краю и переходящая в полость вздутия. Вздутие дорзального края радужины по сравнению с нормой увеличено в 1,5—2 раза, эпителиальные стенки его содержат мало пигмента, а в центре вздутия видны ядра соединительнотканых клеток, пластинки основного вещества и глыбки пигмента.

В некоторых случаях происходит разрастание стромы и внутреннего эпителиального листка радужной оболочки. Поток молодых соединительнотканых клеток, захватывая эпителиальные клетки разной степени пигментации, направляется к зрачку, достигая иногда вентрального листка радужины. В одном случае такой поток состоял почти исключительно из эпителиальных клеток.

Изменения в остальных участках глаза не отличаются от описанных в случае простого извлечения линзы.

Влияние 5-процентного раствора глюкозы на состояние радужной оболочки глаза

Всего было изучено 14 глаз. Инъекция глюкозы (по две-три капли) производилась шприцем Люэра через роговицу на 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 и 20 дней после удаления линзы. Объекты фиксировали на 10, 20, 23, 33, 40, 45 и 55 день после удаления линзы.

Полученные результаты мало чем отличаются от описанных в опыте с накалыванием радужной оболочки.

Уже на десятый день происходит интенсивная депигментация всех слоев дорзального края радужины (в меньшей степени этот процесс затрагивает и вентральный ее край), утолщение и разрыхление стромы, образование щели между эпителиальными листками. В последние сроки изменения радужины начинают затухать и строение ее приближается к норме.

В отдельных случаях происходит деструкция и распад тканей радужины, что было отмечено и при ее накалывании.

В некоторых случаях в полости глаза после извлечения старой линзы остались обрывки эпителиальной капсулы линзы. Обычно происходит усиленное размножение эпителиальных клеток капсулы линзы.

В одном из участков такого разрастания эпителиальной капсулы начинается процесс дифференциации эпителиальных клеток в линзовые (рис. 7). В участках капсулы, располагающихся ближе к сетчатке, в особенности с ней соприкасающихся, эпителиальные клетки, превращаясь в линзовые, располагаются концентрическими рядами. Возникающие таким образом лентониды, имеют овально-округлую форму, линзовые клетки расположены концентрическими рядами, причем в центре лентонида клетки

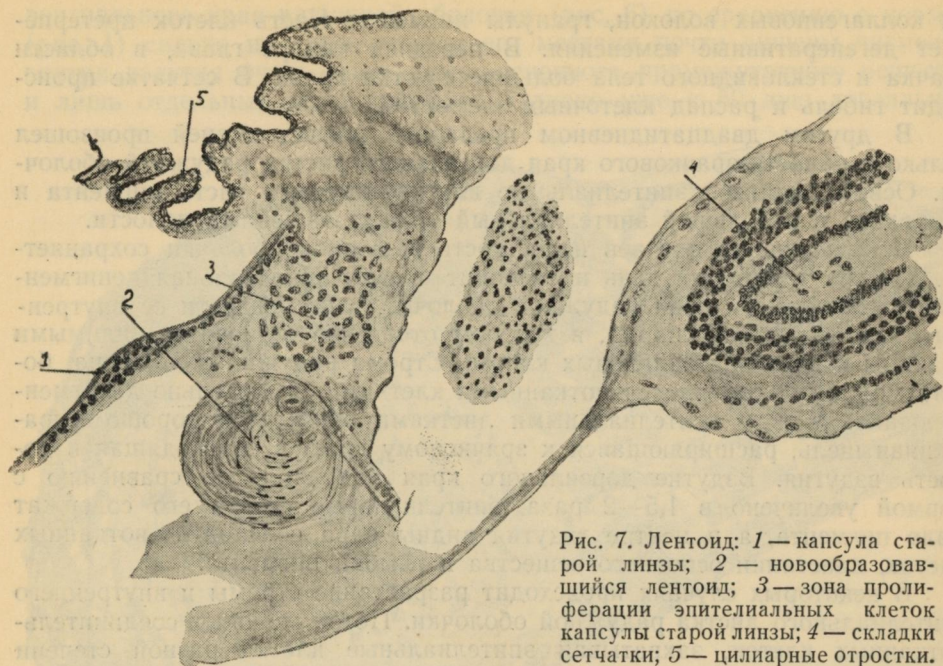


Рис. 7. Лентоид: 1 — капсула старой линзы; 2 — новообразовавшийся лентоид; 3 — зона пролиферации эпителиальных клеток капсулы старой линзы; 4 — складки сетчатки; 5 — цилиарные отростки.

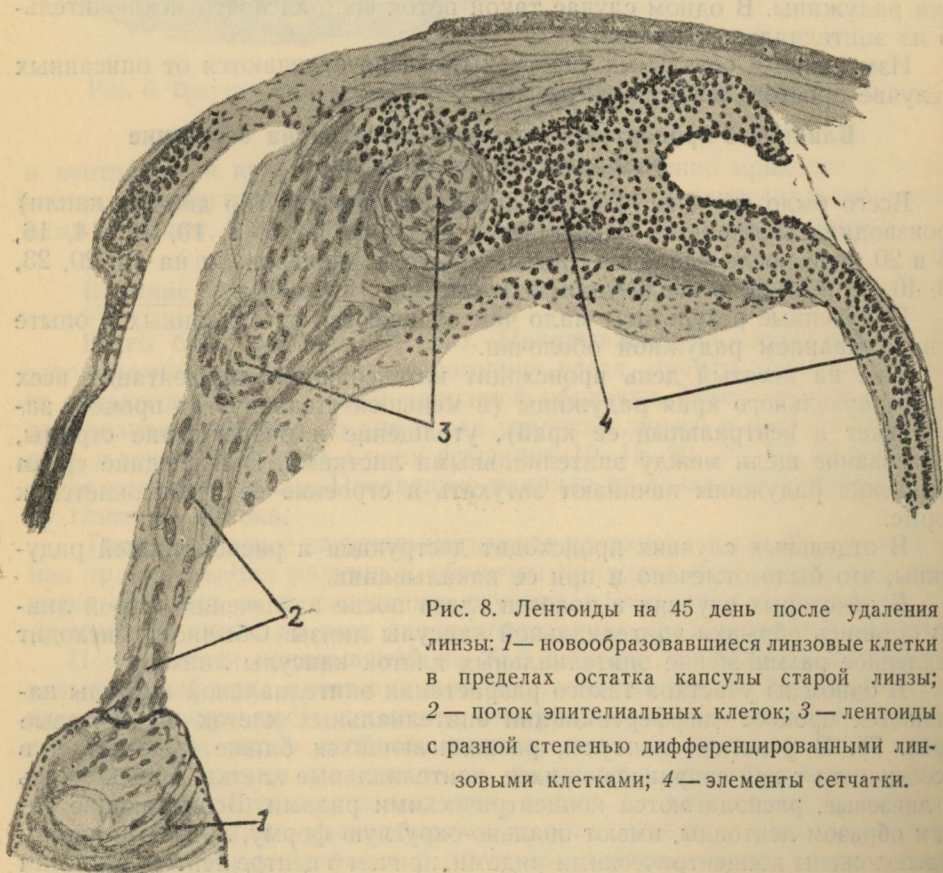


Рис. 8. Лентоиды на 45 день после удаления линзы: 1 — новообразовавшиеся линзовые клетки в пределах остатка капсулы старой линзы; 2 — поток эпителиальных клеток; 3 — лентоиды с разной степенью дифференцированными линзовыми клетками; 4 — элементы сетчатки.

наиболее дифференцированы, лишены ядер и окрашиваются гематоксилином в желтовато-розовый цвет. Ближе к периферии лентоида линзовые клетки менее дифференцированы, содержат удлиненное ядро и окрашиваются в синеvато-розовый цвет.

В случаях, где наружный слой клеток остается недифференцированным, т. е. лентоид окружен слоем эпителиальных клеток — эпителиальной капсулой — имеет место образование несовершенной линзы (рис. 7). В случае, изображенном на рис. 8, имеется несколько участков линзобразования с разной степенью дифференциации линзовых клеток. Лентоиды образовались из эпителиальных клеток, которые сплошным потоком направляются от остатка капсулы линзы к участку сетчатки, травмированной при извлечении линзы.

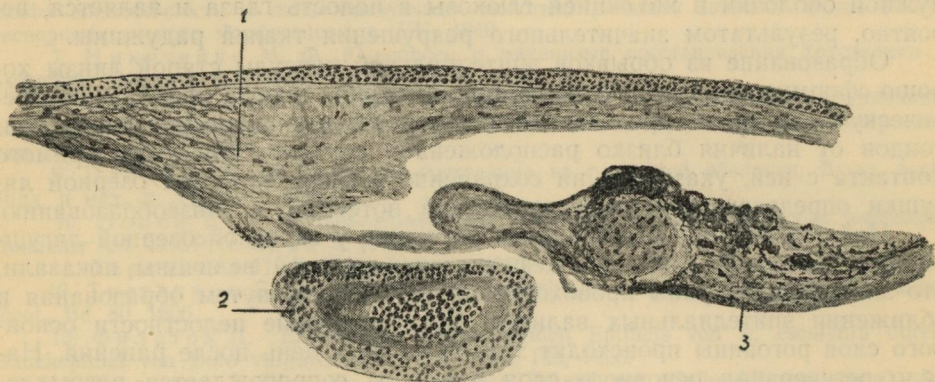


Рис. 9. Утолщение основного слоя роговицы (1). 2 — участок сетчатки; 3 — радужная оболочка глаза.

В двух случаях в результате операции (линзу удаляли через глазное яблоко так, что целостность роговицы не нарушалась) кусочки сетчатки попали в переднюю камеру глаза под роговицу. Гистологическое изучение препаратов (рис. 9) показало, что роговица в этих участках заметно утолщается, в соединительнотканном слое роговицы волокна разрыхлены, количество клеток увеличено, причем часть из них как бы выходит из тканевых связей за пределы роговицы, направляясь к сетчатке.

Для выяснения природы этого явления требуются дополнительные опыты.

Обсуждение результатов

Строение радужной оболочки взрослых особей озерной лягушки отличается наличием большого вздутия эпителиальных листков на вентральном крае радужины и гораздо меньшего на дорзальном ее крае.

Удаленная линза не восстанавливается у взрослых особей данного вида лягушки. Однако удаление линзы сопровождается рядом изменений в радужной оболочке, которые напоминают первоначальные этапы регенерации линзы у головастиков и хвостатых амфибий: васкуляризация, разрыхление и утолщение стромы; интенсивная депигментация эпителиальных листков, в особенности внутреннего, стромы и цилиарной ретины; образование хорошо выраженной щели между эпителиальными листками, расширяющейся обычно к зрачковому краю радужной оболочки; разрастание стромы радужины за пределы зрачкового края эпителиальных листков и образование в некоторых случаях мембраны, полностью или частично закрывающей зрачок. Наибольшее выражение этих изменений в радужной оболочке при значительных колебаниях наблюдается на 40—45-й день после удаления линзы. Позднее реактивные изменения

в радужной оболочке затухают, щель между эпителиальными листками исчезает, количество пигмента быстро увеличивается и строение радужины приближается к норме.

Накалывание дорзального края радужной оболочки и инъекция в полость глаза глюкозы не привело к восстановлению способности радужной оболочки регенерировать линзу. Действие этих агентов ограничивается ускорением и усилением депигментации, образования щели между эпителиальными листками и разрастания клеточных элементов стромы и внутреннего эпителиального листка. Разрастание и выход эпителиальных клеток из тканевой системы внутреннего эпителиального листка, пролиферация и перемещение их вместе с элементами соединительной ткани к зрачку наблюдались только в опытах с накалыванием радужной оболочки и инъекцией глюкозы в полость глаза и является, вероятно, результатом значительного разрушения тканей радужины.

Образование из обрывков эпителиальной капсулы старой линзы хорошо сформированных лентоидов, принимающих иногда правильную сферическую форму, и определенная зависимость возникновения таких лентоидов от наличия близко расположенной сетчатки или даже прямого контакта с ней, указывает на сохранение в глазу взрослой озерной лягушки определенной морфогенетической потенции к линзеобразованию.

Наблюдения над регенерацией роговицы у взрослой озерной лягушки при нанесении сквозного дефекта значительной величины показали, что эпителизация раны происходит на 3—7-й день путем образования и сближения эпителиальных валиков. Восстановление целостности основного слоя роговицы происходит только на 43-й день после ранения. Начало регенерации основного слоя роговицы сопровождается разрыхлением и разбуханием соединительнотканых пластинок на разорванных концах основного слоя роговицы, поэтому прилежащие к ране участки основного слоя роговицы на некотором расстоянии сильно утолщены. Затем часть фиксированных клеток роговицы дегенерирует и исчезает.

В измененные участки основного слоя роговицы начинают эмигрировать лимфоциты из передней камеры глаза. Эти лимфоциты, перемещаясь к краям раны, превращаются в фибробласты, которые вместе с измененными кератоцитами принимают участие в новообразовании основного слоя роговицы. Регенерация происходит путем роста краев основного слоя роговицы в области раны до полного смыкания их и образования рубца.

Нужно отметить, что количество амитозов и митозов, наблюдаемых в районе роговицы, очень незначительно и пролиферация клеток играет второстепенную роль в регенерации роговицы в условиях опыта.

Наблюдаемое в опытах длительное присутствие кровяных сгустков в области раны роговицы и в просвете зрачка, несомненное участие гематогенных элементов в регенерации роговицы говорит о значении кровяных излияний для регенеративных процессов в тканях животных. (О. Б. Лепешинской «Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме», М., 1950).

Выводы

1. У взрослых *R. ridibunda* удаленная линза не восстанавливается.
2. После удаления линзы происходит ряд гистогенетических процессов в радужной оболочке, которые напоминают начальные этапы регенерации линзы у тритона и ранних головастиков.
3. Накалывание дорзального края радужной оболочки и инъекция в камеру глаза 5-процентного раствора глюкозы не приводит к восстановлению утраченной линзы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Борсук Р. А. О регулирующих свойствах хрусталика бесхвостых амфибий. Доклады АН СССР, т. 61, № 1, 1948.
2. Вайнштейн А. С. К вопросу о заживлении резанных ран роговой оболочки. СПб, 1902.
3. Гостеева М. Видовые особенности образования линзы из туловищного эпителия у *R. esculenta*, *R. ridibunda* и *R. temporaria*. Биологический журнал, т. IV, № 3, 1935.
4. Колосс Е. Некоторые данные о сократимых элементах радужины глаза лягушки. Доклады АН СССР, т. 66, № 6, 1949.
5. Мануйлова Н. А., Мачабели А. И., Сихарулидзе Т. А. Исследование гистогенетических свойств глазной чаши у бесхвостых амфибий. Доклады АН СССР, т. 18, 1938.
6. Никитенко М. Ф. (цит. по Попову В. В.). К вопросу о существовании видовой специфичности в линзеобразующих свойствах глазного зачатка. Труды Ин-та экспериментального морфогенеза, т. VII, 1940.
7. Никитенко М. Ф. К вопросу о механизме восстановления хрусталика у амфибий. Доклады АН СССР, т. 16, № 9, 1937.
8. Полежаев Л. В. Утрата и возобновление регенерационной способности конечностей у бесхвостых амфибий. Труды Ин-та цитологии, гистологии и эмбриологии, т. II, вып. 2, 1948.
9. Попов В. В. Об индукции хрусталика из радужной оболочки. Бюлл. эксп. биол. и мед., т. VI, № 4, 1938.
10. Попов В. В. О линзеобразующей способности глаза взрослых амфибий. Доклады АН СССР, т. 24, № 7, 1939.
11. Терентьев П. В. Лягушка, М., 1950.
12. Третьяков Д. К. Die vordere Augenhälfte des Frosches. Zeits. f. Wiss. Zool., Bd. 80, 1906.
13. Филатов Д. Ersatz des linsenbildenden Epithels von *R. esculenta* durch Bauchepithel von *Bufo vulgaris*. Roux. Arch. Bd. 105, 1925.
14. Филатов Д. Über die unabhängige Entstehung (Selbstdifferenzierung) der Lins bei *R. esculenta*. Arch. mikr. Anat. und Entw. mech., Bd. 104, 1925.
15. Шевченко Н. Н. (неопубликованные данные).
16. Щелкунов С. И. Регенерация роговицы. Архив анат., гист. и эмбриологии, т. 18, № 1, 1938.
17. Янык Н. Заживление поверхностного дефекта в роговице *Rana esculenta*. Биологический журнал, т. 7, № 5/6, 1938.
18. Alberti W. Zur frage der Linsenregeneration bei den Anuren. Arch. f. Entw. mech., Bd. 50, H. 3/4, 1922.
19. Bell J. Some experiments on the development and regeneration of the eye and nasal organ in frog embryos. Arch. f. Entw. mech., Bd. 23, 1907.
20. Beer Th. Die Accomodation des Auges bei Amphibien. Arch. f. d. gesch. phys. Bd. 73, 1899.
21. Faber C. Der Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere. 1876.
22. Gaupp E. Anatomie des Frosches. Abt. III, 1904.
23. Hanke. Über Regeneration der Hornhautgewebe und über die Wahre, Natur Keratoblasten. Arch. f. Ophthalm. Bd. 89, 1934.
24. King. H. D. Experimental studies on the eye the frog. embryos. Arch. f. Entw. mech., Bd. 19, 1905.
25. Kochs W. Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. und Entw. Gesch. Bd. 49, 1897.
26. Korschelt E. Regeneration und Transplantation. Bd. I, 1927.
27. Magitot. Etude critique sur certaines propriétés biologiques du tissu corneen et sur la Kératoplaste. Humaine Ann. d'occulistique, vol. 153, 1916.
28. Saltzer F. Beiträge zur Keratoplastik. V. Zur Biologie der Hornhautverpflanzung. Arch. f. Engenheilkunde, 1937.
29. Stone L. S. a. Sapir P. Experimental studies on the regeneration of the lens in the eye of anurans urodeles and fishes. J. Exp. Zool. vol. 85, № 1, 1940.
30. Wachs H. Restitution des Auges nach Extirpation von Retina und Linse bei Tritonen. Arch. f. Entw. mech., Bd. 46, H. 2/3, 1920.
31. Walls C. The vertebrate eye and its adaptive radiation. 1942.
32. Wolff G. Entwicklungsphysiologische Studien. I Die Regeneration der Urode-lenlinse. Arch. f. Entw. mech. Bd. 1, 1895.
33. Zietzschmann. Die Traubenkörner unserer Haussäugethiere. Arch. f. mikr. und Entw. Gesch. Bd. 65, 1905.

Министерство высшего образования СССР

ХАРЬКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени А. М. ГОРЬКОГО

Т Р У Д Ы

НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

ТОМ 19

РАБОТЫ В ОБЛАСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ
ЗООЛОГИИ И ПАРАЗИТОЛОГИИ

Эммануил Ефимович УМАНСКИЙ

Центральна наукова бібліотека
ХНУ імені В. Н. Каразіна
2013р.

К-10200
Центральна наукова бібліотека
Харківського національного
університету ім. В.Н.Каразіна
інв. № 17127381

ИЗДАТЕЛЬСТВО ХАРЬКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
имени А. М. ГОРЬКОГО

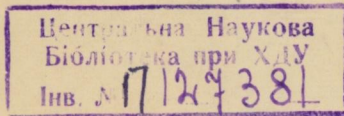
Харьков

1954

19 99

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Эммануил Ефимович Уманский	5
В. П. Кудokoцев. О взаимоотношениях тканей при регенерации конечности у аксолотля	13
В. П. Кудokoцев. О неравноценности кожи различных участков тела амфибий при регенерации конечности	23
В. Н. Петров. Торможение регенерационного процесса при обшивании раневой поверхности кожей	43
В. Н. Петров. Влияние белого стрептоцида на осуществление регенерационного процесса	51
В. Н. Петров. Влияние нервной системы на регенерационный процесс у хвостатых амфибий. Сообщение I.	57
В. Н. Петров. Влияние нервной системы на регенерационный процесс у хвостатых амфибий. Сообщение II.	65
Н. Н. Шевченко. О паразитах рыб реки Северный Донец. Сообщение I.	73
Э. Е. Уманский и Л. К. Рыжкова. О злокачественных разрастаниях у аксолотля, вызванных канцерогенными веществами	87
Л. К. Рыжкова и Л. А. Ус. Влияние канцерогенных углеводов на процесс регенерации	97
М. Г. Швалб. К вопросу о строении радужной оболочки и регенерации линзы у озерной лягушки	103
Н. Н. Шевченко. О новом представителе подсемейства Nephroechinostomatinae (Oschmarin et Belous, 1951), обнаруженном в Харьковской области	119



Техредактор Н. А. Яновицкий

Корректор З. В. Пухаленко

Подписано к набору 20/IV 1953 г. Подписано к печати 12/VI 1954 г. БЦ 12855
 Объем 4 бум. л.=10,61 печ. л.=11,3 учетно-изд. л. В 1 одном печ. листе 42.600 тип. зн.
 Зак. 1742. Тираж 500. Цена 5 руб. 50 коп.

Типография Изд-ва Харьковского государственного университета им. А. М. Горького
 Харьков, Университетская, 16.