



# РЕТИНОИДЫ

---

## РЕТИНОИДЫ

Альманах

Выпуск 20

## *RETINOIDS*

Almanac

Volume 20

*А.И. Бабухин*

**О формировании глаза**

Москва – Ретиноиды

2005

Альманах “Ретиноиды”- это неперiodическое тематическое издание, содержащее публикации об экспериментальных и клинических исследованиях отечественных лекарственных препаратов дерматотропного действия, материалы, отражающие жизнь ФНПП “Ретиноиды”, а также сведения об истории медицины в сфере гистологии, фармакологии, физиологии. Альманах адресован врачам-гистологам и дерматологам, специалистам, занимающимся изучением фармакологических свойств витамина А и ретиноидов, аптечным работникам, а также студентам, аспирантам и преподавателям медицинских специальностей.

Альманах финансирует и издает ФНПП “Ретиноиды”. Точка зрения авторов публикаций не обязательно отражает точку зрения издателя. Все авторские права принадлежат ФНПП “Ретиноиды”, без согласования с руководством которого не могут быть ни переведены на другие языки, ни депонированы, ни размножены любым из способов ни весь альманах, ни его отдельные работы, ни их фрагменты.

© - “RETINOIDS” Ltd. All rights are reserved. Neither this book, nor any part of it may be transmitted, reproduced in any form or translated into other languages without official permission from the publisher. Authors’s conceptions does not necessary coincide with publisher’s point of view.

© – ФНПП “Ретиноиды”,  
фармацевтическое научно-производственное предприятие

**111123, Москва, ул. Плеханова, д. 2. ЗАО ФНПП "Ретиноиды"**  
**тел./факс (095) 788-50-14**

**[www.retinoids.ru](http://www.retinoids.ru), [www.orelscientist.fromru.com](http://www.orelscientist.fromru.com)**  
**e-mail: [retinoids@yandex.ru](mailto:retinoids@yandex.ru), [science@retinoids.ru](mailto:science@retinoids.ru)**

**Beiträge**  
**zur Entwicklungsgeschichte des Auges,**  
**besonders der Retina**

Von  
Dr. BABUCHIN  
aus Moskau

Würzburgen naturwissenschaftliche Zeitschrift  
III Band (1864) S. 71–91.

**А.И. Бабухин**

**О формировании глаза,  
в частности, сетчатки**

Перевод с немецкого **В.М. Поляченко**

Под редакцией проф. **В.И. Ноздрина**

Москва – Ретиноиды

2005

## Содержание

От редактора .....	6
Сетчатка .....	8
Пигментный эпителий и chorioidea .....	19
Стекловидное тело и хрусталик .....	23
Заключение .....	25

## Глубокоуважаемые коллеги!

К третьим “Бабухинским чтениям в Орле” мы выпустили в свет 2 главы из Руководства С.Штриккера (Лейпциг, 1872), написанные А.И.Бабухиным: «Хрусталик» и «Орган обоняния». Поскольку изданные в Германии на немецком языке во второй половине XIX в работы А.И.Бабухина являются мало доступными, готовясь к четвертым “Чтениям”, мы сочли возможным продолжить публикацию переводов лучших работ Корифея и представляем Вашему вниманию статью, опубликованную в 1864 г. и посвященную эмбриональному развитию структур глазного яблока.

В чём же А.И.Бабухин оказался прозорливым? Почти полтора века спустя, на этот вопрос можно ответить примерно следующим образом. Бабухин утверждал: палочки и колбочки – это части клеток–палочек и клеток–колбочек, что сегодня общепризнано. Он правильно заявлял, что стекловидное тело развивается не из эктодермы, а из мезенхимы. По Бабухину наружная пограничная мембрана таковой не является, а образована отростками мюллеровых волокон. В настоящее время пишут, что наружная пограничная мембрана специальных мембранных структур не содержит, а представляет собой зону синаптических контактов между мюллеровыми волокнами и фоторецепторами. Бабухин считал что “зёрнышки” внутреннего зернистого слоя – это клетки, являющиеся элементами нервов, и предложил отказаться от такого названия. Сегодня мы знаем, что это тела глиальных (и не только мюллеровых) клеток и тела нейронов. А.И.Бабухин пишет, что гомогенная субстанция ножек мюллеровых волокон дифференцируется в тонкие волоконца, которые прочно связаны с внутренней пограничной мембраной. Сегодня считают, что внутренняя пограничная мембрана образована окончаниями отростков мюллеровых клеток и их базальной мембраной. А.И.Бабухин верно описал ход дендритов и аксонов нейронов ганглиозного слоя. Опровергая позицию Ремака и развивая утверждения Мюллера, А.И.Бабухин продемонстрировал, что пигментные клетки являются частью сетчатки и развиваются из наружного листка глазного пузыря. При этом он опровергает точку зрения Мюллера, что пигментный эпителий сетчатки является двухслойным. Он – однослойный. Сегодня это все признают.

Как и любой ученый, А.И.Бабухин имел право на ошибку, особенно если учесть методические возможности того времени. Так он пишет, что центральные отростки клеток–палочек проходят через всю толщу сетчатки и выходят из глазного яблока в составе зрительного нерва. На сегодня таких доказательств не представлено. Бабухин утверждал, что тонкодисперсная масса серой субстанции (сегодняшние наружный и внутренний сетчатый слой) – это продукты секреции клеток, пронизанные волокнистыми элементами. Он решительно отрицал мнение Ремака, что серая субстанция – это нервные волокна, и оказался неправ. По Бабухину наружная и внутренняя пограничные мембраны состоят из продуктов клеточной секреции. Сегодня его утверждение может считаться справедливым лишь по отношению к базальной мембране внутренней пограничной мембраны, компоненты которой скорее всего, синтезируют глиальные (мюллеровы) клетки. В целом выводы, которые сделал автор, в дальнейшем были подтверждены.

Гистологов старшего поколения, возможно, будет немного смущать термин “бластема” но это – груз ушедшего времени, которое мы уже преодолели. Зато молодые гистологи найдут в статье образец прекрасно построенной дискуссии и смогут взять ее за аналог для составления соответствующей главы диссертации, которую увидеть филигранно написанной сегодня – редкость.

**В. Ноздрин**

## Сетчатка

Как показал Remak и подтвердил Kölliker, *сетчатка* формируется, из внутренней оболочки вторичного глазного пузыря. Но как и в какой последовательности – на это у нас нет ответа. Я убедился, что из опубликованных до сих пор результатов исследований только данные Kölliker'а относительно происхождения палочек до известной степени верны.

В начальный период развития у куриных эмбрионов после образования вторичного глазного пузыря его внутренняя оболочка состоит исключительно из лучеобразно расположенных, продолговатых, веретенообразных, узких телец, которые пронизывают всю толщину оболочки. В куриных эмбрионах у этих телец легче всего различить все признаки клетки – ядро, оболочку и содержимое. Однако различают еще утолщенную часть тонкодисперсной структуры и бледные гомогенные отростки (рис. 1, рис. 7e).

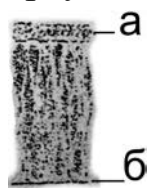


*Рис.1. Поперечный срез стенки вторичного глазного пузыря незрелого куриного эмбриона; а) внутренняя оболочка, б) наружная оболочка, в) отдельные элементы внутренней оболочки.*

Утолщения расположены на разных уровнях во внутренней оболочке, благодаря чему кажется, как будто она состоит из нескольких слоев клеток. В заднем отделе глаза эти веретенообразные тела образуют несколько таких ложных слоев, число которых возрастает в ходе дальнейшего развития. В переднем же отделе я никогда не наблюдал более двух слоев. У головастика иногда наблюдают, как тельце и его отросток переходят друг в друга. Некая промежуточная субстанция, хотя и в незначительном количестве, по-видимому, присутствует на обеих поверхностях в качестве специфической прослойки. Однако эту прослойку промежуточной субстанции на внутренней поверхности не следует рассматривать как своеобразную мембрану. На поперечных срезах она имеет вид узкой, бледной полосы, нечетко отграниченной от подлежащего слоя клеток. Только что описанные тельца служат материалом, из которого формируется вся сетчатка.



Согласно Remak'у прежде всего появляется слой палочек и только в последние три дня инкубационного периода – слой ганглиоцитов. Мои исследования привели к совершенно противоположным результатам. Палочки образуются в последнюю очередь при формировании сетчатки. Ганглиоциты же обнаруживаются уже на пятый день. Но еще раньше начинают формироваться мюллеровы волокна. Тельца, из которых они развиваются, первыми из всей массы клеток обнаруживают свои особенности. Они не участвуют в процессах размножения, каким подвержены прочие тельца. У них видоизменяются внутренние отростки, концы их утолщаются, становятся шире и превращаются в треугольные ножки (рис. 2б, рис. 5а), в то же время сами тельца обгоняют в



*Рис.2. Более развитая первичная сетчатка (приблизительно 5–20 дни после инкубации); начало образования мюллеровых волокон; а) будущие пигментные клетки, б) ножки мюллеровых волокон.*

росте другие клетки. Промежуточные пространства между этими ножками заполняются бесструктурной массой. Ножки мюллеровых волокон в конце концов срастаются и впоследствии образуют с прилежащей субстанцией *membrana limitans interna*. В последующем у куриных эмбрионов гомогенная субстанция ножек дифференцируется в тонкие волоконца, которые остаются прочно спаянными с *membrana limitans*. Ядро в первичных мюллеровых волокнах принимает более округлую форму и все более смещается вбок от оси волокна, так что по завершении цикла развития оно кажется только прилежащим к волокну. Нередко я наблюдал, в частности, на личинках тритона, как от бугорка над ядром отходят очень тонкие отростки, которые далее идут вместе с мюллеровыми волокнами и тесно с ними связаны. Это приводит к предположению, что такие отростки происходят не из веретенообразных телец как таковых, а вероятно, образуются из продуктов секреции первичных клеток. Сразу же после начала формирования ножек мюллеровых волокон генеративные процессы обнаруживаются в тельцах, прилежащих к внутренней поверхности. Эти тельца делятся поперек. Образовавшиеся делением новые клетки принимают округлую форму, у них образуется по одному четко различимому, окруженному светлым ореолом ядру, то есть появляются клетки со всеми их признаками (рис. 3а, рис. 7п).

Уже у пяти-, а еще вернее, у шестидневных эмбрионов можно наблюдать отдельные вполне развитые *ганглиоциты* с множественными отростками. На

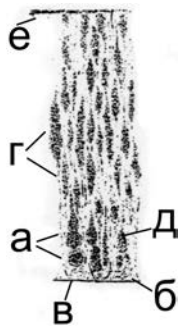
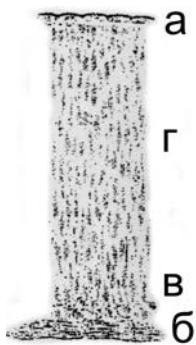


Рис.3. Более поздняя стадия развития первичной сетчатки; а) нервные клетки в стадии образования, б) *membrana limitans interna*, в) первые признаки слоя нервных волокон, г) отдельные клетки будущих зернистых слоев, д) отдельные ювенильные нервные клетки, е) первое появление промежуточной субстанции (*membrana limitans externa*).

хорошо изготовленных препаратах можно даже увидеть, что некоторые из этих отростков проходят в направлении наружной поверхности сетчатки и при этом соединяются с другими мелкими клетками, которые, весьма вероятно, войдут в структуру будущего внутреннего зернистого слоя. Другие отростки, по всей видимости, проходят между ножками первичных мюллеровых волокон к внутренней поверхности первичной сетчатки.

Что касается слоя нервных волокон, то только у Gray (Philos. Trans. 1850) мы находим указание, что первые признаки оптических волокон у куриных эмбрионов становятся заметны лишь между 14-м и 15-м днями инкубации. Однако нет ничего легче, как убедиться в существовании хорошо развитого слоя нервных волокон уже у 7-дневных эмбрионов. У них он уже образует с *membrana limitans interna* четко обособленный от остальной сетчатки слой. Если рассматривать его от внутренней поверхности, то будет видно, что нервные волокна пучками проходят между ножками собранных в группы лучеобразных волокон (рис. 4б)\*.



Эта часть рисунка не расшифрована.

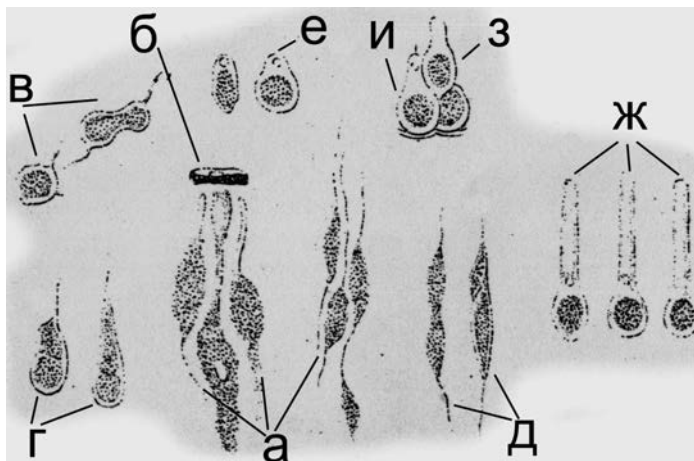
Рис.4. Срез сетчатки 7-дневного эмбриона: а) плоские пигментные клетки; б) слой нервных волокон, пронизанный полностью сформировавшимися мюллеровыми волокнами; в) нервные клетки; г) клетки будущих зернистых слоев.

Первые признаки этого слоя можно наблюдать еще раньше, вскоре после дифференциации ганглиоцитов. Он образуется, по-видимому, исключительно из вышеупомянутых отростков ганглиоцитов, а также, пожалуй, за счет роста

\* Различные данные, касающиеся времени, не следует воспринимать совсем безоговорочно, поскольку мне нередко приходилось сталкиваться с тем, что в яйцах, которые в то же самое время и одинаково долго насиживались, я обнаруживал микроскопические элементы на разных стадиях развития. Уточненные данные о времени первого появления различных слоев я, впрочем, пока оставил для более обстоятельного изучения, после того как закончу свои наблюдения за формированием сетчатки и других частей глаза у позвоночных.

волокон nerv. opticus. По крайней мере, я никогда и ни на одной стадии развития не наблюдал ядра в слое нервных волокон, что позволило бы прийти к заключению об их самостоятельном развитии.

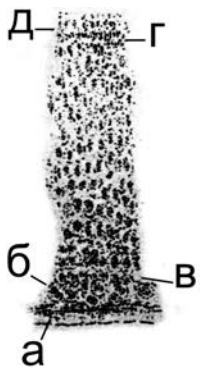
В то время как образовательные тельца, прилежащие к внутренней поверхности первичной сетчатки, дифференцируются в нервные клетки, другие, лежащие ближе кнаружи клетки, тоже не остаются неизменными. Число их возрастает за счет деления, в ходе которого сетчатка становится все толще; кроме того, они изменяют свою форму: веретенообразные тела становятся более овальными, и у них обнаруживается по одному ядру.



*Рис.5. а) Элементы передней части сетчатки головастика на разных стадиях развития; б) пигментные клетки; в) отдельные ювенильные нервные клетки, г) образование нервных клеток из индифферентных колбообразных клеток, д) индифферентные клетки, возможно,*

*в стадии деления, е) клетки наружного зернистого слоя с отделившимися капельками, ж) палочки на разных стадиях развития, з) палочки в стадии развития без жировых капелек, и) сформировавшиеся колбочки.*

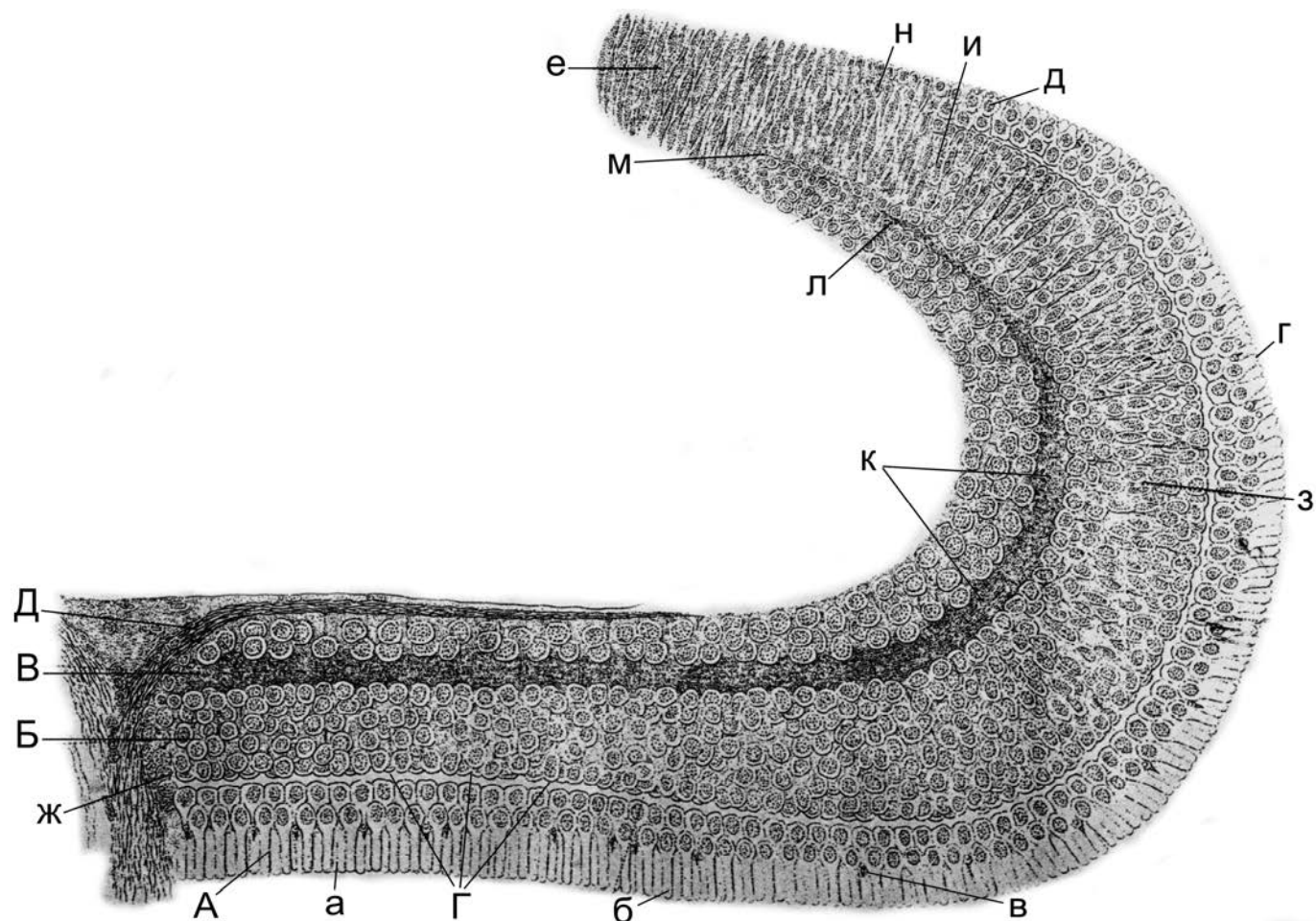
Этот процесс идёт очень медленно, однако он протекает быстрее в образовательных клетках, которые больше всего соответствуют нервным клеткам, находящимся в процессе развития. Все эти процессы в разных слоях протекают таким же образом вплоть до формирования первичной сетчатки (сравните рис. 3 и 4).



*Рис.6. Срез сетчатки 9-10-дневных куриных эмбрионов: а) слой нервных волокон; б) слой ганглиоцитов; в) образующийся дисперсный слой; г) признаки промежуточного зернистого слоя; д) наружный зернистый слой с палочками в стадии образования.*

По Ремак'у слой палочек начинает формироваться раньше всех и заметен уже на 9-й день, а формирование остальных слоев происходит лишь в

последние три дня инкубационного периода. Gray полагает, что слой палочек появляется только на 13 или 14-й день. Я нашел, что данные Remak'a верны



*Рис.7. Срез сетчатки головастика, который позволяет наблюдать все стадии развития от места входа зрительного нерва до переднего края: А) слой палочек на различных стадиях развития: а, б) сформировавшиеся палочки без капель; в) палочки с каплями; г) колбочки; д) клетки с капельками, из которых образуются палочки или колбочки; е) индифферентные веретенообразные клетки; Б) внутренний зернистый слой; ж, з) вполне сформировавшиеся клетки; з, и) клетки на разных стадиях развития; В) дисперсный слой: к) вполне сформировавшийся дисперсный слой; л, м) первые признаки дисперсного слоя; Г) промежуточный зернистый слой: н) деление клеток на месте будущего промежуточного зернистого слоя; Д) слой нервных волокон.*

только относительно времени появления палочек. Что касается его данных о внутреннем и наружном зернистом слоях и серой субстанции (дисперсном слое) или, как он это называет, слое нервных волокон, то они решительно неверны, как и мнение Gray относительно палочек.

Согласно моим исследованиям формирование внутреннего и наружного зернистых слоев, дисперсного и промежуточного слоев, равно как и начало образования палочек у головастика, почти совпадают во времени. Только первые признаки дисперсного слоя обнаруживаются несколько ранее, чем все остальные (рис. 7н, о, 9). У куриных эмбрионов этот процесс дифференциации начинается на 9-й день; но у них более раннее появление дисперсного слоя еще заметнее, чем у лягушки. Ещё в большей степени это выражено у млекопитающих. Дифференциация начинается у всех животных в заднем отделе глазного пузыря и постепенно продвигается вперед вплоть до переднего края. Я ни разу не наблюдал, чтобы она спонтанно начиналась на переднем крае и шла навстречу дифференциации, уже начавшейся от основания глазного пузыря, как это утверждает Remak (рис. 7).

На месте будущего дисперсного слоя всегда можно заметить повышенную активность клеток, они делятся, принимают округлую форму и те из них, которые должны образовать внутреннюю границу внутреннего зернистого слоя, выстраиваются в регулярный ряд. Так что, хотя на срезах сетчатки еще нельзя видеть самого дисперсного слоя, все же местоположение, которое он позднее займет, можно точно указать (рис. 7н, о). Это местоположение обнаруживается на срезах как более или менее четко обозначенная и проходящая параллельно поверхности сетчатки линия, которая обозначает границу между прилежащими к ней регулярными рядами клеток. С течением времени здесь действительно образуется промежуточное пространство, которое сначала (головастики) заполняется узкой прослойкой коллоидальной субстанции. Потом здесь формируется все более и более утолщающийся слой тонкодисперсной массы, которую следует считать не чем иным, как промежуточной субстанцией. Она является продуктом секреции клеток, но никак генетически не связана с мюллеровыми волокнами, как это полагает Max Schultze. Она, если угодно, обволакивает их, но происходит не от них.

Образование дисперсного слоя следует приписать некой внутренней, малоизвестной активности клеток. Иначе невозможно объяснить следующее явление. Если линия, обозначающая будущий дисперсный слой, где-либо прерывается какой-нибудь клеткой, то последняя делится вдоль этой линии на две клетки, из которых одна присоединяется к наружному слою, а другая к внутреннему зернистому слою клеток. Это явление наиболее отчетливо можно наблюдать у головастика (рис. 7).

У куриных эмбрионов дисперсный слой утолщается особенно быстро. После того как он приблизительно на 9-й день начал свое развитие, уже у 11- и 12-дневных эмбрионов он занимает почти четвертую часть всей толщины сетчатки. Он, должно быть, разрастается в двух направлениях, как в сторону внутреннего зернистого слоя, так и в сторону слоя ганглиоцитов, вследствие чего оба слоя постепенно отдаляются друг от друга. В противном случае трудно объяснить присутствие клеток, которые иногда можно наблюдать в середине дисперсного слоя 10- и 11-дневных эмбрионов. Я применял все способы, чтобы убедиться, что эти клетки сюда попали не механически в процессе препарирования сетчатки. Это, должно быть, те клетки, которые еще в самом начале формирования дисперсного слоя оказались среди нервных клеток, так и не превратившись в них. Впоследствии эти клетки отмирают, по крайней мере, у взрослых кур их больше не обнаруживают.

Наконец, дисперсный слой *как таковой* должен созреть, в результате чего у птиц в этом слое могут появляться уже знакомые темные полосы, параллельные поверхности сетчатки. При сильном увеличении можно видеть, что эти полосы состоят из комочков гомогенной субстанции, совершенно аналогичных тем, которые образуются в самом начале формирования дисперсного слоя. Эти комочки, должно быть, являются продуктом секреции первого ряда клеток внутреннего зернистого слоя, поскольку очень часто можно видеть их прилежащими непрерывным рядом вплотную к слою клеток.

*Дифференциация наружного зернистого слоя*, следует всем тем законам, что и формирование дисперсного слоя или отделение внутреннего зернистого слоя от слоя нервных клеток. Только процесс при этом протекает намного медленнее. В то время как дисперсный слой достигает значительной толщины, промежуточный зернистый слой остается едва заметным.

Появление круглых и овальных вместо веретено- и колбообразных клеток на наружной поверхности первичной сетчатки иногда, можно наблюдать даже тогда, когда уже началось образование нервных клеток. Но больше и быстрее всего они образуются во время формирования наружного зернистого слоя. Тогда же в этом слое можно заметить повышенную активность образовательных клеток. Как и при формировании дисперсного слоя, они делятся поперек, принимают округлую форму и располагаются регулярными рядами. Потом таким же образом между обоими, до того тесно примыкавшими друг к другу зернистыми слоями формируется узкая полоса промежуточной субстан-

ции, которая у лягушек, а отчасти и у птиц уже никогда существенно не меняется.

Из сказанного следует, что промежуточный зернистый слой у лягушек и птиц равнозначен дисперсному слою. У них он тоже не что иное, как своеобразная промежуточная субстанция. Разветвление мюллеровых волокон в этом слое, как и в дисперсном, не имеет существенного значения и в генетическом отношении представляется лишь вторичным явлением. Разумеется, у рыб и других животных, у которых в промежуточном зернистом слое обнаруживаются ещё и особые, описанные господином проф. Н. Müller'ом клетки, этот слой приобретает несколько иное значение. (Этим летом, надеюсь, я тоже смогу сообщить кое-что о формировании и генетическом значении этих клеток). У головастика в еще окончательно не сформировавшемся промежуточном зернистом слое можно видеть очень мелкие клетки, которые, однако, в более зрелой сетчатке больше не обнаруживаются. Во что они превращаются, не знаю что и сказать. Вероятно, они отмирают.

Сформировавшийся внутренний зернистый слой первое время не целиком состоит из круглых клеток; такие клетки находятся только на границах слоя, однако внутри него еще остаются веретенообразные клетки и все их переходные формы к круглым клеткам. При этом процесс дифференциации всегда протекает у внутренней границы слоя интенсивнее, чем у внешней. Что касается всех так называемых зернышек внутреннего зернистого слоя у эмбрионов, то в них можно легко узнать истинные клетки и, соответственно, придется признать их таковыми и у зрелых особей, так как они не претерпевают никаких дальнейших превращений, и пора бы уже впредь больше не употреблять этого ошибочно присвоенного им названия.

В ювенильной сетчатке можно очень отчетливо видеть, что от этих клеток отходят тонкие и длинные отростки\*. Можно также совершенно четко проследить, как некоторые отростки соединяются непосредственно с ганглиоцитами. Но возможно также, что отростки некоторых клеток зернистого слоя переходят непосредственно в волокна зрительного нерва, и тогда эти клетки могут заменять ганглиоциты. Я, по крайней мере, неоднократно наблюдал, что некоторые отростки проникают дальше слоя нервных клеток. Я твёрдо убежден, что эти отростки никоим образом не относятся к мюллеровым волокнам, так как последние, особенно у головастика, резко отличаются формой ядра и

---

\* Для тех, кто придает особое значение варикозности волокон, я еще добавлю, что у эмбрионов кроликов и кур эти отростки большей частью варикозные.

внешним видом от рассматриваемых отростков. Итак, эти зерна решительно следует причислять к элементам нервов.

Из клеток, которые образуют самый поверхностный слой первичной сетчатки и из которых образуется наружный зернистый слой, формируются также палочки и колбочки. Наблюдать за их развитием у куриного эмбриона очень трудно ввиду измельченности и истонченности их элементов. Зато довольно легко следить за этим процессом у головастика, что господин проф. Kölliker уже сделал и до известной степени верно описал.

Согласно моим исследованиям процесс образования колбочек состоит в следующем. В субстанции клетки, в её внешнем сегменте, появляется желтоватая, блестящая капелька. Одновременно в этом же месте образуется вырост из клетки, так что она приобретает грушевидную форму (рис. 5е). Её узкая часть, как само собой разумеется, обращена наружу. От самого конца выроста отходит короткий тонкий отросток, который впоследствии образует шпиль колбочки, тогда как первоначальный вырост преобразуется в тело колбочки (рис. 5и). Пока формируется тело, капелька сохраняет свое положение на внешнем конце колбочки, там, где начинается шпиль.

Образованию палочек в большинстве случаев не обязательно предшествует появление жировой капельки, а сразу образуется по одному выросту, которые постепенно вытягиваются и расширяются, пока, наконец, не примут цилиндрическую форму. Но в других случаях палочки формируются из клеток, в которых уже появились жировые капельки. При этом у таких клеток не образуется тонкий шпиль на выросте, но тот все-таки удлиняется и превращается непосредственно в палочку (рис. 5ж). Тем временем капелька не продвигается вперед вместе с концом палочки, а остается в ее внутреннем мелкозернистом сегменте. У головастика можно видеть капельки во вполне сформированных палочках. Они не остаются неизменными, а постепенно уменьшаются и исчезают, так что можно наблюдать их самой разной величины от первоначальных капелек до едва различимых точек.

Что же касается предыдущих данных господина проф. Kölliker'a, то, пожалуй, представленные им на рисунке клетки жерлянки с каплями идентичны здесь описанным. Им же описаны у головастика пузырьчатые образования, которые состояли из большого и малого округлых сегментов, из которых последний содержал жировую каплю желтоватого цвета, но ни тот, ни другой не содержали четко обозначенного ядра. Судя по приложенным рисункам, эти образования без сомнения искажены и возникли вследствие отрыва палочки от



содержащей ядро клетки, но ведь ни одна палочка не бывает без ядра и даже не может сформироваться без него.

Судя по сделанным мною рисункам палочек и колбочек на разных ступенях их развития нельзя не признать впервые отмеченную господином проф. Müller'ом идентичность этих образований и их составных частей как в генетическом, так и в морфологическом отношении. Как одни, так и другие представляют собою продолжения клеток и образуют вместе с их телами одно нераздельное целое – клетки-палочки и клетки-колбочки. У всех вполне развитых клеток можно различить идентичные составные части – ядро, тело и шпиль.

Если принимать во внимание местоположение капельки в палочке, то придется признать, что части палочки, обозначенные господином проф. Müller'ом как внутренний и наружный сегменты, идентичны, соответственно, телу и шпилю колбочки. Разница только в том, что у колбочек более развито тело, у палочек – шпиль. Часто встречаются и такие переходные образования, о которых невозможно с определенностью сказать, ближе ли они к палочкам или колбочкам. Хотя у них разные и шпиль, и тело, однако же нельзя это морфологическое различие принимать слишком всерьез, поскольку оба они являются непосредственным продолжением клеток. Они отличаются, пожалуй, химическими свойствами своей субстанции. Тело, вероятно, состоит из той же субстанции, что и сама клетка. Под действием реагентов субстанция свертывается в мелкозернистую массу, и тело мутнеет, тогда как шпиль при этом остается блестящим и однородным. В ходе развития больше всего изменяется форма тела, что целиком зависит от внешних обстоятельств, а именно от местоположения первичной клетки. Если клетка расположена в глубине зернистого слоя, то развитие палочки и колбочки затруднено, и как следствие, тело у них более или менее сужается и превращается в тонкую нить. Но если клетка расположена на поверхности, то тело сохраняет свою цилиндрическую форму и тогда палочка со своим ядром имеет вид колбообразной клетки. На теле колбочек и палочек всегда можно различить следы механического воздействия прилежащих элементов; шпили у этих образований одинаковые, поскольку они формируются в одном ряду и, следовательно, оказывают друг на друга одинаковое давление.

Выше я уже упоминал, что от всех клеток первичной сетчатки отходят длинные отростки, которые почти через всю толщину пронизывают ее и соединяются друг с другом и с ювенильными нервными клетками. Клетки, кото-

рые лежат на наружной поверхности сетчатки, не составляют исключения. Поскольку из них образуется наружный зернистый слой, то само собой разумеется, у этих клеток и, следовательно, у палочек и колбочек должны быть отростки. Эти отростки тоже должны соединяться с клетками внутреннего зернистого слоя и с нервными клетками. Трудно понять, как происходит это соединение. Но можно с большой долей вероятности предположить, что оно в основном осуществляется двояким образом:

1) отростки двух клеток формируются по отдельности и потом срастаются друг с другом;

2) делением одной клетки образуются две ювенильные клетки, которые до конца не разделяются, но все же остаются частично связанными, хотя тем временем все более отдаляются друг от друга.

Последнего вида связь, кажется, чаще всего образуется у головастиков между клетками, прилежащими к промежуточному зернистому слою. Иногда так бывает, что материнская клетка, которая находится на месте будущего промежуточного зернистого слоя, делится на две дочерние, из которых одна переходит в наружный, а другая во внутренний зернистый слой. Но при этом еще сохраняется связь между ними. Такие связанные между собой клетки можно наблюдать и у взрослых животных. Часто эти клетки кажутся всего лишь прижатыми друг к другу; но с хорошим микроскопом и надежными рабочими растворами можно убедиться, что они действительно связаны между собой, однако несомненно находятся и такие клетки, которые лишь вплотную прилегают друг к другу.

Поверхность первичной сетчатки, как я уже упоминал выше, покрыта слоем промежуточной субстанции – *membrana limitans externa*, который однако никогда как таковой, сам по себе не служит мембраной. Палочки пронизывают эту мнимую мембрану. И то, что от нее осталось, обнаруживается на поперечных срезах в виде линии. Эта линия служит, таким образом, лишь для обозначения границы промежуточной субстанции или, если угодно, связующей субстанции, которая проникает между всеми клетками и волокнами сетчатки. Клетки, из которых развиваются мюллеровы волокна, пронизывают всю толщину первичной сетчатки от будущей *membrana limitans interna* до наружной субстанции. Образующиеся из них Мюллеровы волокна заполняют это самое пространство. Мюллеровы волокна разветвляются, их ответвления проникают в наружный зернистый слой, образуя здесь вместе с промежуточной субстанцией нечто вроде стромы, в которой заключены клетки этого слоя. Каждое

мюллерово волокно со своими ответвлениями представляет собою некую систему, которая включает определенную группу клеток. Поскольку они довольно жестко упакованы в своей строме, то можно, расщепив сетчатку, изолировать целую систему мюллеровых волокон вместе с относящимися к ней клетками. Это обстоятельство и стало основанием для ошибочного мнения, которого еще и ныне отчасти придерживаются, что будто бы клетки–палочки действительно связаны с ответвлениями мюллеровых волокон. Все отростки клеток внутреннего зернистого слоя, как палочек, так и ганглиоцитов, проходят вплотную вдоль мюллеровых волокон, которые, следовательно, служат для них направляющими и опорой. Эти отростки с трудом можно отличить от мюллеровых волокон. И на плохих препаратах их можно принять за ответвления последних.

Все, что я только что сказал, можно лучше всего наблюдать на сетчатке молодых тритонов. Их ещё никто не исследовал. И они, как я обнаружил, благодаря своим размерам и легкости изолирования их элементов представляют собою один из выдающихся объектов, на котором можно составить себе правильное представление относительно мюллеровых волокон и строения элементов внутреннего зернистого слоя, а также об их отношении к ганглиоцитам и оптическим волокнам.

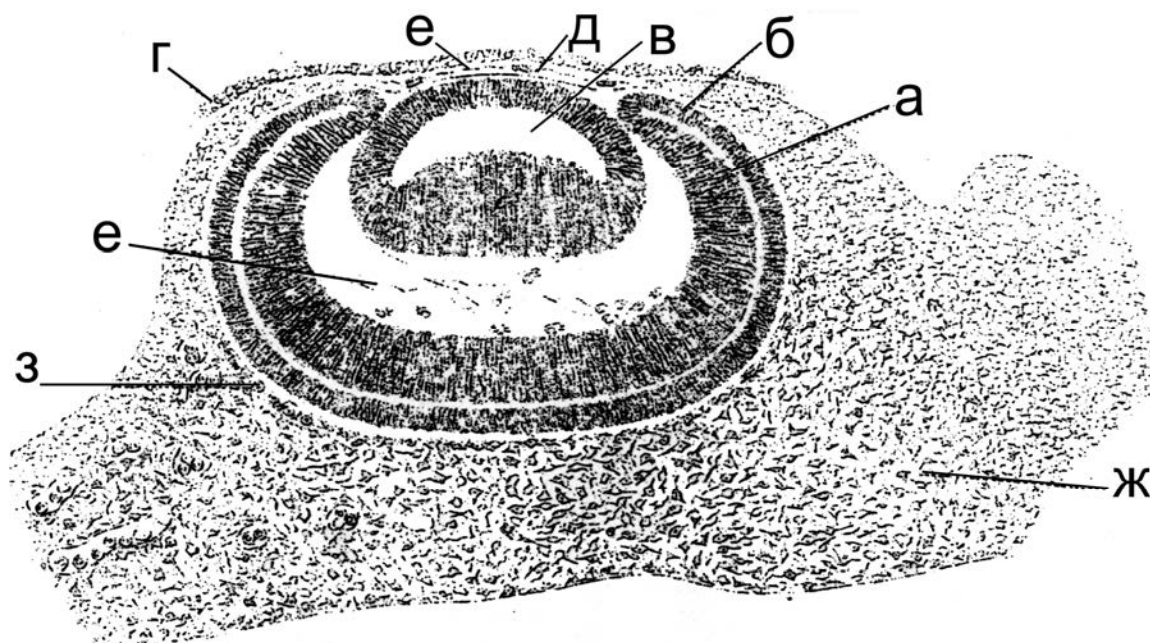
Итак, все составные части сетчатки развиваются из внутреннего зародышевого листка вторичного глазного пузыря. И процесс развития оказывается почти в полном соответствии с данными о строении сетчатки и значении её отдельных элементов, уже давно полученными господином проф. Müller'ом.

### *Пигментный эпителий и chorioidea*

Теперь я хочу перейти к вопросу о генетическом значении *наружного зародышевого листка вторичного глазного пузыря*. Remak утверждает, что именно из него развивается chorioidea. Господин проф. Kölliker указывает, что из него образуется лишь часть chorioidea, а именно Pigmentum nigrum. Достаточно одного взгляда на прилагаемый мною рисунок, чтобы убедиться в справедливости последнего мнения. На рис.8, на котором представлен срез почти 3-дневного куриного эмбриона, видно, что наружная оболочка, которая является непосредственным продолжением внутренней, еще не содержит пигмента. На рис.9, на котором представлен поперечный срез в области зрачка 6-дневного куриного эмбриона, можно видеть, что в клетках наружной оболочки

уже отложились пигментные тельца, причем обе оболочки еще связаны между собой.

То же самое наблюдал господин проф. Kölliker на горизонтальном срезе глаза эмбриона телят, на чем он и основывал свое мнение. И в самом деле, не может же пигментация клеток наружной оболочки служить полноценным



*Рис.8. Срез глаза приблизительно 3-дневного куриного эмбриона; а) внутренняя оболочка вторичного глазного пузыря, б) наружная оболочка вторичного глазного пузыря, в) пузырь хрусталика, г) слой эпидермиса, д) начало формирования Cornea, е) стекловидное тело и морщинистая membrana hyaloidea, ж) головная пластинка, з) сосуды – будущая Chorioidea.*

доводом против Remak'a. Он сам наблюдал и описал то же самое явление. Чтобы опровергнуть мнение господина Remak'a, нужно проследить: 1) судьбу не только всей наружной оболочки, но и каждой её клетки; 2) пути формирования chorioidea, чего, если я не ошибаюсь, до сих пор еще никто не сделал.

Remak в частности, утверждает, что у 5-дневных куриных эмбрионов сплошное, умеренно черное окрашивание распространяется на наружный, тонкий зародышевый листок толщиной всего в 4 – 5 клеток. Однако черное окрашивание пронизывает весь наружный зародышевый листок не сразу, а прежде всего его только поверхностный слой, в клетках которого появляется мелкозернистый пигмент. Таким образом, в наружном зародышевом листке возникает контраст между поверхностным окрашенным и внутренним бесцветным слоем. Клетки последнего, тоже постепенно заполняются пигментом, так что он превращается в слой, состоящий из полигональных пигментных

клеток. Одновременно он отделяется от поверхностного слоя и формируется в самостоятельную оболочку. На 6-й день обозначается связь поверхностного слоя наружного зародышевого листка посредством кровеносных сосудов с оболочкающей бластемой первичных пластинок, из которых, по-видимому, кровеносные сосуды проникают в окрашенный поверхностный слой наружного зародышевого листка. За исключением отложения пигмента на наружной поверхности заднего зародышевого листка, все эти изложенные Remak'ом представления – не верны. В самой основе его заблуждения лежит то, что он полагает, что у 5-дневных куриных эмбрионов на всю толщину наружного зародышевого листка якобы приходится 4 – 5 клеток. Однако не только у 5-дневных, но и у менее зрелых, даже у 3-дневных куриных эмбрионов наружный зародышевый листок состоит не из многих слоев клеток, а из одного единственного, т.е. каждая клетка занимает всю толщину зародышевого листка (рис. 1б).

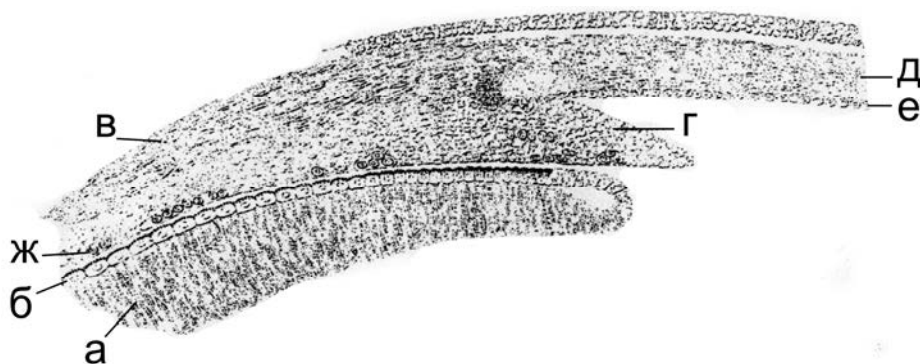


Рис.9. Срез переднего отдела глаза 6-дневного куриного эмбриона; а) внутренняя оболочка, б) сформировавшиеся пигментные клетки, в) первичная пластинка, формирующая Sclerotica, г) начало формирования реснитчатого тела, д) Cornea, е) эпителий мембраны, ж) сформировавшаяся membrana choriocapillaris.

Господин проф. Kölliker\* утверждает, что он однажды даже на эмбрионе человека якобы наблюдал, что уже содержащая пигментные зернышки наружная оболочка состояла из типичных полигональных клеток, которые были расположены, по крайней мере, в два слоя.

Мне не приходилось наблюдать сетчатку эмбриона человека. Однако не могу не заметить, что на основе данных господина проф. Kölliker'а относи-

\* Entwicklungsgeschichte, S. 285.

тельно наружной оболочки трудно объяснить, как двойной слой пигментных клеток может перейти в одинарный.

Конечно, при рассмотрении срезов наружной оболочки вполне может показаться, что будто бы клетки расположены не в один слой, поскольку эта мнимая картина обусловлена их своеобразной формой. У очень незрелых эмбрионов, оболочка состоит частично из колбообразных, частично из веретенообразных клеток с большими ядрами и полупрозрачными, вытянутыми в длину концами. Ядра расположены на разных уровнях. А так как длинные, узкие концы клеток на недостаточно тонких поперечных срезах можно заметить лишь с трудом, то вполне может показаться, что на толщину зародышевого листка приходится несколько клеток. Ошибка должна ещё возрасти если срез был сделан не в строго перпендикулярном, а в наклонном направлении. Метаморфоз наружной оболочки состоит не в том, что она после пигментации разделяется на две самостоятельные половины, а в том, что она становится все тоньше, что обусловлено изменением формы клеток. Ее клетки растут не в длину, а в ширину. И по мере того, как их вытянутые концы становятся все шире и короче, они превращаются из колбообразных, прижатых друг к другу клеток в более или менее призматические, которые становятся все ниже, пока наконец не превратятся в совершенно плоские полигональные клетки. У 6-дневных эмбрионов наружная оболочка на глазном дне состоит уже из полигональных, более или менее плоских, слабо пигментированных клеток. Сравните рис. 1б, 2а, 4а.

В зрачковой, то есть передней, части задней оболочки можно обнаружить клетки на всех ступенях развития. Клетки, расположенные в переходной зоне от наружной к внутренней оболочке, сохраняют свою первичную форму и не содержат пигмента (рис. 9). Прилежащие к ним сзади частично колбообразные, частично призматические клетки пигментированы сильнее, чем более развитые, находящиеся в глазном дне (рис. 6).

Описанного же Ремак'ом перехода сосудов от обволакивающей вторичный глазной пузырь бластемы в пигментированную наружную оболочку нет и быть не может. Это очевидно из следующего: Уже у 3-дневных эмбрионов вторичный глазной пузырь обильно обволакивается звездчатыми, веретенообразными и округлыми клетками (рис. 7ж), общая масса которых составляет глазную часть первичной пластинки. Более развитая задняя половина ее состоит преимущественно из клеток первых двух видов, которые кпереди постепенно переходят в округлые, причем первичная пластинка становится все

тоньше и переходит непосредственно в мягкую, с немногочисленными ядрами мембрану, которая выстилает отверстие зрачка – будущая Cornea.

У незрелых эмбрионов можно заметить, что внутренняя поверхность первичной пластинки, то есть поверхность, прилежащая непосредственно к главному пузырю, покрыта бесструктурной субстанцией, которая представляет собою не что иное, как отделившуюся промежуточную субстанцию. Из этой клеточной массы в разные сроки развиваются гистологические элементы дополнительных аппаратов глаза, как-то радужной оболочки, реснитчатого тела, tensor chorioideae, стекловидного тела с его мембраной, склеры и Chorioidea. У 3-дневных эмбрионов эта масса уже содержит многочисленные сосуды, причем некоторые, в частности, капилляры, вплотную прилежащие к первичной стекловидной мембране (рис. 6е). С течением времени сосудов становится все больше, так что уже у 6-дневных эмбрионов можно видеть довольно густую сеть капилляров – membrana choriocapillaris (рис. 9ж). Но никогда и ни при каких обстоятельствах не наблюдается, чтобы эти сосуды проникали в наружную оболочку глазного пузыря. Они раз и навсегда отделены от нее первичной стекловидной мембраной.

Таким образом, собственно Chorioidea образуется из элементов первичной пластинки. Из наружной оболочки вторичного глазного пузыря образуется только так называемый пигментный эпителий, который никоим образом нельзя относить к составным частям Chorioidea. Даже после формирования Chorioidea еще можно различить зону перехода наружной оболочки во внутреннюю. Следовательно, в генетическом, анатомическом и, может быть, даже до известной степени физиологическом отношении пигментный слой явно относится к сетчатке и поэтому должен называться Pigmentum retinae в отличие от пигмента Chorioidea. Что касается формирования nerv. opticus и сосудистого гребешка, то хотя я и получил некоторые результаты, но они так сильно отличаются от полученных другими исследователями, что я имею намерение этой весной еще раз их проверить и только тогда опубликовать.

Далее позволю себе сделать ещё несколько предварительных замечаний о происхождении стекловидного тела с membrana hyaloidea и хрусталика у куриных эмбрионов.

### ***Стекловидное тело и хрусталик***

Schöler показал, что *стекловидное тело* якобы образуется в результате проникновения cutis, а в полость первичного глазного пузыря. Но до сих пор

пока нет ясности относительно генетического значения *membrana hyaloidea*. Я убедился, что описанная мною клеточная масса, из которой состоит первичная пластинка, проникает в полость вторичного глазного пузыря, так что у незрелых эмбрионов стекловидное тело представляет собою непосредственное продолжение первичной пластинки, и состоит оно частично из округлых, частично из звездчатых клеток. Как упомянуто выше, на внутренней поверхности глазной части пластинки находится тонкий слой бесструктурной субстанции, которая, собственно, есть не что иное, как отделившаяся промежуточная субстанция, и она-то потом превращается в эластичную стекловидную мембрану *Chorioidea*. Этот слой покрывает переднюю часть первичной пластинки и впоследствии превращается в *membrana hyaloidea*. Последняя, следовательно, в генетическом отношении имеет такое же значение, что и стекловидная мембрана *Chorioidea*, и таким образом, является лишь видоизмененной разделительной субстанцией. Различия в физико-химических свойствах обоих слоев не могут служить доводом против такой точки зрения. Эти различия зависят от разной интенсивности и направленности процесса развития. Элементы первичной пластинки быстро достигают более высокой ступени развития. Элементы же первичного стекловидного тела отделяются от своей исходной основы и в другой питательной среде подвергаются специфическому, замедленному метаморфозу. Так что по завершении формирования они многими свойствами отличаются от остальных элементов одинакового с ними происхождения.

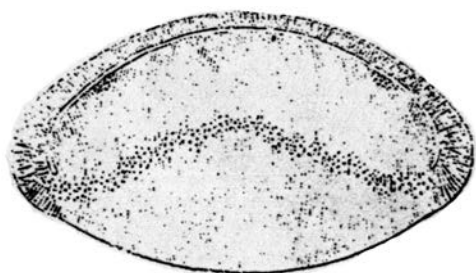
Что касается формирования хрусталика, то я ограничусь некоторыми наиболее существенными данными. Хрусталик, как уже давно известно, представляет собою полый, сформированный из клеток пузырь. В определенный период развития все образующие хрусталик клетки – длинные и узкие. Позднее клетки задней стенки начинают развиваться быстрее, кроме того, они растут преимущественно в длину, в то время как клетки передней стенки становятся шире и одновременно укорачиваются, подобно клеткам наружной оболочки глазного пузыря. Вследствие этого задняя стенка становится толще, а передняя все тоньше и тоньше. Клетки задней стенки по завершении развития превращаются в волокна хрусталика, а клетки передней – в плоский эпителий. И лишь часть последнего превращается в перпендикулярно направленные, описанные господином проф. Müller'ом волокна хрусталика.

Таким образом, хрусталик всегда представляет собою полый шар с неодинаково развитыми стенками. Задняя стенка этого шара весьма утолщенная, по сравнению с ней передняя очень тонкая. От первоначальной полости оста-



ется одна только щель между передней и задней стенкой. Имея все это в виду, можно понять, почему только передняя стенка хрусталика покрыта плоским эпителием.

Относительно описанного мною процесса формирования хрусталика ранее время от времени уже появлялись догадки и предположения. Но до сих пор нет никаких доказательств, и многие микроскописты ещё и теперь полагают, что у пузыря хрусталика стенки вырастают одинаковыми.



*Рис.10. Поперечный срез хрусталика приблизительно 6-дневного эмбриона.*

У Ремак'а все пузыри хрусталиков изображены со стенками одинаковой толщины, хотя на одном из его рисунков представлен срез глаза куриного эмбриона в той же стадии развития, что и на моем (рис.8). Одного взгляда на прилагаемый мною рисунок (рис.8, 10) достаточно, чтобы получить правильное представление об изображенных пропорциях.

## **Заключение**

Все элементы сетчатки развиваются из внутренней оболочки вторичного глазного пузыря. Из наружной оболочки развивается только пигментный слой, который, таким образом, в генетическом отношении ближе к сетчатке, а не к Chorioidea. Вся внутренняя оболочка первичной сетчатки состоит только из веретено- и колбообразных клеток.

Первые признаки дальнейшего развития обнаруживают клетки, которые участвуют в образовании мюллерова волокна. Membrana limitans interna образуется из отделившейся на поверхности первичной сетчатки промежуточной субстанции и из сросшихся ножек мюллеровых волокон. Membrana limitans externa некоторое время существует в виде слоя отделившейся, покрывающей наружную поверхность первичной сетчатки промежуточной субстанции. Но с ростом палочек она исчезает. И то, что обычно называют membrana limitans externa, есть не что иное, как зрительное восприятие границы между промежуточной субстанцией сетчатки и окончаниями мюллеровых волокон. После мюллеровых волокон образуются прежде всего ганглиоциты и сразу вслед за ними – слой нервных волокон.

Формирование дисперсного слоя, промежуточного зернистого слоя и появление первых палочек и колбочек у головастика почти совпадают по времени. Но дисперсный слой у них формируется всегда несколько раньше, ещё раньше он появляется у куриных эмбрионов и, по-видимому, раньше всех – у млекопитающих. Палочки и колбочки, несомненно, являются продолжением клеток и вместе с принадлежащими к ним так называемыми зёрнами образуют как единое и неделимое целое клетки-палочки, клетки-колбочки и наружный зернистый слой. Все или, по крайней мере, большинство так называемых зёрен внутреннего зернистого слоя представляют собою истинные, у эмбрионов легко узнаваемые клетки; они сохраняются как таковые и у животных, достигших зрелости.

У головастика, также как у эмбрионов кроликов и кур, от каждой клетки только что упомянутого слоя отходят в противоположных направлениях по два тонких отростка, как лучами пронизывающие почти всю толщину сетчатки. Не подлежит никакому сомнению, что некоторые из этих отростков связаны с отростками ганглиоцитов, в то время как другие, по-видимому, переходят в волокна *nerv. opticus*.

У лягушек и птиц дисперсный слой сетчатки, как и промежуточный зернистый слой, есть не что иное, как трансформированная промежуточная субстанция, естественно, как продукт секреции клеток, пронизанная волокнистыми элементами.

*Membrana hyaloidea* в генетическом отношении соответствует стекловидной мембране *Chorioidea*. Обе они представляют собою самый наружный слой промежуточной субстанции.

При формировании хрусталика только на задней стенке его пузыря клетки растут в длину и превращаются в волокна хрусталика. При этом сама стенка становится все толще и более выпуклой. Клетки на передней стенке, напротив, становятся все тоньше, пока наконец не превратятся в так называемый эпителий.

-----

Представленные мною данные о формировании сетчатки и других аппаратов глаза вполне доступны наблюдению и проверке. И я имел возможность все более или менее важные препараты показывать господину проф. Müller'у. Вполне возможно, что я в чем-то ошибаюсь, чего трудно избежать ввиду того, что, собственно, никаких специальных методов препарирования не существу-

ет. Но я не сомневаюсь, что если бы в отношении основных фактов кем-нибудь были получены отрицательные результаты, они могли бы быть обусловлены только внешними обстоятельствами, например методом препарирования.

С такими деликатными и чрезвычайно лабильными объектами, как эмбриональная сетчатка, очень важно использовать подходящую уплотняющую жидкость. Наилучшим образом послужила мне в исследованиях жидкость Müller'a. Ни с одним из известных мне уплотняющих средств я не получал так прекрасно консервированных препаратов, как с этой жидкостью. К тому же она является превосходным средством, чтобы изолировать отдельные элементы. Нужно только подобрать оптимальное время, которое легко определить по тому, как расщепляются малые пробы. В этом отношении, судя по моему опыту работы, жидкость Müller'a превосходит указанные Max Schultze и так рекомендуемые господином проф. Frey слабые растворы хромовой или серной кислот и концентрированные растворы щавелевой кислоты. Главное преимущество жидкости Müller'a перед только что названными средствами состоит в том, что в ней гистологические элементы долго сохраняют свою нормальную форму, тогда как в других средах они часто изменяются до неузнаваемости. К тому же при соответствующих условиях жидкость Müller'a можно использовать для консервации уплотненных или свежих, лабильных микроскопических препаратов. И в этом отношении она превосходит все исследованные мною среды\*. Многочисленные препараты эмбриональной сетчатки, которые я прошлым летом приготовил и законсервировал в глицерине, уже погибли, тогда как другие, к сожалению, немногочисленные препараты, которые я хранил в жидкости Müller'a, до сих пор остаются без изменений, так что я могу в любое время продемонстрировать важнейшие из полученных мною результатов.

В заключение исполняю приятную обязанность выразить господину Heinr. Müller'у глубокую благодарность за дружескую поддержку, которую он оказывал в ходе моей работы.

-----

---

\* В этой жидкости, между прочим, уже полгода в прекрасном состоянии сохраняются клетки мерцательного эпителия с волосками, что по мнению Frey настолько трудно, что до сих пор еще это ему не удавалось. Точно так же в ней очень хорошо сохранялись кровяные тельца эмбрионов в стадии деления, хотя, по мнению Remak'a, это явление можно наблюдать только на еще неостывших эмбрионах.

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

- д-р мед. наук, проф. *Альбанова В.И.* — дерматология
- д-р фармацевт. наук *Арханчев Ю.П.* — фармация, биохимия
- канд. мед. наук *Белюсова Т.А.* — гистология  
**(научный редактор)**
- д-р фармацевт. наук *Гузев К.С.* — фармация
- акад. МАН, д-р мед. наук,  
проф. *Кинзирский А.С.* — фармакология  
**(отв. редактор)**
- акад. РАЕН, д-р мед. наук,  
проф. *Ноздрин В.И.* — гистология, фармакология  
**(гл. редактор)**

Компьютерный набор – *Нестерина Т.В.*

Компьютерное редактирование рисунков и печать – *Прибылов С.В.*

ISBN 5-93118-021-4

Издательско-редакционная подготовка и печать текста  
выполнены в ЗАО ФНПП “Ретиноиды”  
111123, Москва, ул. Плеханова, д. 2; тел. 788-50-14

Сдано в набор 10.10.04. Подписано в печать 21.10.04.

Формат 60 × 90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.

Гарнитура Times New Roman. Бумага тип. Печать ризограф.

Печ. л. 1,8 Тираж 200 экз.