



РЕТИНОИДЫ

РЕТИНОИДЫ

Альманах

Выпуск 22

RETINOIDS

Almanac

Volume 22

А.И. Бабухин

О строении сетчатки и осевого цилиндра

Москва – Ретиноиды

2006

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 фармакологии, физиологии, гистологии. Альманах адресован врачам-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

e-mail: retinoids@yandex.ru, science@ retinoids.ru
Интернет: www.retinoids.ru,

Vergleichend histologische Studien

von
Dr. ALEXANDER BABUCHIN
aus Moskau

Über den Bau der Cephalopodenretina
Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift. 1864, V., s. 127-140

Über den Bau der Netzhaut einiger Lungenschnecken

Von Dr. Babuchin

Sitzungber. d. Kaisere Akademie d. Wissensch. in Wien, Mathem. u. naturwiss. Klasse, 1865, LII, Abt. 1, H.1-2, s. 16-26

Über den feineren Bau und Ursprung des Axenzylinders
Von Dr. Babuchin aus Moskau

Zbl. f. d. med. Wiss., 1868, s. 755-757

А.И. Бабухин (Москва)

О строении сетчатки Cephalopoda

О строении сетчатки некоторых улиток Pulmonata

Launch Internet Explorer Browser.Ink

О более тонком строении и происхождении осевого цилиндра

Перевод с немецкого В.М. Поляченко

Под редакцией проф. В.И. Ноздрина

Москва – Ретиноиды

2006

Содержание

От редактора.....	
О строении сетчатки Cephalopoda.....	
О строении сетчатки некоторых улиток Pulmonata.....	
О более тонком строении и происхождении осевого цилиндра.....	
Заключение.....	

Глубокоуважаемый коллега!

Продолжая публиковать творческое наследие А.И.Бабухина, предлагаем Вашему вниманию еще три работы корифея, увидевшие свет в Европе на немецком языке около полутора веков назад, когда Бабухину не исполнилось еще и сорока лет и когда он был в расцвете сил.

Два исследования, проведенные на моллюсках и улитках, посвящены строению сетчатой оболочки глаза, знакомство с которыми позволяет увидеть личность ученого – его темперамент, прозорливый ум, умение до всего докопаться и острый язычок в адрес немецких авторитетов XIX века, заложивших основы гистологии. В этих работах А.И.Бабухин описал пигментный слой, отметив, что пигмент по клетке может перемещаться. Разделил зернистый слой на наружный и внутренний, подробно изложил строение палочконесущих нейронов. Показал их клеточную природу, отразив это в названии – клетки-палочки. Подметил, что расслоение сетчатки идет между пигментным слоем и слоем палочек, что важно для клиники, нелишне напомнил, что первым кто описал сетчатку, был немецкий гистолог Франц Лейдиг (1857г.). Работы полны множеством других интересных для досужего читателя подробностей. Обнаружить их русский текст не удалось, и, возможно, Вы, уважаемый читатель, первый, кто читает эти работы на родном Бабухину языке.

Третья работа, посвященная строению осевого цилиндра, может быть, более известна. Ее содержание излагали А.И.Метелкин и соавт. (А.И.Метелкин и др. А.И.Бабухин. М., ГИМЛ, 1955, 307с.), правда, давно. В небольшой работе автор ярко, убедительно показал, что сегодня известно каждому студенту, сдавшему экзамен по нашему предмету, - осевой цилиндр – это отросток нейрона.

Приятно осознать, что хотя и 115 лет спустя после смерти их автора, эти работы А.И.Бабухина все-таки возвращаются в научный обиход.

В.Ноздрин

О строении сетчатки Cephalopoda

Сетчатка Cephalopoda уже с давних пор привлекала к себе внимание исследователей (в частности Sömmering¹, Blainville², Cuvier, Treviranus³, Krohn⁴, Wharton Jones⁵, Valentin⁶, Pacini). После всех разногласий, даже по поводу местоположения пигментного слоя, обусловленных трудностями исследования, J. Müller⁷ установил, что внутренний слой сетчатки каракатицы (*Sepia* L.) состоит из прямо стоящих цилиндров, между которыми проходят пигментные волокна, и приравнял эти цилиндры к палочкам в глазах высших животных. Выводы J. Müller'a подтвердил Н. Müller на других Cephalopoda. В частности, он отмечает, что у Cephalopoda прилежащий к стекловидному телу, слой сетчатки состоит из прозрачных, как стекло, прямо стоящих цилиндров, аналогичных палочкам позвоночных. Затем следует пигментный слой, пронизанный веретенообразными окончаниями палочек. За ним идет слой, который по строению соответствует так называемому зернистому слою, а может быть, даже слою ганглиоцитов высших животных, и, наконец, прилежащая к последнему слою, горизонтальная область разветвления зрительного нерва⁸. Эти результаты стали очень важным научным достижением, и, прежде всего они важны для решения вопроса, какой слой сетчатки у высших позвоночных служит светочувствительным аппаратом. Согласно вышесказанному у Cephalopoda сетчатка содержит все существенно важные элементы, какие обнаруживаются у высших животных, это все та же, но только обращенная к свету сетчатка. Из всех ее элементов только лучеобразно расположенные цилиндры доступны свету, так что, несомненно, они являются светочувствительными элементами. Слой этих цилиндров по своему строению совершенно аналогичен слою палочек высших животных, и его следует рассматривать как наружный аппарат, способный к восприятию света. Некоторые авторы, как например Ludwig, также определенно указывают на вышеупомянутое свойство внутреннего слоя сетчатки Cephalopoda, как на бесспорное доказательство физиологической сущности слоя палочек у позвоночных. Поэтому весьма желательно было более тщательно исследовать строение рассматриваемого слоя и его отношение к другим элементам сетчатки Cephalopoda. Позднее это исследование было выполнено Vintschgau⁹, который на сетчатке *Octopus vulg.*, *Loligo vulg.* и *Sepia offic.* в основном подтвердил выводы J. Müller'a и Н. Müller'a. Кроме того, он упоминает, что за слоем палочек вплотную к глиальной мембране примыкают слои особых клеток, которые, однако, никак не связаны с сетчаткой. Для цилиндров он использует название «воло-

¹ De oculor. hom. animaliumque sect. horizont. 1818.

² Principes d'anatomie comparée 1829.

³ Biologie. Bd. VI. u. vermischte Schriften. Bd. 3. S. 155.

⁴ Beitrag zur näheren Kenntniss des Auges der Cephalopoden 1833 u. nachträgliche Betrachtungen 1812.

⁵ Friep's Notizen 1836. Nr. 1035.

⁶ Repertorium für Anatomie. Bd. 2. Abth. 1.

⁷ Müller's Archiv 1838.

⁸ Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1853. Bd. IV. S. 345.

⁹ Sitzungsberichte der Acad. zu Wien. 1854. Bd. XI. Ricerche sulla struttura della Retina.

но» (fibre). Что касается отношения пигмента к этим клеточным элементам, то он полагает, что пигмент в этой части сетчатки не содержится в клетках, а представляет собою несвязанный тонкодисперсный пигмент, всего лишь прилежащий к наружной поверхности таких волокон.

Во время моего прошлогоднего пребывания на побережье Нормандии я занялся исследованием тонкой структуры сетчатки *Cephalopoda* и пришел при этом к результатам, которые значительно отличаются от полученных другими исследователями. В частности, я нашел: 1. - лучеобразно расположенные образования, из которых состоит внутренний слой сетчатки, не представляют собою простые, аналогичные тем, что у высших животных, прозрачные, как стекло, цилиндры; 2. - веретенообразные окончания мнимых цилиндров не пронизывают насквозь пигментный слой; 3. - пигмент не образует отдельного слоя, но и не расположен между цилиндрами лучеобразных элементов внутреннего слоя; 4.- назначение пигмента совсем другое, даже ничего общего не имеющее с тем, что у млекопитающих.

Чтобы полученным мною результатам придать больше убедительности, я буду описывать их точно в той последовательности, в какой они открывались мне в ходе исследований. Начну с сетчатки *Octopus vulg.*, потому что ее строение проще, чем у других *Cephalopoda*, и, кроме того, ее можно считать типичной для животных этого класса, и касаться буду в основном только наиболее примечательных отличий от прочих *Cephalopoda*.

Сетчатка *Octopus vulgaris*, как показывают в большинстве случаев поперечные срезы, по-видимому, состоит из следующих слоев:

1. Наружный - тонкий слой, который состоит из очень тонких волокон.
2. Очень тонкий, мелкозернистый слой.
3. Слой лучеобразных полос с зернистыми вкраплениями.
4. Слой густо-черного пигмента, который даже на тончайших срезах представляет собою компактную и непроницаемую для света массу, нечетко отграниченную от соседних слоев, но проникающую в них, так что пигментный слой постепенно становится прозрачным;
5. Слой лучеобразно расположенных и довольно прозрачных элементов.
6. Слой пигментных комочков, расположенных в один единственный ряд.

Между последним и четвертым слоем тянутся через весь пятый слой параллельно друг другу тонкие пигментные полоски. Над наружным пигментным слоем на очень тонких срезах можно видеть еще никем не описанную узкую полосу – разделительную линию, которая тянется параллельно поверхности сетчатки и напоминает наружную пограничную мембрану позвоночных. Потом мы узнаем назначение этой полоски.

Следовательно, сетчатка *Cephalopoda* содержит слой палочек, зернистый или слой нервных клеток и слой нервных волокон, то есть фактически все существенно важные составные части сетчатки высших животных, только у *Cephalopoda* палочки образуют самый внутренний слой, а между ним и остальными слоями вклинился плотный пигментный слой, который полностью исключает воздействие света на последующие за ним слои. Вследствие чего их элементы никоим образом нельзя рассматривать как светочувствительный аппарат.

Ни один из предыдущих исследователей не обратил внимания на то обстоятельство, что не только внутренняя, но и наружная поверхность слоя палочек покрыты плотной прослойкой пигмента, и, следовательно, недоступен непосредственному воздействию света, как это вполне очевидно из приложенного мною рисунка (рис. 1). Отсюда ясно, что присутствие пигмента между слоем палочек и другими слоями сетчатки никак не может служить доказательством неспособности палочек к восприятию светового воздействия, поскольку наружный слой находится в таком же положении, как и мнимые палочки, которые точно так же покрыты пигментом.

Сравнение работ разных авторов показывает, что описанный мною внутренний пигментный слой одни из них не наблюдали, другие, напротив, все же его наблюдали, но приписали другое значение, не то, которое он в действительности имеет. Под влиянием идеи идентичности формы и строения палочек Cephalopoda и позвоночных некоторые авторы пытались удовлетвориться тем мнением, что пигмент якобы не покрывает внутренние концы палочек, а заполняет промежутки между ними. Однако достаточно рассмотреть внутреннюю поверхность уплотненной в жидкости Müller'а сетчатки Octopus, чтобы убедиться в обратном. В частности, мы не увидим там ничего другого, кроме более или менее регулярных пигментных тел, отделяемых друг от друга узкими щелями, через которые не видны прочие элементы сетчатки (см. рис. 2). Эти противоречия с предыдущими исследователями были столь очевидны, что заставили меня провести новые исследования сетчатки Cephalopoda.

Последовательное изолирование элементов сетчатки Cephalopoda представляет, может быть, гораздо большие трудности, чем у высших животных, и, прежде всего потому, что уже при малейшем механическом воздействии сетчатка распадается на два слоя. Этот распад происходит в большинстве случаев как раз по тому месту, по которому проходит вышеупомянутая разделительная линия, и при этом слой палочек остается тесно связанным с обеими прослойками пигмента. Иногда все-таки случается, что слой палочек отделяется, а наружный слой пигмента остается тесно спаянным с остальными слоями сетчатки.

Если разрыхлить отделившийся таким образом слой палочек, то можно убедиться, что он и в самом деле состоит из блестящих, как стекло, аналогичных палочкам образований с отложениями пигмента на их внутренних концах в виде круглых комочков и на наружных веретенообразной формы. А между обоими концами во всю длину палочки и параллельно ее оси тянутся многочисленные очень тонкие, прерывистые, пигментированные волокна (рис.3). При поверхностном исследовании и предвзятом отношении самого исследователя можно легко прийти к заключению, что образования, о которых идет речь, якобы представляют собою цилиндры, покрытые прилипшим к ним пигментом, который, весьма вероятно, должен бы еще и заполнять промежутки между палочками.

Однако если подвергнуть все изолированные элементы тщательному исследованию, то можно будет четко разделить их на два вида: одни широкие, гомогенно прозрачные, вдоль которых тянутся пигментированные и часто прерывистые волокна, другие более узкие и более сложного строения. Они не бывают

гомогенно прозрачными, и у них по краям полосы резко выделяющейся, довольно сильно преломляющей свет субстанции (рис.4а), между которыми проходит тонкое, непрерывное, темноокрашенное волокно (b) и уходит в пигментные комочки на концах аналогичных палочкам элементов. Боковые полосы вдоль всей средней части палочек остаются одинаково широкими и проходят параллельно, на концах они дальше отходят друг от друга и, сужаясь, обвивают пигментные комочки (рис. 4с,d). Но если начать перемещать эти элементы, то вполне можно будет убедиться в том, что только что описанные различия между ними на самом деле не зависят от каких-то действительных различий в строении, но обусловлены исключительно тем, что, элементы, бывают обращены к глазу исследователя разными сторонами.

Так как с изменением положения эти упомянутые широкие аналогичные палочкам образования сужаются и оборачиваются другой стороной, то отсюда следует, что образования, о которых идет речь, никакие вовсе не цилиндры. Из этого можно сделать двоякий вывод: либо это плоские сплошные тела, которые друг от друга отграничены пигментом, либо это полые тела со стенками неодинаковой толщины, содержимое которых окрашено пигментом. Для разрешения этого вопроса нужно было: 1) исследовать слой палочек на горизонтальных срезах сетчатки и 2) точно установить отношения пигмента и аналогичных палочкам образований к другим элементам сетчатки. Горизонтальные срезы дали мне очень детальную и совершенно своеобразную картину, которая всякий раз принимала другой вид в зависимости от высоты, на какой делали срез.

Если я срезал верхнюю часть внутреннего слоя (на уровне а, рис.3), то получал лишь округлые, узкими щелями друг с другом разделенные кучки пигмента (рис.2). На ниже сделанных срезах (на уровне b, рис.3) я находил вместо округлых овальные кучки пигмента с более или менее широким кольцом некой субстанции вокруг, светопреломляющая способность которой была вполне сравнима с той, что и у боковых полос при аналогичных палочкам образованиях (рис.4а). Кроме того, что очень удивительно, овальные диски были довольно упорядоченно расположены, и притом своими большими диаметрами перпендикулярно друг к другу. На срезах, сделанных еще дальше кнаружи (рис.3с), пигмент обнаруживался уже в виде узких полос или отдельных, расположенных на прямой линии точек (рис.6). Эти полосы и точки точно так же были окружены более или менее удлиненным овальным кольцом ранее упомянутой субстанции, кольцо же было, как бы составлено из двух половин в виде полумесяцев. Пигментная субстанция не плотно покрывала стенки кольца, но больше распределялась вдоль его большого диаметра; специфическая функция пигмента остается неизменной – он образует каркас, который внутри каждой петли содержит четыре тела в форме полумесяцев, обращенных друг к другу своими наиболее выпуклыми поверхностями; в образованном ими промежуточном пространстве в форме звезды не обнаруживается никаких формообразующих элементов. Бывает даже местами, что вовсе никакого пигмента нет (рис.6а), но специфическая функция овальных колец сохраняется, и они располагаются все так же, т.е. чтобы их большие диаметры были перпендикулярны друг к другу; внутри кольца в таком случае ничего не видно. Еще бывает, что кольца не

вполне замкнуты и составлены из двух тел в форме полумесяцев, концы которых неплотно соприкасаются, а иногда даже друг другу не подходят (рис.6 b).

Из всего вышесказанного можно сделать три вывода о строении слоя палочек у *Octopus vulgaris*:

1) Как и у раков, он состоит из аналогичных кристаллическим телам образований, между которыми находится пигмент.

2) Он образован из желобообразных тел, которые по четыре объединены друг с другом в регулярные группы и отделены друг от друга пигментом, при этом каждое в отдельности желобообразное тело исполняет роль палочки вышших животных.

3) Он состоит из более или менее плоских, полых аналогичных палочкам, образований, которые внутри пигментированы.

Согласно первой точке зрения сетчатку *Cephalopoda* пришлось бы рассматривать всего лишь как модификацию зрительного аппарата *Arthropoda*. Однако мыслить так по многим основаниям недопустимо. Отдельные составные части кристаллических тел раков либо совсем невозможно, либо очень трудно изолировать. И даже при самом осторожном разрыхлении удается наблюдать только их групповые скопления, покрытые пигментом, тогда как у *Octopus vulgaris* отдельные элементы любой группы отделяются сами собой, и каждый желобообразный элемент тесно связан с соответствующим ему элементом смежной группы, причем пигмент между ними сохраняется. Из сравнения же рис.3 с рис.5 и 6 совершенно очевидно, что каждое отдельное овальной или кольцевой формы тело с содержащимся внутри пигментом является отражением аналогичного палочкам образования на его поперечном срезе (рис.3).

И то, что предшествующие авторы принимали за простой цилиндр, покрытый снаружи пигментом, так это на самом деле сложно устроенное, внутри пигментированное тело, причем параллельные пигментированные волокна, хотя и занимают всю ширину срединной части тела, должны лежать в одной и той же плоскости, которая проходит через большой диаметр тела. Поэтому данные тела, если своей широкой поверхностью они обращены к глазу наблюдателя, оказываются покрытыми многочисленными параллельно идущими, пигментированными волокнами. Но если такое тело повернуто своей узкой стороной, то его пигмент представляет собою узкую жирную полосу. Против первого предположения говорит уже даже то обстоятельство, что четырехгранные группы, аналогичные кристаллическим телам и состоящие из четырех желобообразных элементов, можно наблюдать только у *Octopus vulgaris*. У *Sepia* и *Loligo* на горизонтальных срезах слоя палочек, пожалуй, тоже получают геометрически правильные фигуры, но соотношения их размеров более сложные. Здесь точно так же можно встретить продолговатые овальные кольца, окаймленные пигментом, однако они более вытянутые, чем у *Octopus vulg.* Кроме того, они даже по своим размерам разные: кольца побольше расположены так, что их большие диаметры перпендикулярны друг другу и образуют квадрат, в котором заключены другие кольца поменьше, точно так же перпендикулярно расположенные относительно большого кольца. Иногда в квадрате находится только одно кольцо, а иногда три. Причем тем из них, которое побольше, квадрат как бы де-

лится на две половины, и в каждой из них расположено еще по одному малому кольцу, у которых большие диаметры перпендикулярны относительно кольца побольше. Иногда эти кольца меньшего размера даже кажутся совершенно круглыми. Все эти геометрические соотношения можно легче всего понять из рис.7, на котором представлен горизонтальный срез слоя палочек *Loligo vulgaris*. Разница в размерах колец точно соответствует неодинаковым размерам аналогичных палочкам элементов, изолированных у *Sepia* и *Loligo*. Среди них можно выделить 3 вида элементов: широкие (рис.8), узкие и средние. Все они ведут себя, как соответствующие им элементы у *Octopus vulgaris*, то есть любой из них при подвижках на предметном стекле предстает попеременно то более широким, то более узким. Наконец, у *Octopus vulg.* я часто наблюдал, что овальные кольца не образуют правильных фигур, а располагаются совершенно беспорядочно (рис.6с).

Далее весьма возможно, то, что прежде называли простейшим элементом слоя палочек или цилиндром, на самом деле представляет собою сложное образование, состоящее из двух широких желобообразных тел, заключающих в себе пигмент, и каждое из этих тел, собственно, представляет собою светочувствительный элемент, который волоконными отростками связан, прежде всего, с клетками, а через них с нервными волокнами. В пользу такой точки зрения, кажется, говорит то обстоятельство, что на горизонтальных срезах слоя палочек очень часто, как мы уже видели, встречаются не вполне замкнутые, состоящие из двух отдельных половин кольца. Более того, если на изолированный аналогичный палочке элемент подействовать 35% раствором едкого кали, то будет видно, как пигмент внутри него обесцвечивается, растворяется, а сам элемент расщепляется на две полоски. Однако для полного подтверждения вышеизложенной точки зрения нужно было еще доказать, что от каждого отдельного желобообразного тела отходит отросток и соединяется непосредственно с клетками, лежащими в наружных слоях сетчатки. Однако попытки привести тому доказательства пока остаются безуспешными. Как это можно видеть на рис.4, внутренние концы обеих боковых полос отклоняются в сторону, после чего они обвиваются вокруг пигментного комочка, вытягиваясь в длину и заметно сужаясь на концах, но при этом даже с мощным объективом 10 Hartmann'a невозможно обнаружить хотя бы какой-нибудь отходящий от них волоконный отросток, который позволял бы предположить, что упомянутые полосы соединяются непосредственно с нервными волокнами. Да такого отростка нигде и быть не может, так как сужившиеся концы полос обвиваются вокруг пигментного комочка и там теряются.

Выше я уже отмечал, что последовательное изолирование элементов сетчатки у *Cephalopoda* удастся лишь с большим трудом, потому что слой палочек в ходе препарирования отделяется от других слоев сетчатки. Однако это удастся на сетчатке, которую выдерживали, только не дольше одного дня, в жидкости Müller'a, и в таком случае можно будет уже твердо убедиться в том, что аналогичные палочкам образования, пигментные комочки и клетки, лежащие в наружном слое, составляют единое целое, как это представлено на рис. 9 и 10, 3 и 4, соответственно. От клетки а отходит отросток b, который постепенно преоб-

разуется в тонкое волокно, уходящее в слой нервных волокон и там теряющееся, это можно видеть на рис.11, на котором представлен с пунктуальной точностью зарисованный с натуры зернистый слой, распавшийся на свои отдельные элементы. С противоположной стороны каждой клетки отходит широкий отросток¹⁰, который переходит в пигментный комочек и оттуда, но уже в виде тонких волокон продолжается внутри аналогичного палочке образования, с тем, чтобы на другом, внутреннем конце его вновь появиться в виде пигментного комочка.

На том же рисунке можно также видеть, что зернистый слой не содержит никаких других форменных элементов, кроме описанных клеток с лучеобразно расходящимися отростками, так что эти клетки следует рассматривать как единственных посредников между слоем палочек и нервных волокон.

Из только что сказанного мы можем и должны сделать следующие выводы:

1. Слой палочек у *Cephalopoda* состоит не из цилиндров, между которыми, как и у позвоночных, отложился пигмент, а из своеобразной формы трубок, которые внутри пигментированы.

2. Эти трубки или палочки, по-старому цилиндры, не пронизывают пигментный слой своими внутренними концами и волоконными отростками, а напротив, их внутренние концы сильнее пигментированы лишь изнутри, и так как все эти концы расположены на одном уровне, они создают впечатление пигментного слоя.

3. Если иногда и в самом деле, кажется, что пигмент покрывает снаружи внутренние концы трубок, то это случается только оттого, что при грубом препарировании прилежащие пигментные комочки лопаются, и их остатки налипают на концы неповрежденных палочек.

4. Бывают палочки со стенками разной толщины, составленные, возможно, из двух желобообразных тел. Может быть, эти стенки образуют своего рода оболочку или рукав, внутри которого, собственно, и находится палочка.

5. Палочки стоят вертикально, вверху сближаясь друг с другом, и образуют, таким образом, своеобразные группы, аналог которым у позвоночных нам не известен. Насколько известно, во всех отношениях палочки *Cephalopoda* сильно отличаются от палочек позвоночных, хотя и могут рассматриваться как их эквиваленты. Все они состоят в очевидной и несомненной связи с клетками, а через них с волокнами зрительного нерва и поэтому тоже могут служить дополнительным аргументом для точки зрения на палочки позвоночных как на светочувствительный орган.

Согласно вышесказанному я посчитал нужным добавить еще некоторые детали, касающиеся строения сетчатки *Cephalopoda*.

Все элементы сетчатки связаны друг с другом промежуточной субстанцией. В слое нервных волокон она имеет вид тонкодисперсной массы и особенно раз-

¹⁰ У *Loligo* эти волокна разной толщины, по-видимому, соответственно различной ширине палочек.

вита в зернистом слое, где образует ячейки, в которых заключены клетки. На горизонтальных срезах клетки могут выпадать из своих ячеек, и тогда обнаруживается промежуточная субстанция в виде перфорированной мембраны с мелкозернистыми и тонковолокнистыми полосами (рис.12). В этих полосах невозможно найти хоть какие-нибудь высокоразвитые морфологические элементы. В слое палочек и пигмента промежуточная субстанция имеет вид обычной бесструктурной массы; по крайней мере, на горизонтальных срезах этого слоя, даже если они были сделаны на свежей сетчатке, можно обнаружить значительные промежутки, заполненные одной только прозрачной массой. О наличии особой связующей функции субстанции в этом слое, говорят и трудности изолирования его элементов.

После того как я закончил свои исследования сетчатки уже сформировавшихся животных, благодаря любезности господина профессора Kölliker'a, который предоставил мне несколько эмбрионов *Tremoctopus violaceus* и *Argonauta argo*, я получил, еще одну возможность наблюдать некоторые фазы их развития. К сожалению, я успел у этих эмбрионов проследить только две ступени развития их сетчатки. У некоторых эмбрионов слой палочек уже вполне сформировался, хотя сам эмбрион был не такой, какой был в распоряжении мадам Länge; у других я застал самое начало образования палочек. У таких эмбрионов вся сетчатка состояла из очень тонких, продолговатых, прямо стоящих телец, как и эмбриональная сетчатка позвоночных. В ней можно было различить два основных слоя: пигментированный и бесцветный (рис.13). Пигментированный слой состоял из двух регулярных рядов телец, из которых внутренние тельца были несколько более продолговатыми, чем наружные. Бесцветный слой распадался на две полосы, и обе они состояли из одинаковых клеток, при этом между ними проходила полоса мелкозернистой массы, которая не окрашивалась кармином. Каждому наружному тельцу в пигментном слое соответствовало внутреннее тельце, и оба они были тесно связаны друг с другом, так что они, вне всяких сомнений, представляют собою эквивалент палочки позвоночных с ее ядром и даже развиваются по тем же законам. Так как наружное тельце у сформировавшихся *Cephalopoda* должно преобразоваться в пигментный комочек, то эти клетки-комочки или, как они называются по принятой терминологии – «зерна палочек вместе с пигментным слоем» представляют собою эквивалент наружного зернистого слоя позвоночных; при этом пигмент находится не снаружи клетки, а внутри нее, в чем можно убедиться на горизонтальных срезах. Описанная мною разделительная линия – это, очевидно, промежуточный зернистый слой. Кстати, слой палочек и пигментный слой отслаивается от прочих слоев сетчатки так же легко, как у неких позвоночных, и как раз по линии этого промежуточного слоя. Эта легкость отслаивания, по-видимому, обусловлена тем, что отростки клеток пигментного слоя и нервных клеток срастаются друг с другом, встречаясь в промежуточном зернистом слое.

На основании всего сказанного было бы весьма уместно соответственно морфологическому значению элементов различать в сетчатке *Cephalopoda* лишь следующие слои:

1. Поскольку слой палочек и зернистый пигментный слой составляют органическое целое, то они могли бы оба получить общее название - слой клеток-палочек;

2. Промежуточный клеточный слой;

3. Слой нервных клеток;

4. Слой нервных волокон.

У некоторых *Cephalopoda* (например, у *Tremoctopus violaceus*) я наблюдал, что слой нервных клеток точно так же распадается на два слоя; из-за этого вместо одного слоя нервных клеток приходится еще иметь в виду средний наружный слой нервных клеток и промежуточный клеточный слой, и так как в этом случае мы опять-таки получаем два слоя с одним и тем же названием, то можно было бы отличать их друг от друга, если называть один слой - наружным, а другой - внутренним.

Я хочу добавить еще несколько слов о тех клетках, которые по описанию Vintchgau находятся между пограничной мембраной и слоем палочек. Кроме этих, похожих на клетки образований, я видел еще и множество волокон, которые разветвляются и проникают в слой палочек, занимая вертикальные промежутки между ними; кроме того, я еще видел конические образования, которые были очень похожи на внутренние окончания Мюллеровых волокон. Что же касается похожих на клетки образований, то некоторые из них могли бы быть истинными клетками, - у них тело клетки уменьшено до размеров тонкодисперсных частиц и блестящее ядрышко внутри, однако отношение этих клеток к кармину очень своеобразное и отличается тем, что они окрашиваются очень медленно, слабо и диффузно, а некоторые из них пигментированы. Другие из этих образований определенно должны быть причислены к классу стекловидных шариков, эти круглые тела лишены малейших признаков ядра и совершенно аналогичны телам, которые обнаруживаются у позвоночных между сетчаткой и гиалоидной мембраной и на уплотненных препаратах образуют продукт коагуляции. Конические тела могут встречаться на всех уплотненных препаратах, но являются ли они недоразвитыми элементами или тоже только продуктом коагуляции - это за недостатком свежих препаратов я еще не смог решить и оставляю за собой до другого удобного случая. Однако я твердо убежден в том, что наибольшая часть из них является артефактом. Еще я наблюдал, что содержимое палочек, в частности у *Sepia*, так же как и промежуточная субстанция, очень легко переходят на внутреннюю поверхность сетчатки и принимают разные формы и контуры, вследствие чего кажется, что палочки у *Sepia* в высшей степени искажены; однако всегда можно убедиться, что это состояние всего лишь артефакт. Все-таки весьма возможно, что между гиалоидной мембраной и слоем палочек обнаружится что-то вроде опорного аппарата сетчатки или не-

кий эквивалент пигментного слоя позвоночных, но только без элементов пигментированного слоя.

При сравнении рисунков других исследователей с некоторыми моими препаратами я был поражен противоречиями между ними, ставящими под сомнение существование наружного пигментного слоя. У Wintschgau, например, на рисунке вертикального среза сетчатки *Sepia* вовсе не показан пигмент там, где я постоянно его находил; на рисунке сетчатки *Loligo*, напротив, показан пигмент там, где я его никогда не замечал. Это обстоятельство заставило меня специально заняться выяснением причин таких непонятных противоречий. Впоследствии я нашел, что наличие или отсутствие пигмента на внутренних концах палочек, его значительная или сниженная плотность, обусловлены случайностями. Хотя у *Sepia* палочки почти всегда покрыты слоем пигмента, но все-таки потом и мне попадались экземпляры, у которых этот слой вовсе отсутствовал; то же самое явление повторялось и у *Loligo*. Но дело в том, что пигментная субстанция способна перемещаться и может переходить из одной части клетки в другую. В этом я вполне убедился на сетчатке морского угря (*Conger vulg.*). Покрывающий палочки пигмент у этой рыбы состоит из цилиндрических клеток, от которых отходят чрезвычайно длинные и тонкие отростки, глубоко проникающие в слой палочек. Когда я одну часть свежей сетчатки сразу взял на исследование, то обнаружил, что тело пигментных клеток и их отростки почти по всей длине совершенно прозрачны, и только расположенные между палочками концы отростков были пигментированы. К тому же еще пигмент покрывал их столь плотно, что палочки казались совершенно изолированными черной полосой от остальной части сетчатки. Другая же часть свежей сетчатки после уплотнения в жидкости Müller'a представляла совершенно обратную картину: тело пигментных клеток было совершенно черным, концы же отростков бледнее. Не подлежит никакому сомнению, что то же самое явление повторяется и у *Cephalopoda*. Содержимое клеток-палочек у них точно так же пигментировано и от клеток отходят чрезвычайно длинные отростки (палочки). В ходе своего перемещения пигмент может накапливаться в разных местах: либо ближе всего к внутренним концам палочек, либо на наружных концах, либо посередине. Однако наибольшая часть его скапливается всегда на наружных концах, где он образует веретенообразные тела.

О формировании сетчатки¹¹ (дополнение)

Пользуясь, случаем, хочу сообщить еще несколько результатов моих последних исследований, касающихся формирования и развития глаза.

1) Все сказанное мною относительно отростков наружных и внутренних зернистых слоев подтвердилось и на сетчатке эмбрионов всех млекопитающих, каких только я имел возможность исследовать (плод собаки, кошки, кролика, морской свинки, мыши и телят). А именно, я нашел, что у эмбрионов этих

¹¹ Diese Zeitschrift. 1864. B. IV.

животных от каждого так называемого зерна (клетки) тоже отходят по два длинных и очень тонких отростка, из которых наружный доходит до наружной поверхности сетчатки, внутренний до слоя нервных клеток и слоя нервных волокон (рис. 15). Но, само собой разумеется, что у клеток (зерен), прилежащих непосредственно к наружной поверхности сетчатки, отсутствуют наружные отростки. Совершенно то же самое можно наблюдать и после формирования палочек, и притом не только во внутриутробный период жизни плода, но и в течение определенного периода времени даже у новорожденных животных. В изолированном состоянии эти отростки (главным образом та их часть, которая пронизывает дисперсный слой) бывают покрыты мельчайшими, прилипшими к ним зернышками, на которые к определенному времени распадается дисперсный слой. В дальнейшем эти зернышки плотнее слипаются и слиянием друг с другом образуют описанную Max Schultze губчатую связующую субстанцию. По мере развития и роста животного, когезия этой субстанции тоже все более и более возрастает, вследствие чего пронизывающие ее волокнистые элементы тоже и в той же самой прогрессии становится труднее изолировать. Только у достигшего зрелости *Triton taeniatus* они довольно легко разделяются под влиянием разбавленного SO_3 , и на этом животном, без всякого сомнения, можно убедиться в том, что у зрелых особей зерна внутреннего зернистого слоя во всех отношениях остаются такими же, что и у эмбрионов (рис.16).

2) При дальнейшем исследовании происхождения палочек у кур и млекопитающих (кошка, собака, кролик, теленок) я убедился, что они развиваются не только, как описано мной, непосредственно из тел клеток, но даже из наружных, уже ранее сформировавшихся отростков тех клеток, которые более или менее глубоко лежат в наружных слоях эмбриональной сетчатки. При этом растущие отростки пронизывают насквозь описанную мною граничную субстанцию (наружная пограничная мембрана), их концы становятся более или менее шире и превращаются в палочки (рис.15).

3) У плода млекопитающих я довольно часто не мог обнаружить явных признаков промежуточного зернистого слоя, хотя палочки были уже весьма развиты.

4) Установленная мною закономерность развития хрусталика по моим наблюдениям оказалась действительной для всех исследованных мною эмбрионов млекопитающих (кошка, собака, теленок, овца, кролик, морская свинка, мышь): те клетки, которые образуют заднюю стенку пузыря хрусталика, превращаются в волокна, но те, которые образуют передний свод, превращаются в эпителиальный слой передней стенки капсулы хрусталика. Примером может служить прилагаемый мною рисунок среза глаза от плода мыши (рис.14). О некоторых особенностях роста и изгибания волокон хрусталика у разных животных будет сказано в моей обстоятельной статье о формировании глаза.

Пояснения к рисункам^{*)}

Рис. 1. Вертикальный срез сетчатки *Octopus vulgar*. а - Слой нервных волокон и тонкодисперсная масса; б - Зернистый слой (нервные клетки); с - Разделительная линия (промежуточный клеточный слой); d - Пигментный слой (зернистый слой); е - Слой палочек (оба последних слоя образуют единый слой клеток-палочек).

Рис.2. Вид внутренней поверхности сетчатки *Octopus vulgaris*.

Рис. 3. Изолированный элемент слоя палочек *Octopus vulgaris* (палочки, лежащие на широкой стороне).

Рис. 4. Тот же самый элемент, лежащий на узкой стороне; а - Боковые полосы; б - Пигментное волокно; d, е - Пигментные комочки.

Рис.5. Горизонтальный срез слоя палочек через их внутренние концы (выполненный на уровне б, как показано на рис.3).

Рис.6. Горизонтальный срез через слой палочек, выполненный ближе кнаружи на уровне с.

Рис.7. Горизонтальный срез слоя палочек *Loligo vulgar*.

Рис.8. Широкая палочка *Sepia vulgar*.

Рис.9 и 10. Элементы сетчатки *Octopus vulg.* в их взаимосвязи; а - Тело клетки с ядром; б - Отросток, переходящий в нервное волокно.

Рис.11. Слой нервных клеток *Octopus vulgaris*, отдельные элементы которого частично изолированы, вместе с пигментными комочками, или в сущности с остатками пигментированных клеток-палочек.

Рис.12. Горизонтальный срез через слой нервных клеток *Loligo vulg.*

Рис.13. Поперечный срез глаза эмбриона *Tremoctop. Violac*; а - Состоящая из двух слоев клеток сетчатка. (Система 7, окуляр 2 Hartnack).

Рис.14. Поперечный срез глаза эмбриона мыши; а – Хрусталик; б - Стекловидное тело; с – Сетчатка; d - Пигментный слой сетчатки. (Система 5, окуляр 2 Hartnack).

Рис.15. Часть разрыхленной сетчатки эмбриона собаки, период образования палочек; а - Начало формирования слоя палочек; б - Клетка, у которой наружный отросток превращается в палочку; с - Зерна внутреннего зернистого слоя с отростками; d - Типичное радиальное волокно.

Рис.16. Часть разрыхленной сетчатки тритона; а - Клетка-колбочка; б - Клетка-палочка; с - Зерна внутреннего зернистого слоя с отростками; d - Радиальное волокно.

Рис.1,4,8,9,10,11,12. Увеличены ради четкости микроскопического изображения, система 8 и окуляр 3 Hartnack.

^{*)} - Рисунки расшифровать и воспроизвести не удалось

О строении сетчатки некоторых улиток Pulmonata

Начиная с Swammerdam, ряд исследователей¹ в течение столетия изучали глаз улиток, и изменяли наши представления о строении этого органа. В последнее время значительных успехов достигли Leydig и Käferstein, из них первый внутри глаза в склере обнаружил слой ядер, который он назвал сетчаткой, следующий за ним, внутренний пигментный слой, который он принял за Choroida. Заслуга же второго состоит в том, что он перед пигментным слоем нашел еще и неокрашенный слой, который назвал внутренней сетчаткой.

Несмотря на эти успехи, мы до сих пор все-таки недостаточно знаем о строении сетчатки улиток, что, вероятно, обусловлено чрезвычайными трудностями, с которыми связано ее исследование. Принимая во внимание значимость этого вопроса для физиологии, я недавно предпринял попытку его разрешения. Мне удалось получить ряд новых результатов, которые я кратко изложу ниже.

В ходе своих исследований глаз у различных видов улиток Pulmonata, я пришел к убеждению, что у них у всех один и тот же принцип строения сетчатки. При этом я допускаю, что возможные различия касаются только внешней формы элементов, но не их морфологической сущности.

На тонких срезах глаз различных улиток видно, что задний отдел глаза состоит из следующих слоев:

1. Снаружи лежит слой соединительной ткани с немногочисленными включениями ядер, которые у *Limax* частично пигментированы.

2. Следующий за ним внутренний слой не окрашен и при более внимательном рассмотрении оказывается состоящим из двух пластов. Вышележащий пласт состоит из беспорядочно переплетенных, очень тонких волокон, достигает на глазном дне наибольшей толщины и постепенно истончается к краям, где совсем сходит на нет. Нижележащий - состоит из ядер или клеток разной величины, из них те, что помельче (круглые или овальные, в зависимости от вида животного), лежат ближе к волоконному слою, а покрупнее (круглые почти у всех улиток) – глубже внутри.

3. Затем следует интенсивно пигментированный слой, снизу четко и ровно отграниченный, верхняя же его граница неровная, прерывается бесцветными полосами, из которых некоторые достигают нижней границы.

4. Перед пигментированным слоем лежит еще один бесцветный, очень прозрачный слой, строение которого можно различить лишь с большим трудом и только на хорошо уплотненных препаратах. У разного рода улиток, толщина и вид этого слоя тоже разные. Но я никогда не видел в нем, как Käferstein больших ядер, или клеток с большими, темными ядрами, или колбообразных бесструктурных образований.

Swammerdam (1737), Spalanzani (1781), Stiebel (1819), Blanville (1823), Huschke (1824), Ed. Home (1824), Joh. Müller (1831), Kron (1837), Leydig (1857), Käferstein (1864).

Так как Käferstein видел клетки только на разрыхленных свежих препаратах, то я мог бы высказать предположение, что с таким методом исследования он мог впасть в заблуждение и перепутать действительно состоящий из клеток наружный слой с внутренним, который вовсе не содержит круглых клеток. Это предположение может найти себе подтверждение в том, что он в том же самом слое наблюдал еще и волокна, направление которых не указывает, и клетки с прилежащим к ним пигментом. Однако я с уверенностью могу сказать, что ни у одного вида улиток даже следы пигмента не проникают во внутренний слой сетчатки.

Увиденные им похожие на палочки образования не могут быть ничем иным, как проходящими снаружы отростками клеток зернистого слоя, которые на свежих, разрыхленных препаратах действительно кажутся бесструктурными палочками. На поперечных срезах глаза внутренний слой у разных видов улиток бывает разной толщины и совершенно необычного вида. Я укажу здесь лишь на два основных типа внутреннего слоя.

У *Helix pomatia* он занимает не более четвертой части толщины сетчатки и равномерно испещрен очень тонкими, радиальными полосами. На плоскостных срезах этого слоя видны обширные полигональные, тонким пунктиром обозначенные области.

У *Limax* этот слой составляют специфические, вплотную друг к другу примыкающие и радиально расположенные цилиндрические образования, с виду как бы перистые; каждое из них внутри слоя представляет собой цилиндрическое с закругленным концом аксиальное мелкозернистое тело с бесцветной вокруг него бахромой из тонких полос. На плоскостном срезе эти образования имеют вид полигональных тел, своими гранями примыкающих друг к другу; при этом у них видна круглая середина и радиальные полосы вокруг нее.

Однако здесь неуместно продолжать описывать по слоям отдельные элементы сетчатки улиток, потому что, как сейчас будет видно, образование слоев обусловлено не тем, что орган состоит из разных, друг над другом расположенных гистологически дифференцированных элементов, а тем, что эти отдельные элементы так расположены, что их одноименные сегменты всегда оказываются на одном и том же уровне. Поэтому я буду рассматривать составные части сетчатки улиток с другой точки зрения. Если смотреть на изолированный глаз улитки снаружи, то обычно он представляет собою приплюснутый шар, у которого задний и больший по размерам отдел интенсивно, но неравномерно пигментирован.

Если рассматривать пигментированный отдел изнутри, то можно заметить, что пигмент не покрывает его сплошной массой. Можно четко различить два вида пробелов. Некоторые из них, имеют вид друг с другом перекрещивающихся светлых линий, которыми пигментная масса разделяется на более или менее регулярные полигональные островки, у которых в самой середине находятся пробелы второго вида (круглые или полигональные). При осторожном разрыхлении эти островки удастся изолировать. Из чего следует, что сетчатка по всей толщине, соответственно, распадается на составляющие ее образования. По-

следние, в частности, у *Limax*, имеют вид колонн, в верхней части несущих на себе описанные мною тела.

У *Helix* эта часть имеет вид кисти или сильно увеличенной бахромы волосистого эпителия кишок. У *Limnaeus* и *Planorbis* она представляет собою светлые, бесструктурные конические образования. Тело колонны не сплошь пигментировано, а продольными полосами. Основание составляют ядра и волокна. Одно из этих ядер больше других и лежит в середине; другие поменьше, в зависимости от биологического вида круглые или овальные и всегда лежат вокруг большого ядра. Если же все-таки удастся очень осторожно разрыхлить такую колонну, то можно убедиться, что пигмент ее не насквозь пронизывает. Это касается и специфических элементов, которые со всех сторон окружают колонну. Эти элементы состоят из трех сегментов – ядра, отростка, уходящего кнаружи и теряющегося в волоконном слое, и аналогичного палочкам, пигментированного сегмента, обращенного внутрь и достигающего до самого верха колонны. Эти элементы, за неимением лучшего, мы будем называть клетками-палочками. Они очень разнообразны по форме: одни прямолинейные, другие более или менее извилистые, некоторые правильной цилиндрической формы и пигментированы либо до самого ядра, либо лишь частично, прочие конические или плоские и т.д. В большинстве случаев можно убедиться, что субстанция палочек не насквозь пигментирована, хотя бы уже потому, что в середине у них обнаруживается светлое, сильно светопреломляющее, более или менее утолщенное волокно, выходящее из ядра, проходящее вдоль всю палочку насквозь и иногда выступающее из нее в виде тонкого кончика. Еще можно заметить, что волокно обволакивает бесцветная прозрачная субстанция с вкраплениями частиц пигмента. Однако не все палочки содержат волокна, покрытые пигментом, некоторые из них состоят из одной бесцветной, покрытой тонким пигментным слоем пластины или удлинённого конуса. Наконец, встречаются аналогичные палочкам образования, которые либо совсем лишены пигмента, либо только в каком-нибудь одном месте очень слабо пигментированы до коричневатого цвета. Они имеют вид пластин или конусов и занимают в общем ряду элементов сетчатки место пигментированных палочек.

Я уже упоминал, что от ядер кнаружи отходят отростки; от некоторых из них (в частности у *Helix*) отходят по два и даже по три отростка (эти отростки не путать со случайно прицепившимися к ядру волокнами, что вполне возможно), тогда как от других ядер отходит только по одному и совсем тонкому отростку. И они либо оканчиваются треугольным расширением, либо, напротив, переходят в очень тонкие, извилистые волокна, длина которых в 2-5 раз превышает толщину всей сетчатки. Наконец, некоторые отростки разделяются на несколько очень длинных, тонких, нежных волоконцев. (У палочек, лишенных пигмента, отростки всегда толще, чем у пигментированных.).

Если отделить от колонны элементы, несущие функции палочек, то останется очень специфическое образование; и будет видно, как от верха колонны к ее основанию сходятся многочисленные и тонкие, и утолщенные, большей частью извилистые волокна, всегда параллельные друг другу и вертикально направленные. Между их наружными концами всегда лежит большое круглое яд-

ро, от которого, как иногда можно видеть, отходит внутрь утолщенный конический отросток, чей заостренный конец, упираясь в верх колонны, расширяется, принимая при этом воронкообразную форму. Можно также наблюдать, что подобный же утолщенный отросток уходит кнаружи. Все вместе взятое представляет собою такое странное, не имеющее аналогов морфологическое явление, что его значение трудно определить.

На нижеследующих основаниях, я полагаю, придется принять, что описанное образование представляет собою гигантскую клетку, а перистые образования в верхней части колонны сопоставимы с так называемой каемкой эпителия кишок:

1. На препаратах, обработанных жидкостью Müllera'a, можно различить всего лишь одно ядро, но не тело клетки; однако последнее проявляется очень четко, если окрасить такие препараты анилином, причем исчезают некоторые оплетающие его волокна. Но они, как мне все-таки кажется, являются лишь отображением складок на теле клетки.

2. У *Planorbis* клеточная природа таких образований, особенно тех, которые расположены в периферических частях сетчатки, совершенно очевидна.

Мы так и будем называть эти образования клетками или центральными клетками, так как они со всех сторон окружены палочками. Хотя внутреннее строение у них у всех одного типа, внешний вид очень разный. Чем ближе к главному дну, тем длиннее и уже они становятся и переходят, наконец, в конические, очень длинные и узкие образования, которые глубже внутрь оканчиваются воронкообразным расширением и отходящим от него отростком. К периферии сетчатки они становятся шире и короче.

У *Limax* и *Helix* центральные клетки совсем лишены пигмента, у *Limnaeus* и *Planorbis* они имеют более или менее широкий пигментный пояс, который находится чуть ниже конической части клетки. С наружного конца центральные клетки большей частью кажутся усеченными, с рваными, каемчатыми краями. Но иногда я наблюдал, что с этого конца отходят один или более утолщенных отростков, которые изгибаются под прямым углом и проходят параллельно волокнам волоконного слоя. Некоторые из них представляют собою не что иное, как разветвления зрительных нервов внутри глазного яблока. Все описанные элементы удерживаются вместе частично бесструктурной, а частично тонковолокнистой сетчатой связующей субстанцией.

Из всего вышесказанного можно заключить следующее. Сетчатка улиток состоит из трех видов основных элементов: из волокон, из клеток специфического строения и из клеток-палочек, из которых одни пигментированы, а другие нет. Клетки расположены лучеобразно и образуют регулярные группы, в середине каждой из них лежит окруженная клетками-палочками центральная клетка. Такое строение сетчатки улиток из укрупненных блоков напоминает установленный Max Schultze тип строения вкусового и обонятельного аппарата.

Спрашивается теперь, в каком отношении к нервным волокнам *Opticus* состоят описанные мною элементы? Я очень часто наблюдал, что наружные отростки как лишенных пигмента, так и пигментированных клеток-палочек непосредственно и совершенно четко переходят в нервные волокна, что я много-

кратно показывал господину проф. Brücke, а теперь и любой всегда может показать. В сетчатке улиток действительно можно обнаружить со всей очевидностью связь волокна Opticus с концевыми образованиями. Состоят ли при этом все отростки клеток-палочек в такой связи, утверждать я не могу. Я уже указывал, что некоторые из отростков оканчиваются треугольными утолщениями; однако такие клетки-палочки находятся в периферических сегментах сетчатки, куда Opticus-волокна вряд ли доходят. Трудно сказать, какую роль играют открытые мною центральные клетки. Не так уж невозможно, что они представляют собою аналоги конусов позвоночных, тогда как другие клетки можно принимать за палочки.

Я должен был, вынужденный внешними обстоятельствами, прервать свою работу в этом направлении, однако смею надеяться, что описанные мною новые факты будут побуждать других исследователей с новой точки зрения и более детально исследовать строение сетчатки улиток.

Речь идет о том, чтобы определить природу центральных клеток, их отношение к нервным волокнам, назначение многочисленных волокон, оплетающих центральные клетки. Было бы также весьма желательно проследить внутренние концы палочек, не пронизывают ли они внутренний слой сетчатки между капителями колонн. Я дважды или трижды наблюдал у *Helix pomatia* то тут, то там вокруг капителей витки довольно утолщенных концов.

Дополнение

После того, как я прервал свои исследования глаз улиток, описал полученные мною результаты и подготовил рисунки, я получил одновременно две работы на ту же самую тему от проф. Leydig и проф. Hensen. При сравнении этих работ с моей, пожалуй, будет очевидно, что им не только недостает обстоятельности, но что авторы даже не заметили бросающихся в глаза деталей. При этом все же наблюдения проф. Leydig'a вполне достоверные и расширяют наши знания о строении зрительного аппарата улиток; тогда как данные проф. Hensen не вполне соответствуют фактам.

Так проф. Hensen пишет, что непосредственно перед хрусталиком обнаруживается особый слой, в котором снаружи по периферии от центра лежат ядра или клетки, которые ближе к хрусталику удлиняются и при этом принимают форму волокон. Хотя я не имел намерения описывать природу лежащих перед хрусталиком элементов, однако вынужден, ввиду данных проф. Hensen'a, заметить, что этот слой, бесспорно, существует, но состоит не из волокон, а из очень больших, прозрачных, цилиндрических, прямостоящих клеток. Граница между каждыми двумя смежными клетками четко обозначена. Ядра этих клеток лежат на наружном конце вплотную к их боковым стенкам. И так как границы между двумя соседними клетками под микроскопом кажутся радиальными волокнами,

то вполне понятно, что проф. Hensen принял эти границы между клетками с близлежащими ядрами за содержащие ядра волокна.

Непосредственно перед описанным мною слоем лежит тонкий слой соединительной ткани, который снаружи покрыт плоскими эпителиальными клетками. Этот тонкий слой соединительной ткани представляет собой непосредственное продолжение той оболочки из соединительной ткани, которая обволакивает всю глазную луковицу улиток, то есть в сущности он является аналогом склеры. Следовательно, Cornea глаз улиток имеет строение, аналогичное тому, что и у высших животных. В частности, роговица состоит из трех основных слоев: из слоя соединительной ткани, который изнутри и снаружи покрыт эпителиальными слоями. И она отличается только тем, что в слой соединительной ткани очень глубоко проникают мышечные волокна, которыми оплетен весь глаз, и еще тем, что клетки наружного слоя с наружной стороны окаймляет бахрома из радиальных полос, и поэтому на поперечных срезах Cornea наружный эпителиальный слой кажется покрытым поперечно-полосатой оболочкой. Что касается данных проф. Hensen'a относительно сетчатки, то он, очевидно, не составил себе достаточно ясного представления о ее строении. Несомненно, это обусловлено тем, что он не видел ни одного хорошего препарата, судя по приложенным им рисункам.

Пояснения к рисункам

Рис. 1. Глаз *Helix pomatia*, меридиональный срез, 450-кратное увеличение. Срез выполнен не точно вдоль оси глаза, а под углом к ней. Nervus opticus не попал в срез.

Рис. 2. Меридиональный срез глаза *Limax*, 450-кратное увеличение. Форма глаза и хрусталика, как мне кажется, неестественная¹²; по - Nervus opticus; s - Sclera; kf - зернистый и волокнистый слой (пигментный слой виден и без пометки); l - хрусталик; m - мышцы; bc - слой соединительной ткани Cornea; ас - наружный эпителиальный слой с каймой по краю; ie - внутренний эпителиальный слой, состоящий из больших цилиндрических клеток.

Рис. 3. А - Плоскостной срез сетчатки *Limax* на уровне капителей колонн. В двух местах проглядывают внутренние концы пигментированных палочек; В - Общий вид внутренней поверхности сетчатки *Limax*.

Рис. 4. Разрыхленная сетчатка *Limax*. Видны отдельные элементы, как объединенные в группы, так и в совершенно изолированном состоянии, а также связанные с нервными волокнами. А - Две группы центральных клеток, окруженных клетками-палочками; В - Такая же группа, но изолированная. а - капитель; pfs - лишённые пигмента палочки; ps - пигментированная палочка; kk - ядра палочек; f - отростки; k' - большие круглые ядра центральных клеток; nf -

¹² Замечу здесь, что форма глаза как у *Helix*, так и у *Limax* очень изменчива и всегда зависит от состояния оплетающих его мышечных волокон. Я видел разные формы: правильные или приплюснутые по оси глаза шары и эллипсоиды, а также, соответственно, ту или иную форму хрусталика. Переход одной формы в другую можно также наблюдать на живых глазах *Helix*, если исследовать под микроскопом свежесрезы щупальца и вызвать тем или иным способом сокращение мышц. Я представил рисунок глаза, который имел эллипсоидную форму, потому что в этом глазу все элементы были прекрасно законсервированы.

нервные волокна; s – Sclera; pfs' – лишенная пигмента; ps' – пигментированная палочка, связанные с нервными волокнами. С препарата была сделана точная копия, после того как он был показан господину проф. Brücke.

Рис. 5. Элементы сетчатки *Helix pomatia*. А. Изолированная центральная клетка глазного дна с относящейся к ней пигментированной клеткой-палочкой. а – капитель; чуть ниже виден слегка обозначенный пунктиром комочек, который окрашивается кармином. По моему мнению, это место соответствует верхней точке капители центральной клетки *Limax* и может наблюдаться в рудиментарном состоянии в любой эпителиальной клетке на поверхности тела улиток; k' – ядро; f' – по-видимому, его внутренние отростки; f'' – предположительно, наружный отросток; ps – пигментированные палочки; k – ядро; f – отросток. В. Центральная клетка с периферии сетчатки. Видно, что ядро расположено сбоку. pfs – лишенная пигмента палочка. С. Лишенная пигмента палочка в форме полосы, вид с одной из двух сторон. С'. Та же самая палочка, вид сбоку. D. Палочка в форме полосы с усеченным наружным отростком. Е. Конические, лишенные пигмента палочки. В положении а еще можно видеть несколько коричневых пигментных зернышек.

Рис. 6. Виды пигментированных палочек: А. С двумя отростками. В. С одним отростком. Внутри видно бесцветное волокно, проходящее вдоль всей палочки и заостренным концом выступающее из нее наружу (*Helix*). С. Палочка с усеченным наружным отростком, оканчивающимся треугольным утолщением (*Limax*). D. Палочка с выступающим заостренным концом и наружным отростком, разветвляющимся на три очень тонких волоконца.

Рис. 7. Разные клетки сетчатки *Planorbis*. А,В,С. Центральные клетки глазного дна. D,Е. Из периферических частей сетчатки. F,G,H. Пигментированные клетки-палочки.

О тонком строении и происхождении осевого цилиндра

В опубликованной в августе сего года статье¹³ Max Schultze признал тончайшие фибриллы важнейшим структурным элементом нервных волокон, хотя они могут встречаться и в изолированном состоянии, в частности, в периферических отделах нервов, где они высвобождаются разветвлением осевого цилиндра. Последний же он, в сущности, рассматривает как пучок таких примитивных волокон.

Я, еще не зная этой работы, точно также пришел к выводу, что у осевого цилиндра, скорее всего волокнистая структура. Я могу в дальнейшем в поддержку этой точки зрения привести еще некоторые факты и поэтому все-таки считаю нужным в последующем опубликовать результаты своей работы.

Я поставил себе задачу исследовать строение осевых цилиндров на тех позвоночных, у которых они легче всего доступны наблюдению с обычными реа-

¹³ Observationes de structura cellularum fibrarumque nervearum.

гентами и, кроме того, в совсем свежем, так сказать, живом состоянии. К таким позвоночным, как известно, относятся, прежде всего, скаты обыкновенные, и в частности Torpedo. И потому с этой целью в прошлом году я посетил Триест и там же сделал нижеследующие наблюдения.

В зависимости от различных реагентов осевой цилиндр принимает тот или иной вид. Mautner абсолютно прав, когда утверждает, что на уплотненных препаратах осевой цилиндр состоит из двух частей, однако наружная часть, оболочка, не относится к осевому цилиндру и представляет собою корку, которая образовалась под действием крепкого раствора хромовой кислоты на некую жидкость (возможно, на периаксональную жидкость Klebs'а). Осевой цилиндр уплотняется в этом случае до гомогенной полосы, которая на разрыхленных препаратах после удаления миелиновой субстанции часто далеко выступает наружу из своей оболочки. В свежем состоянии нет даже намека на эту оболочку. Предположение, что осевой цилиндр состоит из содержащих ядра клеток, очевидно, основано на заблуждении. Даже у особей, еще не достигших зрелости, в осевых цилиндрах отсутствуют ядра. Кроме того, в свежем состоянии у них не обнаруживается никаких признаков поперечных отростков.

Под действием растворов хромовой кислоты (менее чем 0,025 %) осевой цилиндр немного набухает, при этом он непрозрачный, но более или менее гомогенный. Если действовать 0,05 – 0,025 % растворами хромовой кислоты, то в осевом цилиндре совершенно отчетливо обнаруживаются продольные волокна. С более крепкими растворами тоже можно различить те же полосы, хотя и не такие четкие. Кроме того, стоит отметить, что в этом случае полосы можно различить только при относительно слабом увеличении (№ 8, 9 без иммерсии, Hartnack); с сильными иммерсионными линзами они почти исчезают и превращаются в беспорядочно расположенные крупинки. В этом случае кажущиеся продольные волокна, конечно, следует рассматривать как ложные.

Я уже демонстрировал в прошлом году проф. Stricker'у из Вены, проф. Ковалевскому из Казани и другим свои препараты, консервированные в растворе йода, на которых очень легко и отчетливо просматривается продольная волокнистость осевых цилиндров, однако в то же время я еще дополнительно пытался убедиться в существовании этой волокнистости в совсем свежих осевых цилиндрах. Правда, это мне не всегда удавалось, но в тех случаях, когда я наблюдал фибриллы в свежем состоянии, они были настолько явно выражены, что их изначальное существование едва ли может быть поставлено под сомнение. Фибриллы эти имеют довольно четкие очертания, они прозрачны как стекло, совершенно не структурированы, со слабым блеском; промежутки между ними заполнены почти непрозрачной, весьма мелкозернистой массой. Под конец мне удалось эти фибриллы получить в изолированном состоянии.

Таким образом, согласно с тем, как уже высказался Max Schultze, я тоже должен был прийти к заключению, что осевые цилиндры представляют собою пучки тончайших волокон-фибрилл, которые следует рассматривать как первичные элементы проводящего аппарата, что должно распространяться и на обонятельные нервы и ремаковы волокна. Но я должен еще прибавить, что пуч-

ки фибрилл ремаковых волокон имеют другое генетическое значение, не то, что покрытые миелином осевые цилиндры.

Наконец, существуют также осевые цилиндры, которые вследствие своего происхождения от нервных клеток на самом конце состоят лишь из одной-единственной фибриллы.

Принимая во внимание связь между нервными клетками и нервными волокнами, я счел за лучшее изучить историю развития нервных клеток, и притом на вышеназванных рыбах, в частности на электрических скатах, у которых элементы нервов ни с какими другими гистологическими образованиями не спутать.

Из этих исследований выясняется, что нет никакой существенной разницы в тонком строении между осевыми цилиндрами и другими отростками нервных клеток. Ни на чем другом нельзя убедиться лучше, чем на эмбриональных клетках, что осевой цилиндрический отросток решительно никак не связан ни с ядром, ни с ядрышком клетки. В эмбриональных нервных клетках, у которых уже вполне развит осевой цилиндр, ядро необычно большое, так что на первый взгляд кажется, как будто оно совсем лишено оболочки и посажено непосредственно на конец осевого цилиндра, как игольное ушко. Однако при более внимательном рассмотрении и большем увеличении уже можно различить очень тонкий слой протоплазмы, со всех сторон четко отграниченный от большого ядра и дающий начало осевому цилиндру. Относительно утолщенный и конусообразный в своем начале, осевой цилиндр обычно сужается при дальнейшем развитии, не расщепляясь, и превращается в весьма тонкую фибриллу. В таком виде выходит он из черепной пазухи эмбриона и доходит до самых отдаленных его частей, где он нередко оканчивается пучком чрезвычайно тонких, лишь только с № 15, Hartnack хорошо различимых волоконцев.

Отростки ядер, которые видели разные исследователи, хотя и можно наблюдать, но они возникают под воздействием реагентов, вызывающих в ядрах такие же явления, как и вода в хрящевых клетках, но как ни странно, не во всех ядрах.

Более подробные и обстоятельные данные вместе с рисунками будут опубликованы в моей работе о развитии электрических органов.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

акад. РАЕН, д-р мед. наук,
проф. *Ноздрин В.И.* - гл. редактор

акад. МАН, д-р мед. наук,
проф. *Кинзирский А.С.* - отв. редактор

вед. науч. сотр., канд. мед.
наук *Белюсова Т.А.* - научный редактор

Нестерина Т.В. – компьютерный набор

Прибылов С.В. - компьютерное редактирование рисунков и печать

ISBN 5-93118-024-9

Издательско-редакционная подготовка и печать текста
выполнены в ФНПП “Ретиноиды”

111123, Москва, ул. Плеханова, д. 2; тел. 788-50-14

Сдано в набор ?. Подписано в печать?

Формат 60 × 90¹/₁₆.

Гарнитура Times New Roman. Бумага тип. Печать ризограф.

Печ. л. Тираж 200 экз.