РЕТИНОИДЫ

Альманах

Выпуск 18

RETINOIDS

Almanac

Volume 18

А.И. Бабухин

Хрусталик
Орган обоняния

Москва – Ретиноиды
2004

Альманах “Ретиноиды” – это непериодическое 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–гистологам и других 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) 176-19-28

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

HANDBUCH

DER

LEHRE VON DEN GEWEBEN

DES

MENSCHEN UND DER THIERE

UNTER MITWIRKUNG VON

J. ARNOLD, **BABUCHIN**, BIESLADECKI, F. BOLL, E. BRÜCKE, CHROBAK, EBERTH, TH. W. ENGELMANN, J. GERLACH, HERING, IWANOFF, J. KESSEL, E. KLEIN, W. KÜHNE,
C. LANGER, v. LA VALETTE, LEBER, LUDWIG, SIGMUND MAYER, TH. MEYNERT, W. MÜLLER, OBERSTEINER, PFLÜGER, v. RECKLINGHAUSEN, A. ROLLETT, RÜDINGER, MAX SCHULTZE, F. E. SCHULZE, SCHWALBE, SCHWEIGGER-SEIDEL, L. STIEDA, C. TOLDT, E. VERSON, W. WALDEYER UND ANDEREN

HERAUSGEGEBEN

VON **S. STRICKER.**

ZWEITER BAND.

CAP. XXX – XXXVIII, NACHTRÄGE UND REGISTER (S. 665-1248).
MIT 191 HOLZSCHNITTEN

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1872.

РУКОВОДСТВО
по
ИЗУЧЕНИЮ ТКАНЕЙ
ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

СОСТАВЛЕННОЕ

С. ШТРИККЕРОМ

Перевод с немецкого **В.М. Поляченко**
Под редакцией проф. **В.И. Ноздрина**

А.И. Бабухин: главы “Хрусталик” и “Орган обоняния”

Москва – Ретиноиды
2004

Содержание

Хрусталик……... 7

Орган обоняния…… 15

Глубокоуважаемые коллеги – гистологи!

Предлагаю Вашему вниманию перевод двух лучших публикаций проф. А.И. Бабухина – о строении хрусталика и органа обоняния. Сотрудники Научного отдела нашего Предприятия в.н.с. Т.А.Белоусова и в.н.с. Л.Н.Поляченко провели библиографический поиск по каталогам шести ведущих библиотек России и выяснили, что 2-х томное руководство Соломона Штриккера, в котором опубликованы статьи А.И. Бабухина, было издано в Лейпциге в 1872 г. на немецком языке, в том же году переведено на английский язык. Русский перевод, выполненный под редакцией профессора Императорской Медико-Хирургической Академии Ф.Н. Заварыкина, был выпущен в С.-Петербурге в 1872 г. под названием “Руководство къ ученію о тканяхъ человъка и животныхъ”. Это издание включало только первый том руководства. Статьи А.И. Бабухина, размещенные во 2-ом томе, переведены не были и в настоящее время они являются раритетами. Ни один биограф А.И. Бабухина не обходит своим вниманием эти работы, но мне не приходилось видеть, чтобы кто-либо цитировал их текст. Мы сделали перевод этих статей, который публикуется в настоящем сборнике. При этом нам пришлось преодолеть трудности переложения текста со старого немецкого языка на современный русский, когда лингвистическая калька оказалась невозможной. Поэтому в длинных тяжеловесных предложениях, там, где это возможно, мы заменили точку с запятой на точку, немецкие идиомы – на русские всем понятные слова. Мы сделали также иную, сквозную нумерацию страниц и рисунков. Содержание же текста передано полностью.

Детальное прочтение текста заставляет восхищаться не только филигранностью проведенных исследований, значение которых не утрачено до сего времени, и достоверность их не вызывает сомнений, но и той деликатностью, с которой А.И. Бабухин цитирует данные своего ученика Д.Н. Зёрнова. Запоминаются также легкость языка ученого, умение красиво вести полемику, сохраняя при этом авторскую позицию. Хочется верить, что, читая эти статьи, Вы получите интеллектуальное наслаждение от общения с Корифеем в гистологии, основавшим Московскую школу гистологов.

В. Ноздрин

ХРУСТАЛИК

Хрусталик относится к важным составным частям диоптрического аппарата глаза, формой и прозрачностью он очень напоминает стеклянную двояковыпуклую линзу, хотя у различных животных форма его имеет некоторые отличия. В то время как у человека ось хрусталика почти на треть меньше, чем диаметр экватора, у многих животных он почти сферической формы. Но как бы ни были различны форма и размеры хрусталика, у всех позвоночных его строение и местоположение в основном одни и те же. Он всегда состоит из двух частей: из клеточных элементов, которые образуют как бы тело хрусталика (Parenchyma lentis, собственно субстанция хрусталика), и из оболочки, которая больше никаких гистологических элементов не обнаруживает, со всех сторон обволакивает тело хрусталика и называется капсулой хрусталика.

Тело хрусталика можно рассматривать состоящим из двух слоев. Один из них, а именно, передний слой, очень тонкий. Чуть отступя от экватора, он начинает утолщаться – или постепенно, как у человека и млекопитающих, или довольно быстро, как у птиц и покрытых чешуей амфибий. Задний слой, напротив, очень мощный и постепенно становится тоньше от оси хрусталика, где он имеет наибольшую толщину, в направлении к экватору. В области экватора оба слоя проникают друг в друга, у некоторых животных больше спереди, у других же больше сзади или, правильнее сказать, они переходят друг в друга через закругленный край. За исключением края, оба описанных слоя во всех остальных местах легко различаются между собой, однако между ними нет никакого сколько-нибудь значимого промежуточного пространства (рис. 1). (Все рисунки благодаря любезности Sernoff'а [*см: М.Р. Сапин. Ученик А.И. Бабухина – Дмитрий Николаевич Зернов. В сб.: "Ретиноиды", альманах № 14, изд. ФНПП "Ретиноиды", М., 2003, с. 44-46 –* ***В. Н.***] скопированы с его личных препаратов).

Передняя половина хрусталика покрыта слоем плоских полигональных клеток, вполне бесструктурных и прозрачных, как стекло, в свежем состоянии у только что забитых животных. По истечении какого-то времени или после обработки различными реагентами эти клетки становятся мутными, и только тогда можно с достаточной четкостью различить их границы и круглые или овальные ядра в центре. У различных животных эти клетки разные по размеру; у человека их размер составляет около 0,032 мм (Becker). Ближе к краю хрусталика они становятся почти цилиндрическими, несколько больше в высоту, чем в ширину, и относительно поверхности хрусталика занимают вертикальное положение. Ближе к экватору они становятся выше, из перпендикулярного положения переходят в наклонное и своими внутренними концами отклоняются к передней поверхности хрусталика, одновременно принимая коническую форму. Своим широким основанием они также обращены к поверхности хрусталика. В области задней половины хрусталика клетки становятся еще длиннее, занимают более наклонное положение, и передними концами, изогнутыми кнаружи, стыкуются с концами ближайших к ним таких же клеток. Все эти детали можно гораздо лучше увидеть на прилагаемом рис. 1 и еще отчетливее на рис. 2 Б, на котором

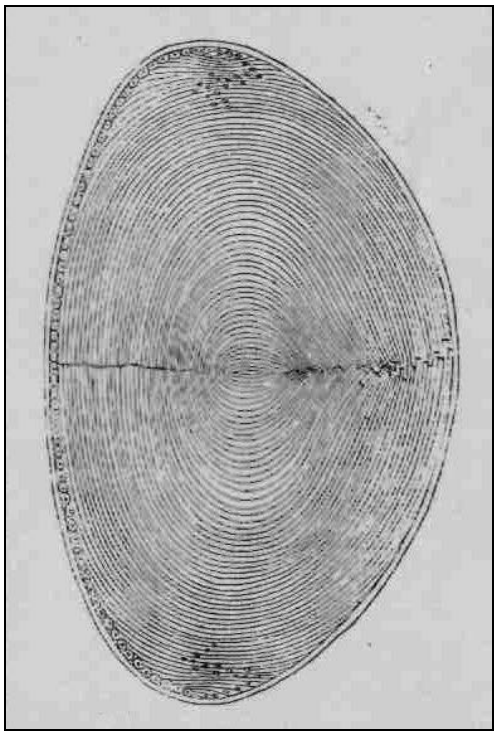

Рис. 1. Меридиональный срез по оси хрусталика человека.

всё только что описанное представлено при большом увеличении. Таким же образом происходит стыковка переднего тонкого слоя тела хрусталика с мощным задним слоем. Итак, простым удлинением эпителиальных клеток первого слоя осуществляется их переход в волокна другого слоя, из которых этот последний сформирован. На удачно выполненных препаратах эпителиальные клетки переднего слоя и при всех изменениях, которым подвергается их форма, сохраняют характер истинных клеток, т.е. они всегда обладают четко выраженными протоплазмой и ядрами. Ни я, ни д-р Sernoff (Ueber den mikroskopischen und Bau der Linse bei Mensch Wirbelthieren. Dissert. inaug. 1867), который своими исследованиями, проведенными **под моим руководством** [*выделено мною – **В.Н.***], внес значительный вклад в установление детального строения хрусталика, ни разу и ни в одном месте не могли обнаружить у него вместо нормальных клеток с четко выраженными протоплазмой и ядром, “одни лишь ядра неправильной формы с четкими контурами и различной величины” – так называемые зародышевые клетки Becker’a, которые, согласно его описанию (Archiv für Ophthalmologie 1863), по контуру прикрепления реснично-го пояска располагаются очень плотно друг к другу, имеют лишь немного протоплазмы вокруг себя и, как правило, четко отделены друг от друга.

Однако не у всех животных переход эпителиальных клеток в волокна хрусталика происходит, как описано выше. Heinrich Müller у птиц и хамелеона, а я и Sernoff у некоторых покрытых чешуей амфибий обнаружили отклонение, которое состоит в том, что у них в противоположность другим животным плоские эпителиальные клетки недалеко от переднего полюса становятся выше, приобретают характер цилиндрических клеток, далее до самой плоскости экватора постепенно удлиняются. Оттуда к заднему полюсу они вновь начинают укорачиваться, однако без того, чтобы принять характер плоских эпителиальных клеток. Это как раз те вертикальные, расходящиеся лучами волокна хрусталика, которые Treviranus и Brücke уже видели в хрусталике птиц. Все эти волокна, или лучше сказать, все эти удлиненные клетки в поперечном разрезе представляются в виде более или менее правильных шестиугольников. На концах они шире, чем в центре и представляются в поперечном разрезе не шестиугольными, а закругленными. В этих концах обычно бывает только по одному круглому или овальному ядру с четкими контурами. В передней половине хрусталика эти клетки своими задними концами плотно прижимаются к внутренней поверхности капсулы хрусталика; в задней же половине, как показал Sernoff на птицах, они почти сразу же за экватором отступают от внутренней поверхности капсулы, так что вокруг всего хрусталика образуется плоский кольцевой канал, который заполнен бесструктурной массой. Как раз такой канал, расположенный обычно за

зоной перехода переднего эпителия в волокна хрусталика, я и Sernoff обнаружили не только у птиц, но также у эмбрионов многих млекопитающих и человека. У последних он даже сохраняется еще некоторое время после рождения, тогда как у птиц остается на всю жизнь.

Как уже сказано, радиальные клетки в задней части хрусталика становятся короче, изменяют свое направление, из радиальных становятся наклонными и таким образом постепенно превращаются в меридиональные волокна хрусталика, совсем как у млекопитающих (рис. 2 Б).

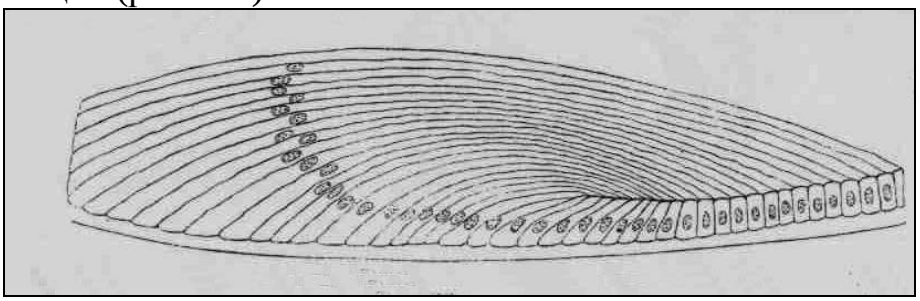

Рис. 2 А. Меридиональный срез через край хрусталика кролика, на котором виден переход эпителия в волокна хрусталика.

Далее я рассмотрю, каким образом волокна хрусталика участвуют в формировании заднего утолщенного слоя его ядра – важнейшей части хрусталика. В основном у всех позвоночных хрусталик устроен по одному типу. Из плоских волокон формируются изогнутые чешуйки, которые, начиная от зоны перехода эпителия в волокна, концентрическими слоями, как шелуха луковицы, покрывают друг друга. Чем ближе к полюсам, тем чешуйки всё больше увеличиваются в размерах. И наоборот, чем ближе к ядру хрусталика, тем они меньше. И наконец, в центре хрусталика достигают своих самых малых размеров. При этом следует заметить, что в ближайших к поверхности слоях, образующих экваториальную часть хрусталика и, следовательно, лежащих в непосредственной близости от зоны перехода эпителия в волокна, последние оказываются изогнутыми концами кнаружи, т.е. выпуклостью обращены к оси хрусталика, а их передние концы упираются в слой эпителия, тогда как задние – касаются непосредственно капсулы. Волокна этих слоев в средней части плоские и более узкие, чем на концах (рис. 2 А). Однако, чем они ближе к оси, тем более изменяется характер их кривизны. Сначала они несколько выпрямляются, затем принимают S-образную форму, пока, наконец, не изогнутся так, что их концы (как передний, так и задний) не будут обращены к полюсам. По мере того, как волокна приближаются к оси, они постепенно удлиняются. Причем волокна каждого последующего, глубже лежащего слоя по сравнению с вышележащим немного выступают вперед, так что концы их каждый раз упираются в переднюю и заднюю стенку капсулы, покрывая друг друга подобно кровельной черепице.

Вышеизложенное относится только к волокнам в отдельных, периферических слоях по краям хрусталика. Концы остальных волокон, которые скорее относятся к внутренним слоям хрусталика, идут дальше к полюсам, и оси этого органа и здесь стыкуются с концами тех волокон, которые подходят от противоположных частей хрусталика.

Эта стыковка происходит у различных животных различным образом. Проще всего – у некоторых рыб, амфибий (у трески – Brewster, тритона – Harting, саламандры – Harley, лягушки – Becker) и у птиц, у которых волокна одного и того же слоя

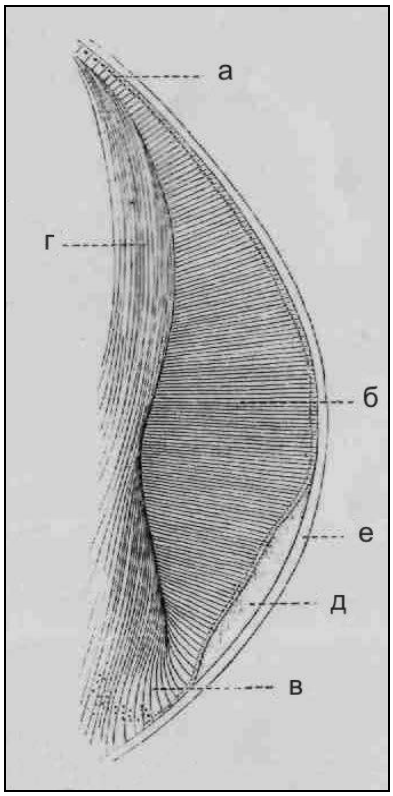

Рис. 2 Б. Такой же срез на курином хрусталике.
а. Клетки эпителия. *б.* Вертикальные, так называемые лучевые волокна. *в.* Их переход в меридиональные волокна. *г.* Меридиональные волокна. *д.* Бесструктурная масса. *е.* Капсула.

начинаются от экватора, постепенно сужаются и подобно промежуткам между меридианами на глобусе заостренными концами стыкуются друг с другом в одной точке на оси хрусталика. У некоторых рыб, например у торпедо, задние концы волокон тоже стыкуются по оси, в то время как передние концы волокон каждого слоя, стыкуясь, образуют шов, который на передней поверхности хрусталика при слабом увеличении имеет вид прямой линии, перпендикулярной оси хрусталика. От шва концы волокон, как лучи, расходятся к экватору. Поскольку швы последующих внутренних слоев точно также представляют собою прямые линии, которые ближе к центру хрусталика постепенно укорачиваются, можно сказать, что в данном случае передние концы волокон всех слоев стыкуются на одной плоскости, которая, возможно, имеет форму треугольника, чьё слегка изогнутое дугой основание обращено к передней поверхности хрусталика, а вершина находится где-то в ядре.

У большинства рыб и амфибий и у некоторых млекопитающих (кроликов, зайцев, дельфинов) как передние, так и задние концы волокон хрусталика оканчиваются только что описанным образом, причем задние и передние швы, которые имеют вид прямых линий, не лежат в одной плоскости, а перекрещиваются приблизительно под прямым углом. В этом случае волокна распространяются не на всю половину хрусталика, а лишь на часть её следующим образом: если волокно начинается от конца переднего шва, то оно, проходя в меридиональном направлении назад, оканчивается в середине заднего шва, а соответственно, и на оси хрусталика. Если же волокно начинается в середине переднего шва, то оно идет к концу заднего шва. У эмбриона человека, у новорожденного и у многих, возможно у большинства, животных стыковка волокон как на передней, так и на задней поверхности хрусталика осуществляется по сложной схеме, а именно: швы образуют некое подобие звезды, в которой четко различаются три луча, стыкующиеся в одной точке на оси хрусталика. Угол, который образуют любые два луча, в этом случае составляет 120°. Лучи передней и задней звезды не лежат в одной плоскости, и расположены таким образом, что проекция каждого переднего луча оказывается посередине между двумя лучами задней звезды. Другими словами, передняя и задняя звезды повернуты по отношению друг к другу на 60°. Наконец, есть животные, у которых звезды состоят из бóльшего числа лучей. У человека в передней звезде можно насчитать их до девяти, в задней звезде – еще больше (рис. 3 А и Б). Нередко лучи расщепляются на своих концах; однако даже при таком усложнении лучи передней и задней звезды не лежат в одной плоскости.

Это усложнение касается только поверхностных слоев хрусталика, тогда как в глубже лежащих слоях такие сложные звезды становятся трехлучевыми.

Все предыдущие исследователи (Werneck, Hannover, Kölliker, Henle, Leidig, Becker и другие) полагали, что концы волокон в лучах звезд непосредственно не соприкасаются, и что между ними остается свободный промежуток, заполненный бесструктурной или зернистой массой, которую считали обязательной составной частью хрусталика. А так как звезды пронизывают все слои подряд, то соответственно числу лучей в этих звездах должны существовать щели, отходящие под прямым углом как от передней, так и от задней поверхностей хрусталика и проникающие до самого ядра. Becker (Arch. f. Ophthalmologie, 1863) склонен был этим щелям, которые при жизни животного, по его мнению, заполнены вязкой, однородной, прозрачной, как вода, субстанцией, приписать важную специфическую роль в физиологическом функционировании хрусталика. Он полагал, что упомянутые щели через поры в своих стенках сообщаются с особыми каналами, которые разветвляются между волокнами хрусталика, образуя протоки между ними, так чтобы содержимое звездообразных щелей могло при аккомодационных изменениях хрусталика переливаться в протоки и обратно. Однако уже Kölliker в своей Mikroskopischen Anatomie высказал сомнение, что можно найти хотя бы очень немного упомянутой субстанции в хрусталиках с хорошо сохранившимися концами волокон; Hensen протоки Becker'а считал артефактами; наконец, Sernoff убедительно показал, что ни звездообразных щелей с находящейся в них субстанцией, ни протоков между волокнами не существует. Он же доказал, что на свежих и хорошо фиксированных препаратах волокна в лучах хрусталика непосредственно примыкают друг к другу, а сами лучи при сильном увеличении имеют вид волнообразных линий (рис. 4). Тщательно выполненные срезы хрусталика в любом направлении точно также убеждают, что между его волокнами не существует никаких промежутков. Итак, можно считать доказанным,

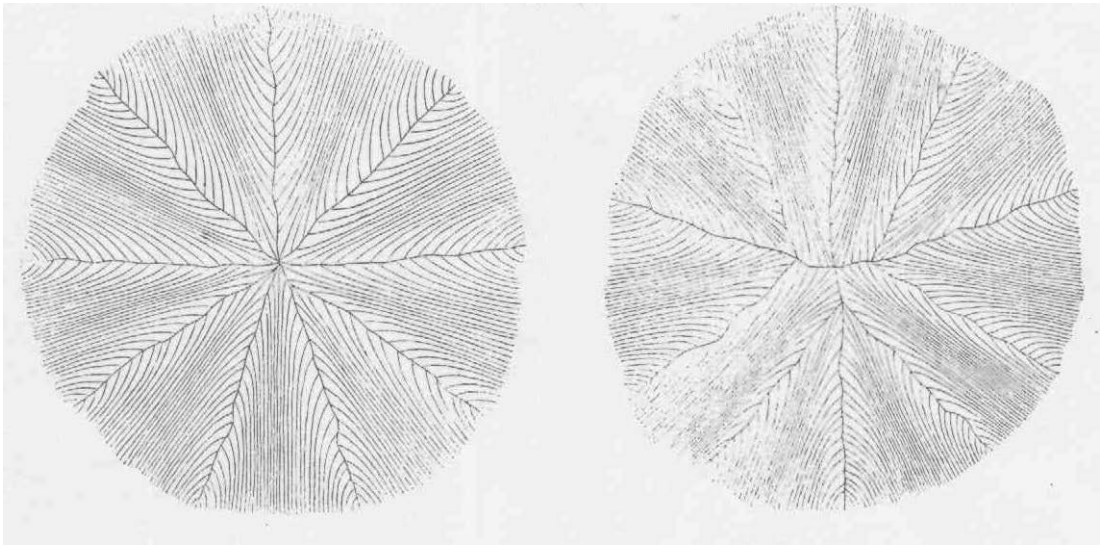

Рис. 3 А. Звезда хрусталика, передняя (слева).
Рис. 3 Б. Звезда хрусталика, задняя (справа).

что как бесструктурная субстанция звезд, так и протоки Becker'а – не что иное, как артефакты, из которых первая, по-видимому, обусловлена деградацией концов волокон хрусталика, а последние – случайным сдвигом волокон на неаккуратно и грубо выполненных срезах.

Что касается волокон хрусталика, то известно, что их длина, толщина и т.д. в разных слоях – разные; но что касается внешнего вида, то они всегда имеют сходство с плоскими лентами, которые в поперечном разрезе представляют собою более

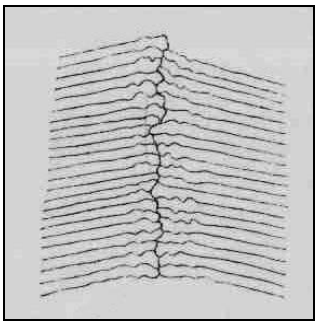

Рис. 4. Горизонтальный срез по шву хрусталика быка, чтобы показать, как волокна хрусталика стыкуются друг с другом

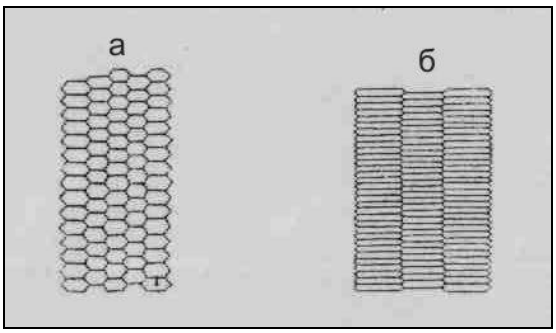

Рис.5. Поперечные срезы через волокна хрусталика в их естественном положении: *a.* Теленка, *b.* Курицы

или менее узкие, удлиненные шестиугольники. Если срез делается поперек пучка находящихся в их естественном положении волокон, то получается фигура, напоминающая пчелиные соты, ячейки которых вытянуты параллельно друг другу в направлении к поверхности хрусталика (рис. 5 и 6). По этому поперечному срезу видно, как край одного волокна входит в угол, образуемый краями двух смежных перекрывающих друг друга волокон. У птиц вышеупомянутые шестиугольники очень длинные и узкие. Это доказывает, что у них волокна гораздо более плоские, чем у млекопитающих (расходящиеся лучами волокна у птиц я отношу к переднему эпителиальному слою хрусталика). У рыб волокна столь плоские, что трудно определить, какую форму они имеют в поперечном разрезе.

В общем, в поверхностных слоях хрусталика волокна шире и толще, чем в глубже лежащих. Впрочем, размеры волокон в поперечном разрезе по всей их длине тоже не везде одинаковы. У человека те волокна, которые расположены по краю хрусталика, изогнуты кнаружи и на своих концах толще, чем в середине. Те волокна, которые ближе к ядру и концы которых изгибаются в направлении к оси хрусталика, постепенно сужаются по обе стороны от своей экваториальной части; при этом их концы снова становятся немного шире. У млекопитающих большинство волокон хрусталика оканчивается утолщенными или расширенными концами на поверхности или в лучах звезд. Независимо от того, доходят ли волокна хрусталика до его оси (как у некоторых рыб, амфибий и птиц), или стыкуются только по одной линии (как у кроликов, зайцев и т.д.), – в обоих случаях их концы не становятся шире. Напротив, при удалении от экваториальной области они постепенно сужаются, в первом случае оставаясь заостренными, а во втором – более или менее тупыми.

Контуры волокон точно также различны. У всех животных волокна в поверхностных слоях – всегда с ровными краями; в глубже лежащих, напротив, – с неровными, даже зубчатыми. Реже всего зубчатость встречается у человека, и то, главным образом, на концах волокон. Она более выражена у млекопитающих и еще более – у амфибий и птиц. У большинства рыб, как показал еще Brewster, на волокнах регулярно расположены очень длинные зубцы (рис. 6). Но какими бы длинными зубцы ни были, они становятся все меньше по мере приближения к концам волокон и, на-

конец, переходят в волнообразные неровности. Зубцы каждого волокна обращены к зубцам соседних волокон и, возможно, при соответствующем расположении зацепляются за них, хотя у млекопитающих и птиц это совсем не так. Те волокна, которые расположены непосредственно по краю хрусталика и более или менее глубоко внутри, имеют по одному единственному, четко очерченному овальному ядру, в середине которого видно круглое тельце ядра. Эти ядра в разных волокнах занимают различное положение. Однако в соседних волокнах они не очень отдаляются друг от друга, так что в меридиональных слоях хрусталика они образуют более или менее широкий изогнутый пояс – так называемую ядерную зону Meyer'a, которая является непосредственным продолжением последовательного ряда эпителиальных ядер (рис. 2 А и Б).

Ritter (Archiv für Ophthalmologie, Bd. XII, Abth. 1, S. 17) обнаружил в центре хрусталика лягушки короткие волокна с ядрами, или правильнее сказать, клетки, которые по его мнению служат строительными элементами для волокон хрусталика. Sernoff находил аналогичные клетки, но тоже только у лягушек. Если принять во внимание, что эти клетки очень устойчивы, их поверхность, в общем, очень неровная, морщинистая, у них нередко отсутствуют ядра или, если таковые обнаруживаются, то – аномальные, с неровными краями, то, по-видимому, с достаточным основанием можно считать остатками старых эмбриональных клеток, достигших лишь какой-то стадии развития, и рассматривать, как строительный материал для волокон хрусталика.

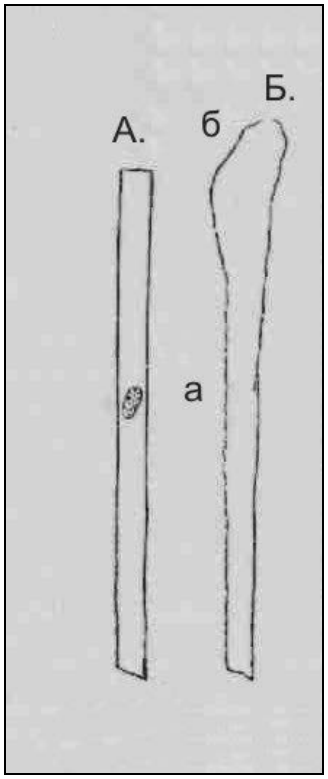

Рис. 6. Отдельные волокна хрусталика.
А. Человека. Б. Рыбы.
а. Средняя часть.
б. Концевая часть.

Консистенция волокон хрусталика бывает различной, смотря по тому, в каких слоях они находятся. Поверхностные волокна обычно очень мягкие и нежные и легко распадаются под действием мацерирующих жидкостей на отдельные капли разной величины ("стеклянные" шарики), а частично превращаются в мелкозернистую или бесструктурную массу.

Этот распад спонтанно протекает и после смерти животного. А так как этому распаду сначала подвергаются как раз концы волокон, то понятно, что продукты распада должны накапливаться в звезде хрусталика. Эти продукты прежде считали нормальными составными частями хрусталика. Кроме того, в определенных условиях в волокнах образуются вакуоли; как раз в этих условиях их края часто бывают словно обгрызенными. Чем глубже, чем ближе к центру лежат волокна, тем более резистентными они становятся к действию реагентов.

Обычно авторы приписывают волокнам хрусталика какую-то оболочку и потому дают им другое название, а именно трубки хрусталика. Однако доказать существо-

вание этой оболочки весьма трудно. На волокнах хрусталика описывают продольные и поперечные полосы. Однако эти полосы так редки, а их расположение столь изменчиво и беспорядочно, что на основании их наличия нельзя делать выводы о более тонком внутреннем строении волокон хрусталика – их скорее следует считать случайными морщинами и неровностями волокон.

Под влиянием разбавленных минеральных кислот, спирта и при кипячении волокна хрусталика мутнеют, при этом их контуры проступают более четко. Это происходит вследствие того, что в их химический состав в качестве основных компонентов входят белковые вещества, а именно глобулин с некоторым количеством альбумината калия и обычного сывороточного белка. Кроме того, в составе волокон хрусталика обнаружено еще некоторое количество жиров со следами холестерина, не более 0,5 % золы и 60 % воды. Качественные характеристики волокон должны изменяться смотря по тому, в каком слое они находятся. И хотя в глубоких слоях волокна более стойкие, ядро хрусталика под действием одних и тех же реагентов затвердевает гораздо сильнее, чем поверхностные слои. Так что, например у рыб, ядро остается прозрачным, но становится твердым, непригодным для приготовления срезов. Помутнение и образование вакуолей в волокнах хрусталика также обусловлены обезвоживающим действием реагентов.

Что касается происхождения тела хрусталика и образующих его волокон, то из вышеописанного непосредственного перехода переднего эпителиального слоя хрусталика в задние волокнистые слои с очевидностью следует, что каждое волокно представляет собою не что иное, как видоизмененную метаморфозом, колоссальную, вытянутую в длину эпителиальную клетку. Более того, согласно эволюционной теории составные части тела хрусталика развиваются из эпидермоидального наружного слоя эмбриона.

Как выше упомянуто, тело хрусталика со всех сторон обволакивает мембрана, совершенно бесструктурная, гладкая и прозрачная, как вода. Только в случае достаточной толщины этой мембраны на поперечных срезах фиксированных препаратов можно различить продольные полосы, что говорит в пользу её слоистости. Капсула не везде одинаково прочная. Так, у всех животных всегда передняя половина, в частности та её часть, которая примыкает к Zonula Zinnii, всегда толще (у человека почти вдвое), чем задняя половина. Тоньше всего капсула – у заднего полюса. Субстанция капсулы довольно прочная и очень эластичная. При надрезе она легко выворачивается наружу. На задней поверхности капсулы хрусталика некоторые авторы находили эпителиальные клетки, что, вероятно, объяснялось тем, что внутреннюю поверхность передней капсулы считали покрытой эпителиальными клетками. Однако, наоборот, на основании теории развития хрусталика было бы естественнее полагать, что эпителий, который образует передний слой, и непосредственное продолжение заднего слоя обволакиваются капсулой. По-видимому, за эпителиальные клетки были приняты либо следы тех задних концов волокон хрусталика, которые упираются непосредственно в капсулу, либо шаровидные образования, которые возникают при распаде этих же концов волокон. Труднее всего ответить на вопрос о происхождении капсулы хрусталика. Хотя утверждают, что капсула может быть продуктом отторжения как эпителиальных клеток, так и волокон хрусталика, этому пока нет никаких доказательств. Я часто наблюдал, что в зачаточном состоянии капсула хрусталика, чрезвычайно тонкая и мягкая, бывает морщинистой, в складках и

близко не соприкасается с поверхностью зачаточного хрусталика, что трудно согласуется с предположением о формировании капсулы за счет продуктов отторжения. На препаратах Sernoff"а, который долго занимался этим вопросом, я имел возможность на куриных эмбрионах наблюдать, что капсула хрусталика содержит ядра. И пожалуй, было бы естественнее относить их к видоизмененным метаморфозом образованиям соединительной ткани. Однако, этот вопрос пока не решен.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

В органе обоняния различают три составные части: а) аппарат, воспринимающий запахи, б) аппарат, проводящий обонятельные ощущения, и в) центральный аппарат, их принимающий.

Первый, а частично и второй аппараты погружены в слизистую оболочку, которая у высших животных выстилает самую высокую и глубокую часть носовой пазухи, у некоторых низших позвоночных (нечешуйчатые амфибии) – покрывает некие бугорки на той или другой стенке примитивной носоглотки, у других (рыбы) – образует разные, но регулярные, выступающие со дна обонятельных пазух складки, между которыми или на которых находятся воспринимающие запах элементы. Однако мы не можем вдаваться в подробное описание всех деталей внешних отличий органа обоняния у всех животных; это скорее относится к области сравнительной анатомии. Наша задача – выявить физиологически значимые элементы этого органа и их взаимоотношения.

Слизистая оболочка в области локализации воспринимающих запах элементов обнаруживает свойства, по которым даже невооруженным глазом её можно отличить от остальной слизистой оболочки, обволакивающей нервы. А именно, она обладает или желтоватым цветом (у человека, овцы, теленка), или коричневатым (у морской свинки, кролика, собаки и других млекопитающих). И на этом основании поверхности, целиком покрытой этой слизистой оболочкой, было дано название locus luteus. Но так как не у всех животных эта часть слизистой оболочки носа отличается своим цветом, то предпочтительнее другое название Regio olfactoria, под которым следует подразумевать только ту область слизистой оболочки носа, в которой разветвляются окончания обонятельных нервов. Но если отмечать общие для всех позвоночных особенности, то пришлось бы обратить внимание не столько на цвет этой области, сколько на то, что в слизистой оболочке носа она выделяется своей утолщенностью, размягченностью и повышенной увлажненностью, и притом в разной степени у различных животных. Обычно эта область довольно плотная, как например у птиц, и для невооруженного глаза вряд ли представляет что-нибудь особенное, но у Plagiostoma она кажется как бы покрытой толстым слоем слизи.

Несмотря на то, что работы Todd-Bowmann (Physiological Anatomy. Bd. II), Eckhardt (Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Heft 1. 1855), Ecker (Bericht über die Verhandl. z. Bef. d. Naturwissensch. zu Freiberg 1853, No. 12, Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. VIII, 1856) и других внесли значительный вклад в познание строения обонятельной области, только после обстоятельных исследований Max Schultze (Untersuchungen über die Nasenschleimhaut. 1862) наши знания по этому вопросу по-

лучили твердую основу. Последующие работы, скорее всего, будут касаться только отдельных деталей, и не смогут поколебать открытых им основополагающих фактов, как бы некоторые ни пытались это сделать.

Представление об общих чертах обонятельной области дают тонкие вертикальные срезы через всю толщину её слизистой оболочки. Получать их легче всего по-моему из слизистой оболочки вместе с подлежащей костной тканью после уплотнения в растворе хлорида золота. При этом различные составные части сохраняют свое нормальное положение и четко разграничиваются друг от друга. На тонких срезах указанным образом подготовленной носовой перегородки морской свинки видно, что костную часть обволакивает надкостница, за которой сразу же следует мощный плотный слой многочисленных желез (рис.7). Названные Kölliker'ом железами Bowmann'a, они представляют собою вытянутые полые трубки, которые в зависимости от вида животного имеют либо одну простую форму (скорее бутылочную, чем трубчатую), либо разные, с теми или иными деформациями (разбуханиями, искривлениями) слепого конца. Поэтому на вертикальных срезах слизистой оболочки высших животных, как можно видеть даже на прилагаемых ксилографиях, лишь иногда удается проследить отдельные железы по всей их длине. На таких срезах на разных уровнях по высоте чаще всего мы видим лишь их отдельные части. На низших же животных достигаются лучшие результаты. Изнутри железы выстланы эпителием, на дне состоящим из крупных, зернистых, почти округлых клеток, которые у некоторых животных содержат желтый или коричневатый пигмент. Под влиянием хлорида золота эти клетки приобретают черный цвет. Чем ближе к выводному протоку железы, тем все более клетки эпителия принимают полигональную форму и становятся менее зернистыми. Выводные протоки в конце концов выходят между элементами прилежащего наружного слоя на поверхность (рис. 8). Иногда вокруг устья железы в слизистой оболочке наблюдают воронкообразное углубление. У низших животных (лягушка), как можно очень легко убедиться, выводной проток по всей своей длине до самого конца на поверхности слизистой оболочки выстлан мелкими клетками. Здесь же перед самым устьем обнаруживаются узкие, вытянутые во всю длину выводного протока эпителиальные клетки.

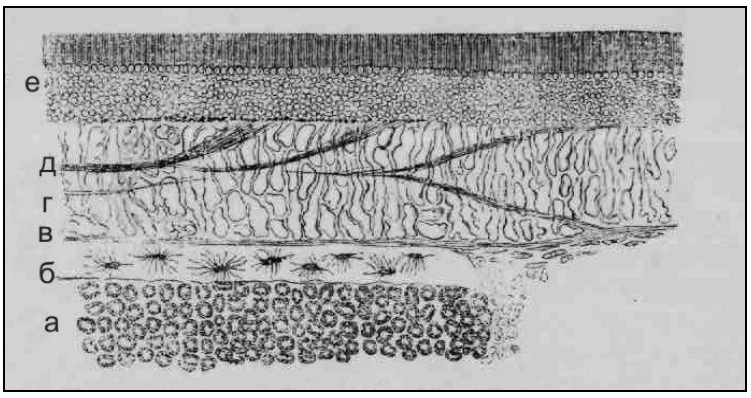

Рис. 7. Носовая перегородка морской свинки в вертикальном срезе (препарат после обработки хлоридом золота). *а.* Костный мозг. *б. К*остная субстанция. *в.* Надкостница. *г.* Железистый слой (для лучшей видимости не окрашен). *д*. Ответвления обонятельного нерва. *е.* Эпителиальный слой.

В зоне перехода обонятельной области в обычную слизистую оболочку эти железы встречаются все реже и, наконец, совсем исчезают, чтобы уступить место

обычным слизистым железам. Согласно Kölliker, даже у человека в обонятельной области наряду с только что описанными встречаются и обычные слизистые железы, однако M. Schultze полагает, что у человека они, в сущности, представляют собою переходную форму и напоминают железы Meibom'a. (M. Schultze в обонятельной области человека наблюдал еще и гроздеподобную форму слизистых желез. Centralbl. für med. Wissensch. 1864. No. 25). У рыб железы вовсе отсутствуют, их заменили слизистые клетки. Промежутки между железами заполняет обыкновенная соединительная ткань, которая у самой кости переходит в надкостницу, а кнаружи непосредственно граничит с эпителиальным слоем. Какую-то особую мембранную подложку, которую описывает Hofmann, здесь обнаружить я не смог. Граница между соединительной тканью и эпителием напоминает мембрану. Как здесь, так и в более глубоких слоях соединительной ткани находится много клеток веретенообразной формы и с разветвленными отростками, которые, преимущественно у низших животных, могут содержать еще и черный пигмент. M. Schultze наблюдал и у высших животных пигментные клетки наряду с отдельными клубеньками пигмента. Наконец, в соединительной ткани обнаруживают проходящие через неё сосуды и разветвления обонятельных нервов, которые очень четко видны на препаратах, полученных с хлоридом золота.

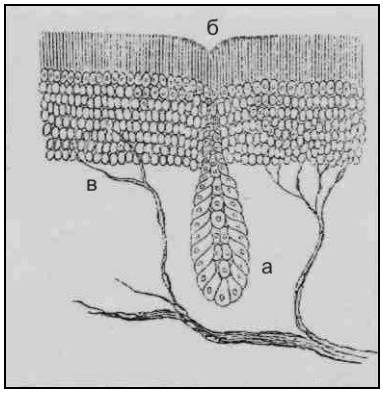

Рис. 8. Срез обонятельной слизистой оболочки лягушки. *а. Ж*елеза Bowmann'a. *б.* Её устье. *в*. Малый пучок нервных волокон, разветвляющийся между клеток эпителия.

Наружный слой обонятельной слизистой оболочки состоит из эпителия. На препаратах, полученных с хлоридом золота, как это изображено на рис. 7, в этом слое различают два пласта: наружный – с тонкими косыми полосками и внутренний, зернистый. Прежде это приняли бы за многослойный эпителий. Отчасти Eckhardt и Ecker уже указывали нам верное направление, но только прекрасные исследования M. Schultze полностью разъяснили структуру этого эпителиального слоя. Из них следует, что у всех позвоночных эпителий органа обоняния построен по одному типу, так что достаточно описать его структуру у одного животного, чтобы получить о нем вполне определенное представление. Поэтому мы предпочли животное, у которого эпителиальные клетки большие и легко различаются между собой, как например у протея, у которого гистологические элементы достигают просто гигантских размеров, и к тому же они мало исследованы. Если весь обонятельный орган протея выдерживать сначала сутки в жидкости Müller'a, затем сутки в дистиллированной воде и, наконец, сделать срез обонятельной области, то будет четко видно, что эпителиальный слой распадается на отдельные группы клеток (рис. 9). В этих группах мы различаем как наружную, по-видимому, состоящую из тончайших волоконцев половину, которая снаружи покрыта тонкими длинными ресничками, так и внутреннюю половину, состоящую из уплотненного ряда больших ядер, из которых одно больше остальных, имеет вытянутую овальную форму и более других смещено кнаружи. Другие срезы показывают, что каждая из только что описанных групп состоит из двух видов клеток: одной-единственной большой и многочисленных других более мелких клеток, которые имеют по одному большому круглому ядру и очень длинные, тонкие отростки (рис.

10). Один из этих отростков, и притом самый большой, выходит наружу, другой, очень тонкий направлен внутрь и может доходить до границы с субэпителиальной соединительной тканью. Это те обонятельные клетки Schultze, которые, по его мнению, содействуют восприятию запаха. Их наружный край несет на себе вышеназванные тонкие и длинные реснички. На препаратах, выдержанных в жидкости Müller'a, он выглядит волнообразно и зигзагообразно изогнутым. Кажущееся противоречие с M. Schultze, по мнению которого реснички у протея, как у всех жаберно-дышащих, должны отсутствовать, может происходить только от того, что в распоряжении этого глубокого исследователя было только одно-единственное животное, срезы от которого длительное время выдерживали в хромкалиевом растворе. На препаратах, полученных с хлоридом золота, или на тех, которые обрабатывают серной кислотой, эти отростки имеют вид очень тонких и варикозных волокон. При сильном увеличении можно убедиться, что через все вздутия проходит, не прерываясь, тонкое волокно. Из этого мы можем сделать вывод, что отходящий наружу отросток обонятельной клетки по всей своей длине состоит из двух субстанций: из наружной, которая под влиянием некоторых реагентов набухает, и из внутреннего волокна, которое при этом остается неизменным. Точно так же ведет себя и центральный отросток обонятельной клетки с той лишь разницей, что он гораздо тоньше, и иногда даже трудно измерить его толщину. У тритонов я нашел, что длина этих отростков вместе с остальными частями обонятельной клетки иногда намного превышает толщину эпителиального слоя (рис. 11), вследствие чего они должны либо проникать в субэпителиальный слой, либо распространяться в горизонтальном направлении на границе эпителиального слоя. Последнее я действительно наблюдал у протея. Описанные клетки окружают со всех сторон вышеупомянутую большую клетку с большим овальным ядром, которая проникает через всю толщину эпите-

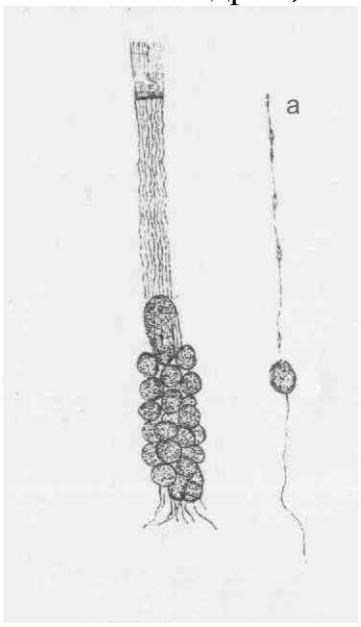

Рис. 9. Группа обонятельных клеток протея с расположенной внутри эпителиальной клеткой (жидкость Müller'a). *а* – отдельная обонятельная клетка после обработки слабым раствором серной кислоты.

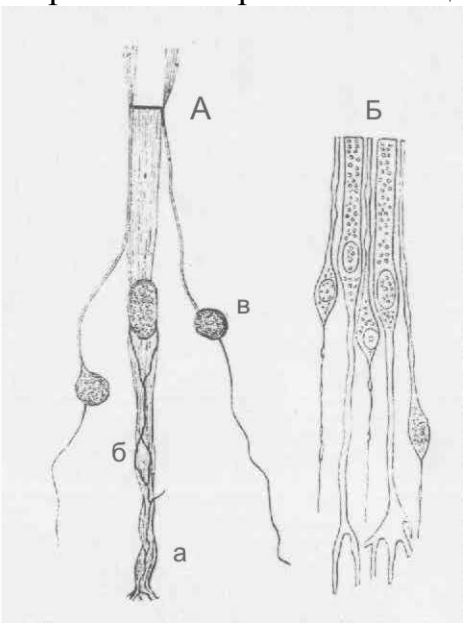

Рис.10. А. *а.* Клетка эпителия из обонятельной области протея (после обработки жидкостью Müller'a). *б.* Короткие отростки. *в.* Обонятельная клетка. Б. Эпителиальные и обонятельные клетки человека по M. Schultze.

лиального слоя; её наружная половина кажется более или менее цилиндрической, у тритона и протея она прозрачная, иногда с четкими полосами по всей длине (рис. 10). Я мог убедиться в том, что эти полосы следует рассматривать как следы окружающих обонятельных клеток. Полосы пронизывают клетку даже не на всю толщину, а затрагивают лишь её поверхность. На наружном, свободном от ресничек конце клетки можно различить ряд крапинок, которые обрамляют весь её конец, в отличие от края обычных цилиндрических эпителиальных клеток. Внутренняя половина упомянутых клеток не имеет столь строго определенной структуры, как наружная. Я, однако, очень сомневаюсь в данных некоторых авторов, согласно которым она состоит из разветвляющихся отростков: она бывает очень разная по форме. И можно приблизительно представить себе, что прежде эта половина имела вид более или менее широкого, состоящего из мягкой и прозрачной массы цилиндра, в который со всех сторон включены круглые обонятельные клетки и даже их ядра. При этом образуются складки, края которых резко выступают над остальной субстанцией. Расходясь по своим направлениям, они образуют фигуры, которые некоторые авторы принимают за отростки. Но посредством окрашивания анилиновым красителем можно убедиться, что промежутки между этими отростками заполнены очень мягкой, прозрачной субстанцией с продольными полосами. Кстати, эти полосы здесь еще более четкие по той причине, что здесь нет никаких следов каких-либо волокнообразующих элементов. Обращенный внутрь отросток ближе к подлежащей соединительной ткани набухает, обретая конусообразную форму, и оканчивается многочисленными очень короткими волоконцами. Весьма примечательно, что под влиянием многих реагентов обращенный внутрь отросток принимает другой вид. Если после обработки, например, жидкостью Müller’a или йодной сывороткой эпителиальные клетки протея некоторое время выдержать в разбавленном глицерине, то прозрачная субстанция становится невидимой, и вышеупомянутые складки обнаруживаются в виде разветвленных отростков. Если слизистую оболочку обонятельной области животных, у которых не наблюдается её интенсивного окрашивания, обработать азотнокислым кали, то можно получить очень точную картину, которая сразу четко показывает топографию обонятельных клеток относительно только что описанных эпителиальных. А именно, можно видеть фигуры в форме колец, которые представляют собою края больших клеток, окруженные большим числом черных крапинок, которые в зависимости от вида животного более или менее плотно сосредоточены и являются не чем иным, как краями обонятельных клеток (рис.12). Только что описанные наблюдения у всех, даже непозвоночных животных (головоногие *[Cephalopoda, Sernoff]*) повторяются с незначительными отклонениями. Так, например, M. Schultze указал, что у млекопитающих, в том числе и у человека, обонятельные клетки лишены ресничек или, как он их называет, обонятельных волосков, что означает только то, что эти волоски не являются решающим фактором в восприятии запаха и потому никакого особого названия не заслуживают. Если обонятельные волоски присутствуют на обонятельных клетках (у птиц, амфибий), то либо только по одному жесткому и очень длинному волоску, либо в виде пучка тонких ресничек. С другой стороны, эти волоски могут либо быть совсем неподвижными, либо обнаруживать слабое самостоятельное движение.

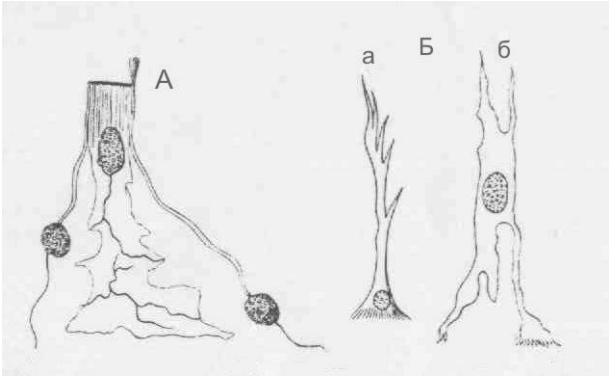

Рис. 11. А. Эпителиальная и две обонятельные клетки из зоны перехода слизистой оболочки обонятельной области в обычную слизистую оболочку (у тритона). Б. Эпителиальные клетки из обонятельной слизистой оболочки.
а. Raja elovata по M. Schultze. *б*. Протей.

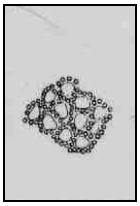

Рис. 12. Вид эпителиального слоя обонятельной области в горизонтальном срезе после обработки азотнокислым серебром (протей).

У некоторых животных встречаются обонятельные клетки с обоими видами волосков. Иногда та часть обонятельной клетки, в которой находится ядро, имеет веретенообразную форму. У некоторых животных обращенные кнаружи отростки значительно мощнее, у других – мягче и под влиянием мацерирующей жидкости становятся варикозными. M. Schultze показал, что у многих млекопитающих большие эпителиальные клетки более или менее пигментированы, и что желтый пигмент локализован либо в наружной, либо во внутренней частях этих клеток, чем отчасти и обусловлено окрашивание обонятельной области. Как у млекопитающих, так и у человека в Regio olfactoria встречаются лишенные ресничек эпителиальные клетки. У *Plagiostoma*, как раз наоборот, воспринимающие запах области преимущественно выстилаются мерцательным эпителием.

Кроме только что описанных двух видов клеток, у Plagiostoma (M. Schultze), у протея и тритона (я) и, возможно, у многих других существует еще один вид клеток, которые включены в эпителиальный слой и похожи на “рогатые” клетки Engelmann’a. По форме они очень разные, как это видно на прилагаемой ксилографии (рис. 10 Б). Они упираются своим центральным концом непосредственно в субэпителиальный слой и распадаются здесь иногда на очень тонкие короткие волоконца. Их периферические концы не выходят за пределы эпителиального слоя и либо заостряются на конус, либо разветвляются. Впрочем, форма у них, как упомянуто выше, бывает разная. Так, например, у протея встречаются клетки, которые из-за своего разветвления бывают похожи на мультиполярные нервные клетки. Наконец, в глубине эпителиального слоя, особенно у молодых животных, можно нередко встретить округлые клетки без всяких отростков, которые, пожалуй, должны рассматриваться как материал для формирования обонятельных и эпителиальных клеток.

Проводящий аппарат органа обоняния состоит из так называемых обонятельных нервов, которые, как известно, выходят из каждой Bulbus olfactorius в зависимости от вида животного либо одним-единственным нервным стволом, либо несколькими волокнами, чтобы потом разветвляться в слизистой оболочке органа обоняния. Здесь как раз оканчиваются (рис. 7) переплетённые пучки обонятельных нервов, ко-

торые очень легко расщепляются на простые пучки, расходящиеся в железистом слое либо в горизонтальных, либо в наклонных направлениях. От этих переплетённых пучков отходят многочисленные ответвления, которые при своем последующем делении расходятся под разными углами в направлении к эпителиальному слою и на препаратах, полученных с хлоридом золота, четко прослеживаются до самой его границы. С другой стороны, ответвления нервных волокон оканчиваются на дне желез Bowmann'a.

Что касается более тонкого строения этих нервов, то оно достаточно подробно исследовано M. Schultze и уже обсуждалось, однако я не могу согласиться с тем, что обонятельные нервы состоят из примитивных нервных волокон, которые построены по типу волокон Remak'a, т.е. составлены из содержащей ядро оболочки Schwann'a и заключенной в ней волокнистой субстанции. По представлениям Max Schultze переплетённые пучки обонятельных нервов распадаются на пучки примитивных волокон. Как он считает, у некоторых животных эти пучки состоят из фибрилл, заключенных в содержащую ядро оболочку, которую он называет оболочкой Schwann'a. У других же животных пучок волокон внутри его оболочки снова распадается на примитивные волокна, из которых каждое снова состоит из фибрилл и оболочки Schwann'a. Из моего опыта следует, что у всех животных упомянутые пучки, будь они в оболочках или без них, целиком состоят из тончайших фибрилл, заключенных в мелкозернистую массу. У некоторых животных, кроме того, между фибриллами иногда могут правильными рядами включаться ядра, вследствие чего весь пучок разделяется на вторичные пучки без оболочек. У примитивных пучков, какими бы ни были их свойства и строение, оболочка не может представлять собою оболочку Schwann'a, с точки зрения морфологии скорее её можно сравнивать с неврилеммой. И мы должны принять, что между фибриллами никаких ядер нет, так что они не могут образовать вторичные пучки, как например у той же щуки, согласно M. Schultze. Если б мы в этом случае имели в виду оболочку Schwann'a, то нам пришлось бы согласиться и с тем, что фибриллы внутри оболочки распадаются на вторичные пучки, и каждый из них, согласно M. Schultze, снова заключается в оболочку Schwann'a; иначе говоря, нервные волокна вместе с оболочкой Schwann'a были бы заключены еще в одну, общую оболочку Schwann'a. И еще прибавлю к этому, что на многих животных, в частности на Plagiostoma, я не наблюдал, чтобы на пучках примитивных волокон была хоть какая-нибудь оболочка. Согласно теории развития периферической нервной системы обонятельные нервы следует рассматривать как эмбриональные, которые остались на второй стадии своего развития, тогда как волокна Remak'a достигли дальнейшей стадии. Ядра, которые встречаются между фибриллами обонятельных нервов, большею частью представляют собою истинные клетки. Они нередко имеют веретенообразную форму и в этом случае очень прочно прилипают своими тонкими отростками к нервным фибриллам.

Теперь спрашивается, как ведут себя нервные волокна, после того как они достигли эпителиального слоя? К сожалению, мы можем лишь гипотетически ответить на этот вопрос. Опыты по окрашиванию золотом отнюдь не доказывают, что нервные волокна оканчиваются таким же образом, как это мы наблюдаем на прозрачной роговой оболочке глаза, хотя это и можно предполагать. После того, как я со всей очевидностью обнаружил, что большие эпителиальные клетки во всю их длину покрыты бледными, хотя лишь только при благоприятных условиях видимыми, про-

дольными полосами, можно было бы предположить, что тончайшие фибриллы обонятельных нервов, проникнув в эпителиальный слой, со всех сторон прочно облепляют большие эпителиальные клетки и вместе с ними достигают поверхности эпителиального слоя. Это предположение могло бы поддержать еще и то, что конусообразные, обращенные внутрь концы больших эпителиальных клеток разветвляются на тонкие короткие волоконца. Однако, как я думаю, такое предположение было бы пока еще немного преждевременным. Число сообщений о полосатых клетках растет с каждым днем. Так, например, уже давно известно, что на волокнах хрусталика иногда обнаруживаются продольные полосы. Pflüger наблюдал полосы почти на всех поддерживающих клетках слюнных желез. Я сам убедился, как под действием определенных реагентов на хрусталике некоторых крабов появлялись регулярные полосы. Наконец, я наблюдал, что даже содержимое бокаловидных клеток иногда как бы состоит из тончайших волоконцев. Это предостережение нам, чтобы полосы трактовать очень осторожно и не все, что покрыто полосами, относить к нервам. И еще я должен обратить внимание на то, что у тритона в переходной зоне из эпителия обонятельной области в обычный эпителий, где обонятельные и эпителиальные клетки становятся толще и в то же время короче, обращенные внутрь концы эпителиальных клеток аномально широки и никаких полос не обнаруживают (рис. 10).

M. Schultze уже давно предложил гипотезу, что фибриллы обонятельного нерва могут связываться с обращенными внутрь окончаниями обонятельных клеток. Для обоснования своей гипотезы он указывает на полную аналогию, которая с точки зрения химии и морфологии существует между центральными окончаниями вышеназванных клеток и нервными фибриллами. Для дальнейшего обоснования этой гипотезы я могу прибавить, что под действием хлорида золота обонятельные нервы всегда принимают черно-фиолетовую окраску, и хотя очень редко, но в отдельных случаях даже отростки обонятельных клеток окрашиваются очень четко, в то время как ядро остается бледным и прозрачным. В моем распоряжении есть препарат черепахи, уникум среди многих сотен срезов, на котором можно наблюдать, как нервные фибриллы переходят в эпителиальный слой. От глубже лежащих ветвей обонятельного нерва почти вертикально поднимаются ответвления к эпителиальному слою. При дальнейшем делении они подходят к поверхности эпителия, распадаются на довольно многочисленные фибриллы и тончайшие пучки, которые веерообразно расходятся в горизонтальном направлении и затем вертикально, беспорядочно изгибаясь, уходят в эпителиальный слой, где и прослеживаются до самых ядер обонятельных клеток. Вышеизложенное могло бы, пожалуй, фактически подтвердить гипотезу M. Schultze, если бы только хлорид золота действительно был реагентом, который окрашивал бы исключительно элементы нервов, да и вообще, если бы его действие не было столь непостоянным и не порождало никаких фантомов. Кроме того, как выше упомянуто, в эпителиальном слое обонятельной области находятся особого вида клетки – весьма сходные с “рогатыми” клетками Engelmann’a. Считать ли их окончаниями нервов – дело вкуса.

Иногда получаются изображения, на которых хорошо видно, как смежные фибриллы, собранные в пучки, проникают в эпителиальный слой и между клеток эпителия подходят очень близко к поверхности, что, конечно же, позволяет сделать предположение об их свободном окончании (рис. 8в). Это высказывание, как кажется, противоречит тому, что уже сказано об окончании нервов в предыдущем абзаце, но

все-таки только кажется. Если мы примем во внимание, что, как я на самом себе с соблюдением всех мер предосторожности уже убедился, обонятельная область тоже наделена чувствительностью. Если мы еще учтем вероятность того, что чувствительность и обоняние обслуживаются разными нервами, то, пожалуй, все склоняется к тому, чтобы рассматривать наблюдавшиеся мною свободные нервные окончания как принадлежащие сенсорным волокнам. Впрочем, уже Max Schultze среди волокон без оболочки наблюдал и волокна с миелиновой оболочкой. Не менее трудно ответить на вопрос об отношении обонятельных фибрилл к центральной части органа обоняния. Благодаря Walter (Virchow, Archiv XXII), Leydig (Lehrbuch der Histologie. 1857), Max Schultze (там же), уже давно известно, а недавно и Meynert (Vierteljahrschrift für Psychiatrie. II. Jahrg. 1. 4. 102) подтвердил, что обонятельные фибриллы сначала пучками выходят из больших шарообразных тел, которые погружены в Bulbus olfactorius. Однако, как утверждает Kölliker, до настоящего времени тонкую структуру этих образований не исследовали. Пока же наилучшие результаты дают детальные исследования этих тел у Plagiostoma, которые заключают в себе, хотя и удаленные друг от друга, но те же составные части, из каких у высших животных формируется центральный аппарат. У торпедо, например, Bulbus olfactorius находится непосредственно в обонятельной впадине и соединяется длинным и тонким Tractus olfactorius с передними ложными губами, при этом оболочки Tractus olfactorius переходят непосредственно в оболочки Bulbus olfactorius, внутри которой довольно беспорядочно расположены вышеназванные шаровидные образования. Они отделены друг от друга нервными волокнами и сосудами, имеют мелкозернистую структуру и снаружи, как кажется, покрыты ядрами. У торпедо можно легко убедиться, что эти мнимые ядра, собственно говоря, представляют собою очень малые нервные клетки: некоторые из них биполярные, большинство – мультиполярные. Один из отростков у этих клеток кажется иногда гладким на вид и тянется к Tractus olfactorius, при этом он уже покрыт миелиновой субстанцией. Другие отростки в своем начале широкие, но далее разделяются на множество ответвлений, которые проникают в шарообразные тела. Если нервная клетка биполярная, то более тонкий отросток переходит в Tractus olfactorius; а другой отросток с явно волокнистой структурой проникает в шарообразное тело, где распадается на тончайшие фибриллы. Эти фибриллы либо совершенно беспорядочно распространяются по шарообразному телу и пучками выходят наружу с одной его стороны; либо уже внутри шарообразного тела они соединяются в один пучок, который принимает спиральную форму и присоединяется к прочим пучкам обонятельных нервов (рис.13).

Так какое же значение с точки зрения морфологии могут иметь упомянутые шарообразные тела? Являются ли они особыми образованиями, или найдется для них аналог в нервной системе? Хотя на первый взгляд они кажутся мелкозернистыми, все же на очень тонких срезах обнаруживают точно такое же строение, что и так называемый молекулярный слой сетчатки глаза. Но было бы, мне кажется, не совсем верно считать, что в данном случае мы наблюдаем сетчатую или губчатую структуру связующей субстанции. Это скорее клубки тончайших волокон, происхождение которых мы уже знаем, промежутки между которыми плотно заполнены мелкозер-

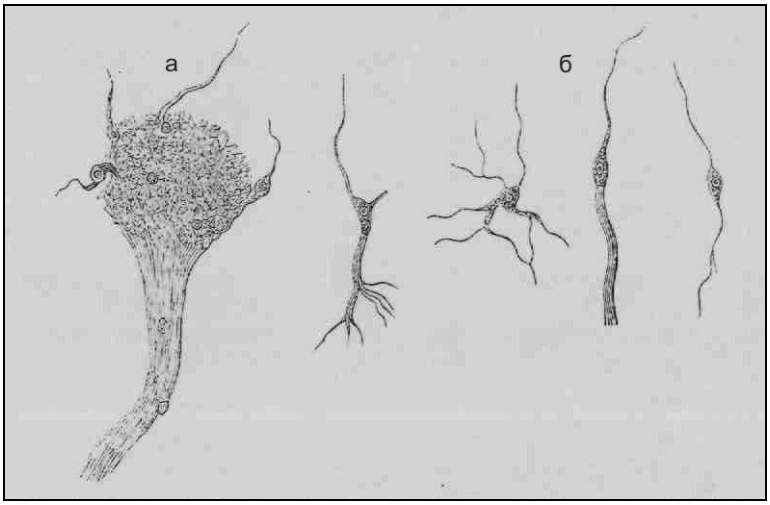

Рис. 13. *а.* Отдельный клубок из Bulbus olfactorius с прикрепленными нервными клетками (торпедо);
б. *О*тдельные нервные клетки (оттуда же).

нистой массой. То же самое наблюдается, когда нервные фибриллы, или если угодно, тончайшие вытянутые цилиндры, лишены оболочки. Или другими словами, если нервы не достигли более высокой стадии развития. Когда такие фибриллы проходят параллельно друг другу (как в случае эмбриональных или обонятельных нервов), тогда в пучках фибрилл наблюдаются полосы и обнаруживается зернистость их структуры. Мельчайшие крупинки (или, может быть, какая-то субстанция, которая только под влиянием некоторых реагентов переходит в мелкозернистую форму) так прочно прилипают к фибриллам и так прочно склеивают их друг с другом, что проследить их по отдельности очень трудно. Но если фибриллы расходятся в неопределенных и запутанных направлениях, то возникает картина сетчатой структуры связующей субстанции, которая, в основном, состоит из мельчайших крупинок; тогда различить отдельные нервные фибриллы почти невозможно, как в шарообразных телах из Regio olfactoria. Я весьма склонен считать, что то же самое повторяется в сетчатке глаза и, может быть, в других частях нервной системы.

Tractus olfactorius состоит исключительно из покрытых миелиновой оболочкой нервных волокон, у которых нет оболочки Schwann'a. После того как они достигли одного из двух бугорков, они проникают в субстанцию сетчатой структуры, постепенно освобождаются от своего миелинового слоя и затем покрываются многочисленными малыми нервными клетками, из которых одни биполярные, другие – мультиполярные. Все это – те факты, которые я обнаружил в ходе своих исследований центрального аппарата органа обоняния у Plagiostoma. Другие возможные составные части этого аппарата оставались мне неизвестны, и литература пока еще не предлагает никаких достоверных данных о них. Только что сказанное о происхождения Nervus olfactorius действительно и для высших позвоночных – как бы ни отличалось на первый взгляд их строение. Во всех случаях волокна Tractus olfactorius выходят непосредственно из мелкозернистой массы сетчатой структуры, будь она шарообразной или же какой-либо другой формы. Эта масса всегда покрыта малыми нервными клетками. Ответвления, которые проникают в Olfactorius и головной мозг, всегда превращаются в покрытые миелиновой оболочкой нервные волокна, которые, в свою очередь, связываются с новыми нервными клетками. Таким образом, суще-

ствует отличие только с точки зрения топографии, которое должно рассматриваться всего лишь как несущественное и в другой главе.

Глубокоуважаемые коллеги-гистологи!

Мы предпринимаем попытки наладить массовое изготовление учебных гистологических препаратов и на сегодня можем предложить препараты, часть которых была продемонстрирована участникам Всероссийской научной конференции «Гистологическая наука России в начале XXI века: итоги, задачи, перспективы» (Москва, октябрь 2003 г.) и получила их одобрение:

- Почка крысы. Окр. г-э.
- Яичник кошки. Окр. г-э.
- Селезенка крысы. Окр. г-э.
- Селезенка крысы. Коллоидный уголь в макрофагах. Окр. г-э.
- Печень крысы. Коллоидный уголь в макрофагах. Окр. г-э.
- Сальник крысы. Коллоидный уголь в макрофагах. Окр. г-э.
- Мочевой пузырь кошки. Окр. г-э.
- Мышца как орган. Окр. по методу Ван-Гизон.
- Надпочечник кошки. Окр. г-э.
- Трахея собаки. Окр. г-э.
- Кожа пальца человека. Окр. г-э.
- Роговица глаза собаки. Окр. г-э.
- Язык кролика. Окр. г-э.
- Семенник крысы. Окр. г-э.
- Спинной мозг собаки (нервные клетки). Окр. г-э.
- Эластическая хрящевая ткань. Надгортанник собаки. Окр. г-э.
- Эластическая хрящевая ткань. Ушная раковина свиньи. Окр. г-э.
- Печень свиньи. Окр. г-э.
- Мазок крови человека. Окр. по Романовскому Гимзе.
- Миокард свиньи. Окр. г-э.
- Червеобразный отросток человека. Окр. г-э.
- Сухожилие свиньи (продольный срез). Окр. г-э.
- Тимус щенка. Окр. г-э.
- Кубический эпителий канальцев почки кролика. Окр. г-э.
- Легкое крысы. Окр. г-э.

Стоимость одного препарата с НДС без пересылки 58 руб. Гарантийные письма направлять по адресу: 111123, Москва, 123, а/я № 52, ЗАО «Ретиноиды» или E-mail: retinoids@yandex.ru.

Зав. каф. биологии и гистологии, цитологии и
эмбриологии Мед. инст. Орловского гос. ун.
проф. В.И. Ноздрин

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

д-р мед. наук, проф. *Альбанова В.И.*	— дерматология
д-р фармацевт. наук *Архапчев Ю.П.*	— фармация, биохимия
канд. мед. наук *Белоусова 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)**
канд. хим. наук *Поляченко Л.Н.*	— химия

Компьютерный набор – Л.Н. Поляченко
Компьютерное редактирование текста,
рисунков и печать – С.В. Прибылов

ISBN 5-93118-018-4

Издательско-редакционная подготовка и печать текста
выполнены в ФНПП “Ретиноиды”
111123, Москва, ул. Плеханова, д. 2; тел. 176-72-62

Сдано в набор 22.04.04 Подписано в печать 22.04.04
Формат $60 \times 90^{1}/_{16}$.
Гарнитура Times New Roman. Бумага тип. Печать ризограф.
Печ. л. 1,7 Тираж 200 экз.