

Нѣкоторыя замѣчанія о сѣтчатой оболочкѣ.

Д-ра М. Рѣзникова.

Въ своей работѣ „Къ учению о строеніи сѣтчатой оболочки“ я изложилъ результаты своихъ изслѣдованій, относящихся ко всѣмъ извѣстнымъ элементамъ этого органа. Въ ней я, главнымъ образомъ, имѣлъ въ виду провѣрить данныя Сажаля и Догеля и ту схему взаимнаго соотношенія элементовъ, какая выработалась, благодаря замѣчательнымъ трудамъ этихъ ученыхъ. Въ настоящей статьѣ я остановлюсь на частныхъ вопросахъ и разовью болѣе подробно нѣкоторые изъ добавочныхъ выводовъ, къ какимъ привели меня мои изслѣдованія.

Krause въ своемъ обзорѣ новыхъ фактовъ о строеніи сѣтчатки ¹⁾ вновь возвращается къ вопросу о значеніи палочекъ и колбочекъ, какъ свѣточувствительныхъ органовъ и по прежнему не признаетъ въ нихъ чувствительныхъ эпидермальныхъ нервныхъ клѣтокъ съ приспособившимися для спеціальной функціи протоплазматическими отростками подъ видомъ палочекъ и колбочекъ, а принимаетъ ихъ только за гомологичныя съ эпителиемъ зародышеваго центрального канала клѣтки, мерцательныя рѣснички которыхъ, въ зависимо-

¹⁾ W. Krause. Übersicht der Kenntnisse des Baues d. Retina im Jahre 1895. Schmidt's Jahrbücher. Jahrgang 1896, s. 99—102, 201—208.

сти отъ особенностей ихъ преломляющихъ тѣлъ, имѣютъ въ сѣтчаткѣ только діоптрическую функцію. Это доказывается, по Krause, во первыхъ тѣмъ, что первичный глазной пузырь есть выпячиваніе третьяго желудочка, одѣтаго эпителиемъ, во вторыхъ тѣмъ, что на слѣпорожденныхъ кроликахъ еще въ первые дни ихъ внѣутробной жизни можно убѣдиться въ рѣсничной природѣ палочекъ и колбочекъ, и въ третьихъ тѣмъ, что количество гангліозныхъ клѣтокъ, немногимъ только уступающее количеству нервныхъ волоконъ (около милліона), будто бы въ 100 разъ меньше количества палочекъ и колбочекъ. Такое огромное несоотвѣстствіе, исключаяющее возможность изолированнаго воспріятія и проведенія, не позволяетъ признать за колбочковыми и палочковыми клѣтками природы свѣточувствительнаго нейрона.

Разсмотримъ эти доводы повнимательнѣе. Если зрительныя клѣтки гомологичны съ эпителиальными клѣтками центральнаго зародышеваго канала, а колбочки и палочки только видоизмѣненные ихъ рѣснички, то очевидно, что ихъ антогенезъ на первыхъ ступеняхъ развитія долженъ быть одинаковъ съ исторіей развитія эпителия центральнаго канала. Чему же учить насъ исторія развитія?

S. Ramon y Cajal ¹⁾, A. Kölliker ²⁾, A. van Gehuchten ³⁾, M. v. Lenhossek ⁴⁾, Retzius ⁵⁾ и C. Sala

¹⁾ S. Ramon y Cajal. Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anatomisch. Anzeiger. Jahrgang. 1890, s. 115. Idem. Nuevas observaciones sobre la estructura de la medula espinal de los mamiferos. Barcelona, 1890.

²⁾ A. Kölliker. Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag. Das Rückenmark. Zeitschrift f. Wissenschaft. Zoologie, Bb. I, 1890, s. 31.

³⁾ A. v. Gehuchten. La structure des centres nerveux. La moëlle epinière et le cervelet. La Cellule I, VII, 1891, p. 104.

⁴⁾ M. v. Lenhossek. Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuerer Forschungen. 1895.

⁵⁾ Retzius. Ependym und Neuroglia. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. V. 1893. p. 9.

⁶⁾ C. Sala y Pons. La neuroglia de los vertebrados. Barcelona, 1894.

у Pons ⁶⁾ показали, что первоначально эпендима центрального канала состоитъ изъ эпителиальныхъ клѣтокъ, направленныхъ радіально къ спинно-брюшной (дорсально-вентральной) щели, представляющей собою зародышевый центральный каналъ. У четырехдневнаго куриннаго зародыша эпендимныя клѣтки, имѣющія видъ волоконъ, идутъ направо и налево почти параллельно, а въ брюшную и спинную стороны подъ углами, съ расхожденіемъ этихъ волоконъ кнаружи (къ периферіи спинного мозга). Сближеніе ядросодержащихъ частей клѣтокъ во внутреннихъ слояхъ мозговой трубки даетъ поводъ къ образованію на этомъ мѣстѣ широкаго ядернаго пояса, названнаго His'омъ *внутреннимъ слоемъ*, а Lenhossek'омъ эпендимнымъ ядернымъ поясомъ (Ependymkernzone). Этотъ поясъ соотвѣтствуетъ позднѣйшему эпителию центрального канала, порядокъ и форма расположенія котораго легко объясняются измѣненіемъ первоначальнаго строенія этого широкаго пояса, вслѣдствіе постепеннаго приближенія ядеръ вплотную къ центральному каналу. Тонкія веретенообразныя тѣла эпендимныхъ клѣтокъ прилегаютъ другъ къ другу у центрального канала и образуютъ эпителиальный вѣнецъ. На своемъ наружномъ (периферическомъ) концѣ они вытягиваются въ нѣжныя, гладкіе, нервоподобные отростки, которые въ опредѣленномъ порядкѣ направляются радіально къ поверхности спинного мозга, гдѣ они оканчиваются маленькими конусовидными утолщеніями. Въ наружномъ, прилежащемъ бѣлому веществу спинного мозга, отдѣлѣ эти волокна обыкновенно влообразно расщепляются на 2—3 вѣтви. Таково строеніе эпителия центрального канала въ зародышевомъ состояніи. Къ этому надо еще прибавить, что внутренній конецъ этихъ клѣтокъ посылаетъ въ центральный каналъ тонкій волосокъ-рѣсничку; волоски эти, по наблюденіямъ Retzius'a ¹⁾, иногда бываютъ необыкновенно длинны, особенно рѣснички (cilien) тѣхъ клѣтокъ, которыя лежатъ вентрально и идутъ изъ мозговой пластинки передняго дна,

¹⁾ Retzius, Biologische Untersuch. Neue Folge, Bd. VI. 1894.

изъ которой въ послѣдствіи образуется передняя коммиссура. Какія же клѣтки соотвѣтствуютъ имъ въ сѣтчаткѣ? Очевидно, невроглія или Мюллеровскія радіальныя волокна. Они тоже идутъ радіально черезъ всю сѣтчатку отъ *membrana limitans externa* до *membrana limitans interna* и тоже имѣютъ кутикулярное образованіе на своемъ наружномъ концѣ у основанія рѣсничекъ въ формѣ наружной пограничной оболочки (*membrana limitans externa*). Радіальныя волокна, будучи въ спинномъ мозгу явленіемъ временнымъ, въ сѣтчаткѣ существуютъ постоянно.

По Cajal'ю, Retzius'у и Lenhossek'у периферическіе отростки этихъ радіальныхъ эпендимныхъ клѣтокъ въ боковой окружности центральнаго канала мало по малу атрофируются, замѣщаясь лучисто-звѣздчатыми невроглійнными клѣтками (*Astrocyten*). Эпендимныя клѣтки цѣликомъ сохраняются въ области передней спинно-мозговой щели (*fissura s. sulcus longitudinal. anterior*), гдѣ онѣ имѣютъ меридіональное направленіе и въ своей совокупности носятъ названіе передняго клина Retzius'a (*vorderes Keilstück*) или брюшной эпендимной перегородки Kölliker'a (*ventral-ependymseptum*) и въ области *sulcus longit. posterior*, гдѣ онѣ образуютъ *septum posterius*; въ боковыхъ же частяхъ центральнаго канала остаются только ихъ ядросодержащія колбовидныя части съ отходящими отъ нихъ кнаружи недлинными, шероховатыми, немного вѣтвящимися отростками, оканчивающимися недалеко отъ центральнаго канала. Мюллеровскія волокна, какъ извѣстно, кнаружи отъ *membrana limitans externa* кончаются очень тонкими, пластинчатыми зубцами или волоконцами. Эти волоконца и соотвѣтствуютъ, вѣроятно, мерцательнымъ рѣсничкамъ (*Flimmerhaare*) эпителія центральнаго канала. Не смотря на нѣкоторое внѣшнее сходство, нельзя однако считать зрительныя клѣтки гомологами редуцированныхъ (атрофированныхъ) эпендимныхъ клѣтокъ боковой части центральнаго канала, такъ какъ, во 1-хъ, форма окончанія волокна зрительной клѣтки рѣзко отличается отъ атрофированнаго

волокна эпендимной клѣтки; во 2-хъ, тогда какъ послѣднее обнаруживаетъ явные слѣды зернистаго распадѣнія,—первое представляетъ образованіе солидное со всѣми признаками здоровой и законченной формы; въ 3-хъ, развитіе зрительной клѣтки, какъ это показалъ S. Cajal, начинается съ образованія дендрита, въ данномъ случаѣ наружнаго отростка (т. е. части, развивающейся впослѣдствіи въ палочку или колбочку); развитіе внутренняго отростка совершается позднѣе; у эпендимной же клѣтки, какъ мы видѣли, наружныя и внутреннія ея части существуютъ одновременно, и дальнѣйшее развитіе (или увяданіе) ея заключается въ редукціи или атрофіи наружнаго отростка. Krause утверждаетъ, что радіальныя волокна Мюллера никогда не доходятъ до *membrana limitans externa*, а оканчиваются, переходя на внутреннюю поверхность *membr. fenestratae*, къ которой снаружи прикрепляются волокна зрительныхъ клѣтокъ; но методъ Golgi со всею наглядностью обнаруживаетъ продолженіе Мюллеровскихъ волоконъ съ ихъ характерными выемчатыми, фасетообразными углубленіями и по ту сторону наружнаго сплетеневиднаго слоя. Эта характерная часть клѣтки доходитъ до *mem. limitans externa*, въ *m. lim. ext.* она утолщается въ кутикулу и переходитъ въ вышеупомянутыя зубцы-волокна. Болѣе того, на моихъ препаратахъ мнѣ неоднократно удавалось окрасить Мюллеровскія волокна одновременно съ зрительной клѣткой, находящейся въ той же плоскости и въ области того же Мюллеровскаго волокна. Особенно очевидна была независимость другъ отъ друга этихъ двухъ образованій въ томъ случаѣ, когда окрасившаяся зрительная клѣтка представляла собой косую колбочку; тогда ясно можно было видѣть, какъ волокно-ножка такой колбочки, идущая почти горизонтально, перекрещивала часть неврогліиной клѣтки, лежащей въ наружномъ ядерномъ слоѣ и какъ она основаніемъ своей ножки вмѣстѣ съ свободными основными волокнами явственно выступала надъ началомъ части неврогліиной клѣтки, лежащей далѣе кнутри.

Гораздо вѣрнѣе представленіе о зрительныхъ клѣткахъ, какъ объ образованіяхъ совершенно независимыхъ отъ неврогліи, какъ о специфическихъ чувствительныхъ клѣткахъ. Уже по внѣшней своей формѣ онѣ имѣютъ большое сходство съ эпидермальными чувствительными клѣтками, въ чемъ легко убѣдиться, если сравнить ихъ съ эпидермальными клѣтками дождевого червя ¹⁾.

Не менѣе вѣское, или даже совершенно рѣшающее доказательство въ пользу самостоятельности и свѣточувствительной функціи зрительныхъ клѣтокъ представляютъ факты, недавно открытые и сообщенные Lenhossek'омъ касательно строенія сѣтчатки у головоногихъ (Cephalopodes) ²⁾. У этихъ моллюсковъ (Eledone) сѣтчатая оболочка состоитъ изъ одиночнаго слоя чувствительныхъ нервныхъ клѣтокъ, переходящихъ на своемъ proximal'номъ концѣ нервныя волокна (Retinalfasern). Волокна собираются въ отдѣльномъ узлѣ (ganglion opticum) и посредствомъ своихъ вѣтвящихся окончаній воздѣйствуютъ на множество нервныхъ клѣтокъ, сочлененныхъ между собой опредѣленнымъ образомъ для проведенія свѣтовыхъ раздраженій. Сѣтчатка головоногихъ отвѣчаетъ поэтому не всей сѣтчаткѣ позвоночныхъ, а только первому ея слою, невроепителіальному слою Schwalbe. То, что въ сѣтчатой оболочкѣ головоногихъ существуетъ раздѣльно въ формѣ двухъ самостоятельныхъ органовъ—собственно сѣтчатой оболочки (Retina) и зрительной доли (lobus s. ganglion opticum), соединенныхъ между собою пучкомъ ретинальных волоконъ, то въ сѣтчаткѣ позвоночныхъ соединяется для образованія одной общей обо-

¹⁾ M. v. Lenhossek. Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfaser bei Lumbric. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 40, 1892, p. 102.—Retzius. Das Nervensystem der Lumbricinen. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. Stockholm. 1892, p. 1.—A. Smirnow. Ueber freie Endigungen im Epithel des Regenwurms. Anatomischer Anzeiger, Bd. IX, 1897. p. 570 и того же автора: О свободныхъ нервныхъ окончаніяхъ въ эпителии у дождевого червя. Неврологическій Вѣстникъ, выпускъ 3, 1896.

²⁾ M. Lenhossek. Histologische Untersuchungen am Schlappen der Cephalopoden.

лочки, состоящей изъ слоя настоящихъ эпидермальныхъ чувствительныхъ клѣтокъ (зрительныхъ клѣтокъ) и слоя нервныхъ клѣтокъ или выпятившейся снаружи части мозга. Такимъ образомъ сѣтчатка головоногихъ есть какъ бы диссоциированная сѣтчатка позвоночныхъ, и представляетъ по своему устройству полное сходство съ обонятельной слизистой оболочкой и обонятельной луковицей, которыя въ совокупности составляютъ одинъ обонятельный органъ или аппаратъ. Зрительнымъ клѣткамъ сѣтчатки головоногихъ соотвѣтствуютъ обонятельныя биполярныя клѣтки слизистой оболочки, а зрительной долѣ (*ganglion seu lobus opticus*) отвѣчаетъ *bulbus olfactorius*. Сходство это идетъ еще далѣе, такъ какъ разбѣшенные части обоихъ органовъ соединяются между собой пучкомъ нервныхъ волоконъ: въ сѣтчаткѣ головоногихъ—сѣтчатыми волокнами (*Retinalfasern*), а въ обонятельномъ органѣ—обонятельными волокнами (*fibres olfactives*), составляющими поверхностный волокнистый поясъ обонятельной луковицы. Стало быть, не можетъ быть никакого сомнѣнія въ значеніи колбачковыхъ и палочковыхъ клѣтокъ, какъ эпидермальныхъ чувствительныхъ клѣтокъ, одаренныхъ специфической функцией превращать физическіе раздражители въ физиологическіе, особаго качества (*modus*) возбудители нервныхъ волоконъ. И такъ, и анатомія, и исторія развитія (эмбриологія) говорятъ противъ мнѣнія Krause.

Также мало обоснованъ и другой доводъ Krause противъ функціонально-зрительной природы зрительныхъ клѣтокъ, построенный на томъ, что палочекъ и колбочекъ въ 100 будто бы разъ больше гангліозныхъ клѣтокъ. Въ этомъ отношеніи мы имѣемъ не только числа Krause—(7000000 колбочекъ и 130000000 палочекъ на 1000000 гангліозныхъ клѣтокъ), но значительно меньшія числа Salzer'a, по которому въ сѣтчаткѣ имѣется только 3360000 колбочекъ и также гораздо меньше палочекъ. Какія числа вѣрнѣе, я не берусь рѣшить, такъ какъ лично этимъ вопросомъ не занимался, но вотъ что намъ достовѣрно извѣстно объ относительныхъ количествахъ сочле-

няющихся между собою элементовъ сѣтчатки. Зрительныя клѣтки не имѣютъ непосредственнаго отношенія къ внутреннему гангліозному слою (Gangl. n. optici). Между этими двумя рядами нервовъ вставленъ третій—биоплярныя клѣтки; съ ними то и вступаютъ въ соприкосновеніе (contact) зрительныя клѣтки. На фиг. I ¹⁾ изображенъ контактъ между

Фиг. 1.

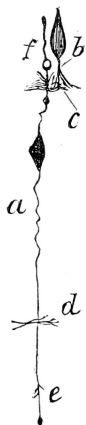


Fig. 1 a) Биоплярная клѣтка, b) колбочка, c) мѣсто соприкосновенія кустовиднаго пучка наружнаго отростка биоплярной клѣтки съ основными волокнами волокна-ножки. d) коллатеральная вѣточка осевоцилинд. отростка, e) тоже, f) булава Landolt'a.

одной биоплярной и одной колбочковой клѣтками по одну сторону Landolt'овской булавъ. Очевидно, такихъ контактовъ для каждой биоплярной клѣтки можетъ существовать не меньше четырехъ. Крупныя биоплярныя клѣтки вступаютъ въ еще большее число соприкосновеній. У млекопитающихъ и у ночныхъ птицъ, у которыхъ количество палочекъ очень велико и палочки оканчиваются маленькими шариками, существуютъ даже такія сочлененія, гдѣ съ одной биоплярной клѣткой соприкасаются до 15—20 палочекъ ²⁾. И у дневныхъ птицъ возможны сочлененія между большимъ, чѣмъ четыре, числомъ колбочекъ съ одною биоплярною клѣткою, особенно въ тѣхъ случаяхъ, когда кол-

бочки обладаютъ шаровидными основаніями волоконъ-ножекъ. Съ другой стороны, гангліозныя клѣтки даже съ наименьшимъ по протяженію развѣтвленіемъ своихъ дендритовъ, какъ напр. зернистыя гангліозныя клѣтки 4-го пласта, и тѣ сочленяются съ осевыми цилиндрами нѣсколькихъ биоплярныхъ клѣтокъ. Отсюда вытекаетъ, что дѣйствительное

¹⁾ См. также: РѢзниковъ. Къ ученію о строеніи сѣтчатой оболочки.

²⁾ S. Ramon y Cajal. Die Retina der Wirbelthiere, p. 120.

количество зрительныхъ клѣтокъ, вступающихъ въ посредственное соотношеніе съ одной гангліозной клѣткой, должно равняться произведенію чиселъ невронъ 1-го и 2-го порядка, и вѣроятно внѣ предѣловъ Fovea centralis, гдѣ, какъ показъ Сажа, существуютъ сочлененія между одной только зрительной клѣткой съ одною биполярной, число зрительныхъ клѣтокъ, приходящихся на одну гангліозную, можетъ дойти даже до 100. Слѣдовательно, не существуетъ никакого несоотвѣстствія между числовыми данными и ученіемъ о палочковыхъ и колбочковыхъ клѣткахъ, какъ о специфическихъ зрительныхъ клѣткахъ.

До новѣйшаго времени, пока наши свѣдѣнія о строеніи сѣтчатой оболочки основывались на результатахъ непосредственнаго наблюденія этого органа подъ микроскопомъ въ необработанномъ состояніи или же на данныхъ, добытыхъ обработкой сѣтчатки хромовой и осміевою кислотами, распознавательными признаками для отличія палочекъ отъ колбочекъ служили преимущественно: 1) длина и форма наружнаго и внутренняго членика зрительной клѣтки, 2) присутствіе цвѣтныхъ жировыхъ капель въ колбочкахъ. На основаніи этихъ признаковъ искали въ количественныхъ отношеніяхъ зрительныхъ клѣтокъ между собою анатомическаго субстрата для объясненія той противоположности, какая замѣчается у двухъ группъ птицъ по отношенію къ количеству свѣта, наиболѣе благопріятному фізіологической дѣятельности органа зрѣнія. Исслѣдованія, произведенныя отчасти недостаточными методами, отчасти подъ вліяніемъ идеи, приписывающей палочкамъ функцію свѣтоощущенія, а колбочкамъ цвѣтоощущенія, привели къ утвержденію существующей противоположности въ *количественныхъ отношеніяхъ палочекъ и колбочекъ у дневныхъ и ночныхъ птицъ*, а именно: у дневныхъ птицъ зрительныя клѣтки исключительно представляютъ однѣ колбочки, палочекъ встрѣчается очень мало; у ночныхъ наоборотъ—зрительныя клѣтки преимущественно однѣ палочки, колбочки почти вовсе отсутствуютъ. Позднѣйшія болѣе точ-

ныя наблюденія поколебали однако это важное принципиальное различіе, показавъ, что у дневныхъ птицъ никакой вообще закономерности въ количественныхъ отношеніяхъ двухъ категорій зрительныхъ клѣтокъ не существуетъ, что разные виды представляютъ разные числовыя величины, съ преобладаніемъ, правда, въ разной степени, колбочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ. Съ другой стороны, у ночныхъ птицъ Krause ¹⁾, на основаніи счета цвѣтныхъ жировыхъ капель, доказываетъ присутствіе у нихъ колбочекъ въ неменьшемъ, будто бы, количествѣ, чѣмъ, напр., у ласточекъ, рѣющихъ весь день „въ ослѣпительныхъ лучахъ солнца“. На основаніи моихъ наблюденій я долженъ, однако, нѣсколько ограничить числовыя данныя Krause. Колбочки у ночныхъ птицъ, дѣйствительно, находятся въ большемъ числѣ, но все же въ замѣтно меньшемъ, чѣмъ палочки. Такимъ образомъ, законъ обратнаго количественнаго отношенія двухъ категорій элементовъ, воспринимающихъ свѣтовое раздраженіе, долженъ получить поправку въ томъ смыслѣ, что у дневныхъ птицъ преобладаютъ колбочки, у ночныхъ палочки, и что разность между количествомъ обоихъ родовъ зрительныхъ клѣтокъ у дневныхъ птицъ значительно превышаетъ разность между зрительными клѣтками у ночныхъ. Но если на принципѣ обратнаго количественнаго отношенія двухъ формъ зрительныхъ клѣтокъ нельзя было прочно построить основанія для особенной фізіологической реакціи ночныхъ птицъ на опредѣленную величину свѣтового раздраженія, главнымъ образомъ вслѣдствіе недостаточности различительныхъ признаковъ между обѣими формами зрительныхъ клѣтокъ, то методъ Golgi, давшій возможность распознавать эти формы по другимъ морфологическимъ признакамъ, привелъ меня къ началу, фізіологическое значеніе котораго пока неизвѣстно, но, какъ твердо установленный анатомическій фактъ, заслуживаетъ вполне наше вниманіе. Вслѣдъ за Cajal'емъ

¹⁾ Krause. Archif. f. mikroskop. Anatomie. 1876, Bd. XII.

и я классифицирую зрительныя клѣтки по формѣ, длинѣ и способу окончанія волокна-ножки.

Отсылая читателя за подробностями къ моей работѣ (Къ ученію о строеніи сѣтчатой оболочки), я здѣсь сообщу только главный результатъ своихъ изслѣдованій, касающійся анатоміи зрительныхъ клѣтокъ, а именно: у дневныхъ птицъ основаніе волокна-ножки, какъ у палочекъ, такъ и у колбочекъ имѣетъ основныя волокнца (Basilarfädcher); различіе заключается въ томъ, что основаніе ножки колбочки соединяется съ тѣломъ (ядромъ) зрительной клѣтки посредствомъ волокна (волокну-ножка), основаніе же ножки палочки непосредственно переходитъ въ тѣло клѣтки, такъ что намѣстѣ соединенія съ ядромъ весьма короткая палочковая ножка имѣетъ значительную толщину и образуетъ легкое суженіе. Хотя этотъ признакъ отличается постоянствомъ, тѣмъ не менѣе я полагаю, что онъ несамостоятеленъ, а обусловленъ другою особенностью, имѣющей существенную важность, именно тою, что у *дневныхъ птицъ всегда безъ исключенія тѣло (ядро) палочковой зрительной клѣтки лежитъ во внутреннемъ ряду ядеръ наружнаго ядернаго слоя у наружной границы наружнаго сплетеневиднаго слоя (ретиккулярнаго).*

Lenhossek ¹⁾ въ поискахъ за морфологическимъ признакомъ, дающимъ возможность отличать палочки отъ колбочекъ, остановился на формѣ основанія ножки, принявъ треугольную или конусовидную форму этого основанія за особенность, исключительно свойственную однѣмъ колбочкамъ и потому анатомически характеризующую эти элементы. Съ этимъ положеніемъ можно согласиться лишь съ нѣкоторой оговоркой. Въ вышеупомянутой своей работѣ я описалъ у птицъ и такія колбочки, которыя имѣютъ шаровидныя основанія волокна-ножки. S. Cajal, хотя и не останавливается на этомъ нигдѣ въ текстѣ, однако тоже изобразилъ подобныя колбочки въ

¹⁾ Lenhossek. Histologische Untersuchungen am Schlappen etc.

своихъ рисункахъ ¹⁾); значить, не одна только конусовидная форма свойственна колбочкамъ. Кромѣ того, основаніе ножки палочекъ у дневныхъ птицъ тоже расширяется конусовидно и если переходъ отъ волокна-ножки къ основанію ножки не такъ рѣзокъ, какъ у колбочекъ, такъ это объясняется отчасти близостью тѣла (ядра) отъ основанія и значительной толщиной соединительнаго моста (волокна-ножки) между ядромъ палочки и основаніемъ ножки. Но признакъ Lenhossek'a, не сохраняющій своей всеобщности для дневныхъ птицъ, вполнѣ однако оправдывается на другихъ классахъ позвоночныхъ: рыбахъ, млекопитающихъ и ночныхъ птицахъ. У послѣднихъ, надъ которыми я производилъ свои изслѣдованія, колбочки дѣйствительно всегда имѣютъ коническое основаніе ножки, палочки же только шаровидное. Но кромѣ этого отличія въ формѣ основанія ножекъ зрительныхъ клѣтокъ у ночныхъ птицъ существуетъ еще и другая особенность, отличающая одни элементы отъ другихъ; это—опредѣленное постоянство въ размѣщеніи ядеръ зрительныхъ клѣтокъ въ наружномъ ядерномъ слое—*колбочковое тѣло или ядро находится такъ же, какъ у млекопитающихъ, непосредственно подъ (кнутри) tetrana limit. externa, палочковое—помѣщается на различной высотѣ какъ у границъ сосѣднихъ слоевъ, такъ и въ срединныхъ рядахъ*. Такимъ образомъ, палочки ночныхъ птицъ по мѣстоположенію своего ядра раздѣляютъ судьбу колбочекъ у дневныхъ птицъ, ядра которыхъ лежатъ также на различной высотѣ въ наружномъ ядерномъ слое. Если, слѣдовательно, сравнить зрительныя клѣтки обоихъ родовъ у ночныхъ и у дневныхъ птицъ, сопоставляя ихъ другъ съ другомъ на основаніи мѣстоположенія ихъ ядеръ и отношенія ихъ къ своимъ продолженіямъ (соединительнымъ волокнамъ), мы должны признать, что *палочки ночныхъ птицъ подобны колбочкамъ дневныхъ, а колбочки ночныхъ — палочкамъ дневныхъ*. Такое, такъ сказать, обратное соотвѣтствіе зрительныхъ клѣ-

¹⁾ S. Ramon y Cajal. Die Retina der Wirbelthiere. Taf. IV. Fig. 8. h.

токъ находить себѣ выраженіе еще и въ томъ, что, подобно тому какъ переходъ отъ волокна-ножки къ основанію ножекъ палочекъ у дневныхъ птицъ ничѣмъ другимъ не обнаруживается, какъ только постепеннымъ расширеніемъ этого волокна въ конусовидное основаніе ножекъ, точно также и переходъ отъ тѣла (ядра) колбочки къ внутреннему членнику ночныхъ птицъ тоже ничѣмъ не обозначается, какъ только постепеннымъ суженіемъ кнаружи. Наоборотъ, *какъ бы близко къ наружному сплетеневидному (ретикулярному) слою ни находилось колбочковое ядро у дневныхъ птицъ, между тѣломъ и основаніемъ ножки всегда существуетъ рѣзкая, какъ у песочныхъ часовъ, перетяжка*, и такая же перетяжка или борозда *всегда имѣется на мѣстѣ перехода палочкового тѣла въ внутренній членникъ у ночныхъ птицъ*. Ясно отсюда, что кромѣ признака Lenhossék'a дифференціальными морфологическими признаками у птицъ надо признать: 1) положеніе ядра въ наружномъ ядерномъ слоѣ и 2) присутствіе борозды на мѣстѣ соединенія ядра съ сосѣднимъ элементомъ, т. е. на мѣстахъ наружнаго соединительнаго волокна и волокна-ножки.

Всѣ эти топографическія и морфологическія особенности зрительныхъ клѣтокъ двухъ большихъ группъ пернатого царства были формулированы мною въ моей работѣ въ видѣ положенія, утверждающаго существованіе взаимнаго обратнаго соотвѣтствія палочковыхъ и колбочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ у дневныхъ и ночныхъ птицъ. Какое значеніе (физиологическое) имѣетъ это обратное соотвѣтствіе зрительныхъ клѣтокъ у птицъ? Очевидно, удовлетворительный отвѣтъ на этотъ вопросъ былъ бы возможенъ тогда, еслибъ намъ дѣйствительно была извѣстна функція каждой группы зрительныхъ клѣтокъ. Но хотя такимъ знаніемъ, обоснованнымъ вполне научно, мы не обладаемъ, однако ясно, что сформулированное мною топографическое правило можетъ и должно найти себѣ приложение въ ученіи о физиологіи зрительныхъ клѣтокъ.

Перейдемъ теперь къ разсмотрѣнію другой особенности въ строеніи зрительныхъ клѣтокъ у ночныхъ птицъ. S. R. у

Фиг. 2.

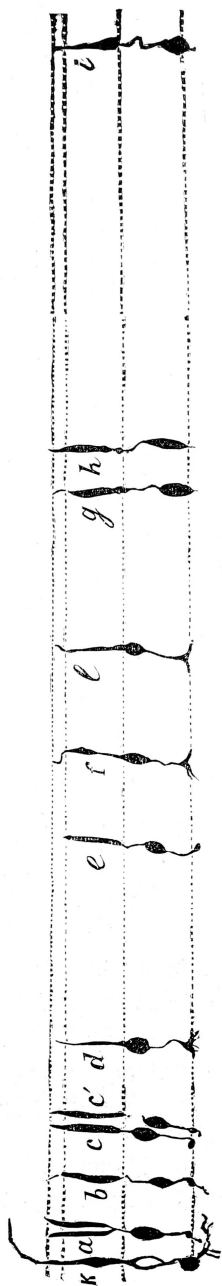


Fig. II. Препараты сѣтчатки совъ, а) двойная палочка, б) палочка, с, с', е, g, h, i—тоже, d, f, l — колбочки, k — колбочка сѣтчатки индѣйки съ шаровиднымъ основаніемъ ножки, на a, b, c, h, i видны палочковидныя удлинненія основанія ветвиста-ножки.

Сажал поставилъ принципомъ утверженіе, что *волокну-ножка палочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ у млекопитающихъ, рыбъ и ночныхъ птицъ имѣетъ основаніемъ крупное утолщеніе въ видѣ пуговки или шарика, которымъ волокну-ножка оканчивается и лежитъ какъ бы въ гнѣздѣ между отдѣльными пучковидными сплетеніями, образуемыми развѣтвленіями наружныхъ отростковъ биполярныхъ клѣтокъ*, и что эти шаровидныя окончанія ножекъ не имѣютъ никакихъ продолженій въ видѣ волоконцевъ или нитей. Если внимательно присмотрѣться къ изображеніямъ палочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ совы ¹⁾, то убѣдимся въ томъ, что отъ каждого основанія (шарика) волокна-ножки отходитъ очень короткая нить въ формѣ палочки, иногда даже образующей варикозность ²⁾. Вотъ это-то образованіе, названное мною *палочковиднымъ удлинненіемъ основанія ножки*, и удержать на время наше вниманіе. Я долженъ прибавить, что на самомъ дѣлѣ мнѣ слу-

¹⁾ См. также: Рѣзниковъ. Табл. I. фиг. 13, 1, 2, 6, 8, 30. Къ ученію о строеніи сѣтчатки.

²⁾ Ibidem 8.

чалось (правда, рѣдко) видѣть вдвое болѣе длинныя палочковидныя нити безъ приостренного конца, но, вполне раздѣляя ученіе Cajal'я, я считалъ подобныя картины случайными и потому не рѣшался ихъ копировать.

Еще М. Schultze ¹⁾ въ своемъ классическомъ трактатѣ о сѣтчаткѣ, изобразилъ окончанія палочковыхъ и колбочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ,—первыхъ въ видѣ *свободныхъ* малыхъ шаровидныхъ или яйцевидныхъ массъ, не достигающихъ наружнаго сплетеневиднаго (зернистаго) слоя, вторыхъ въ видѣ конусовидныхъ расширеній, основанія которыхъ погружены въ зернистую массу этого слоя. Но, какъ справедливо замѣчаетъ Cajal, апріорныя требованія такъ туманили явленія непосредственнаго наблюденія, что даже такой тонкій и проникательный наблюдатель, какъ М. Schultze, далъ себя увлечь теоретическими представленіями и на основаніи того, что у птицъ (денныхъ) основанія палочекъ дѣйствительно имѣютъ основныя волокна, обобщилъ это явленіе, распространивъ его на другіе классы животныхъ—на млекопитающихъ и человѣка. Разъ волокна-ножки зрительныхъ клѣтокъ, по мнѣнію М. Schultze, такія же нервныя волокна, какъ и волокна зрительнаго нерва, то они должны состоятъ изъ фибриллъ, какъ и другія нервныя волокна, а потому нельзя допустить того, чтобы основанія ножекъ палочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ не разсыпались въ тончайшія волокна; вѣдь, по М. Schultze, распаденіе периферическаго отростка на тончайшія нервныя волокна происходитъ въ сѣтчаткѣ два раза, въ обоихъ зернистыхъ или ретикулярныхъ слояхъ, съ тѣмъ чтобы потомъ изъ нихъ вновь слагались нервныя волокна—центральный отростокъ биполярной клѣтки внутренняго ядернаго слоя и центральный отростокъ зрительной клѣтки. Эти волокна, обогатившись первичными волокнами при прохожденіи черезъ тѣла биполярныхъ и зрительныхъ

¹⁾ М. Schultze. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben.

клѣтокъ, оканчиваются въ послѣдней инстанціи на поверхности сѣтчатки въ формѣ палочекъ и колбочекъ. Послѣ М. Schultze, Merkel ¹⁾ тоже утверждалъ, что пуговчатые или шаровидные утолщенія палочковыхъ ножекъ не представляютъ собою дѣйствительнаго ихъ окончанія, но что отъ нихъ отходятъ еще волокна къ наружному ретикулярному (сплетеневидному) слою, хотя доказать соединеніе этихъ волоконъ съ биполярными клѣтками ему не удалось. Въ новѣйшее время, пользуясь новыми методами изслѣдованія, Fartuferi ²⁾ и Baquis ³⁾ видѣли и изобразили многочисленныя волокна, соединяющія путемъ анастомозовъ не только волокна ножекъ зрительныхъ (также палочковыхъ) клѣтокъ съ развѣтвленіями биполярныхъ клѣтокъ, но даже зрительныя клѣтки между собой. Kallius ⁴⁾ по этому поводу говоритъ слѣдующее: „я видѣлъ однако на нѣкоторыхъ препаратахъ явственно, какъ отросточекъ въ видѣ волокна отъ биполярной клѣтки подходилъ къ концевой пуговкѣ палочковаго волокна“ ⁵⁾. Хотя на основаніи одного этого препарата онъ не рѣшается утверждать органическое сліяніе этихъ двухъ элементовъ, однако подобныя картины видимо колеблютъ его увѣренность въ свободномъ окончаніи ножекъ зрительныхъ клѣтокъ.

Мои изслѣдованія даютъ мнѣ возможность безъ всякихъ колебаній присоединиться къ положенію Сажаля. Правда, я могу только свидѣтельствовать объ окончаніи палочковыхъ ножекъ у почныхъ птицъ, но за то я точно убѣдился въ свободномъ, безъ исключенія, окончаніи зрительныхъ клѣтокъ. Съ другой стороны, описанныя мною палочковидныя удлине-

¹⁾ Merkel. Über die Macula lutea d. Menschen. Erlangen 1869.

²⁾ T. Fartuferi. Sulla anatomia della retina. Internat. Monasschrift. f. Anat. u. Physiol. Bd. IV, 1887.

³⁾ Baquis. La retina della Taina. Anatom. Anz. 1890.

⁴⁾ Kallius. Untersuchungen über die Netzhaut d. Säugethiere. Anat. Hefte. Herausgeg. v. Tr. Merkel und R. Bonnet. Heft. X, p. 550.

⁵⁾ Kallius. Tafel XXVIII, Fig. 16.

нія, которыя мнѣ удавалось окрасить даже у тѣхъ палочекъ у совъ, которыя вовсе не имѣютъ волоконъ-ножекъ и лежатъ вплотную у наружной границы наружнаго сплетеневиднаго слоя¹⁾, мнѣ кажется, способны съ совершенно другой точки зрѣнія освѣтить этотъ спорный вопросъ. Lenhossek²⁾ нашелъ у ретинальныхъ волоконъ головоногихъ нѣжную, тонкую, ни-

Фиг. III.

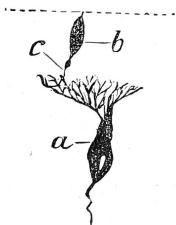


Fig. III. Препаратъ сѣтчатки совы (методъ Golgi-Saia), а) биполярн. клѣтки съ сильно развитымъ кустикомъ, б) палочка, в) палочковидное удлинёніе основанія ножки. Соприкосновеніе между ними производитъ впечатлѣніе органич. соединенія.

сходящую вѣточку, которая начинается отъ нижней поверхности *основного утолщенія, соответствующаго основанію волокна* зрительной клѣтки у позвоночныхъ. Эта вѣточка въ развитомъ состояніи тянется до самаго внутренняго сплетеневиднаго слоя и по Lenhossek'у она не имѣетъ аналога въ сѣтчаткѣ позвоночныхъ, у которыхъ область дѣйствія колбочковаго волокна не простирается далѣе предѣла наружнаго сплетеневиднаго слоя. Мнѣ кажется, что мои *палочковидныя удлинёнія* представляютъ собою рудиментарную форму Lenhossek'овской вѣточки ретинальнаго волокна у Cephalopod'овъ. Если бы подобныя удлинёнія или короткія вѣточки, удалось найти и у другихъ позвоночныхъ, мы бы тогда могли выйти изъ затрудненія и найти объясненіе тому факту, что нѣкоторые изслѣдователи, особенно Fartuferi, Baquis и отчасти Kallius видѣли органическое соединеніе зрительныхъ клѣтокъ съ биполярными клѣтками. На фиг. III (см. также мою работу: Къ ученію о строеніи сѣтчатой оболочки) мною тоже представленъ препаратъ сѣтчатки совы, гдѣ отъ биполярной клѣтки, повидимому, отхо-

¹⁾ Kallius, loc. cit., стр. 548, по поводу окончаній палочковыхъ волоконъ говоритъ: «Wenn das Faserkorn ganz dicht an der reticulären Schicht liegt, bildet es selber die Endigung der Faser, wenigstens habe ich trotz vielfacher Bemühungen keine Fortsetzung der Faser in absteigender Richtung wahrnehmen können».

²⁾ Lenhossek. Histologische Untersuchungen am Schlappen d. Cephalopoden. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 47, 1896.

дить отросточекъ, совершенно особенный, соединяющійся съ шаровиднымъ основаніемъ палочковой ножки. Зная уже о существованіи такихъ палочковидныхъ удлиненій у совъ, я убѣдился, что 1) эта вѣточка не принадлежитъ биполярной, а зрительной клѣткѣ и 2) что между этимъ удлиненіемъ и вѣточкой наружнаго кустика биполярной клѣтки существуетъ одно лишь тѣсное соприкосновеніе, а никакъ не органическое сліяніе.

Сознавая важность закона свободнаго окончанія нервныхъ и невро-эпителиальныхъ элементовъ въ сѣтчатой оболочкѣ, также какъ и въ другихъ областяхъ нервной системы, я старался обратить особое вниманіе на эти образованія. Присутствіе ихъ у палочковыхъ зрительныхъ клѣтокъ млекопитающихъ и рыбъ положило бы конецъ колебаніямъ нерѣшительныхъ и много способствовало бы упроченію закона свободныхъ окончаній нервныхъ элементовъ.
